

Tikhodeyev O. N., Tikhodeyeva M. Y. Flower development in *Trientalis europaea* L.: The possible role of environment and stochastic events // *Wulfenia*, 2002. Vol. 9. P. 77—87.

Tikhodeyev O. N., Neustroeva M. A., Tikhodeyeva M. Y. (+1) and (-1) deviations in development of floral meristems in *Trientalis europaea* L. // *Wulfenia*, 2003. Vol. 10. P. 103—114.

Warming E. Om Jordulubere // *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter*. 1918. Vol. 8. P. 296—378.

SUMMARY

The statistical analysis of variation of the flower structure in *Trientalis europaea* L. is carried out. It is shown that the number of sepals, petals and stamens in the species is conditioned by two factors: initial primordia multiplicity in a certain flower meristem, and local deviations during primordia development. According to the results of our analysis of two-flowered plants, the main role in variation of the both factors is played by some stochastic, non-heritable changes. This type of variation is neither heritable, nor ontogenetic or modificational. It is an example of a specific variation type based on random events which are probably due to molecular stochasticity. We offer to refer to this variation as fluctuational.

УДК 581.552

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 7

© **Е. В. Кушневская**

ЭПИКСИЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ В ЕЛЬНИКАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

**E. V. KUSHNEVSKAYA. EPIXYLIC SUCCESSIONS IN NORWAY SPRUCE FORESTS
IN LENINGRAD REGION**

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс (812) 328-14-72
E-mail: elly@hotmail.ru
Поступила 12.05.2011

Окончательный вариант получен 26.01.2012

Рассмотрена динамика эпиксильной растительности в чернично-зеленомошных, кислично-зеленомошных и чернично-сфагновых ельниках Ленинградской обл. Выделены стадии зарастания субстрата с использованием группировки видов (по приуроченности к субстрату и отношению к влажности). Рассмотрены различные варианты сукцессионных смен и факторы, влияющие на их развитие. Дана подробная характеристика стадий зарастания.

Ключевые слова: эпиксильная растительность, сукцессии, стадия сукцессии, мхи, печеночники, Ленинградская обл.

В ходе естественной динамики лесов в их структуре всегда появляется значительное количество упавших стволов деревьев — валежа. Валеж — это важный элемент в функционировании биогеоценоза коренного леса, поддержании его биоразнообразия, круговороте биофильных элементов (Jonsson, 2000; Laiho, Prescott, 2004). Крупные древесные остатки в бореальных лесах разлагаются медленно (этот процесс занимает несколько десятилетий — Шорохова, Шорохов, 1999; Tobin et al., 2007) и создают микроместообитание, подходящее множеству видов растений, животных и грибов. Немало работ посвящено протекающим в них гетеротрофным сукцессиям со сменой комплексов дереворазрушающих жуков и грибов и изучению комплексов видов и факторов, влияющих на их разнообразие (Bader et al., 1995; Junninen, Komonen, 2011, и др.). Наибольшее число работ по эпиксильной

растительности посвящено выявлению факторов, влияющих на уровень биоразнообразия, описанию эпиксильных микрогруппировок и выявлению зависимости их состава от различных факторов (Andersson, Hytteborn, 1991; McAlister, 1997; Crites, Dale, 1998). Автотрофные сукцессии на разлагающемся валеже (которые мы в дальнейшем будем называть эпиксильными сукцессиями) редко становились объектами исследования. В нашей работе мы постарались описать именно последовательность смен группировок видов в ходе эпиксильной сукцессии. Это пример относительно скоротечных первичных сукцессий, начинающихся при падении ствола и за окончание которых мы принимаем их «слияние» с напочвенным покровом леса.

В бореальных лесах доминантами эпиксильной растительности чаще всего являются мхи и печеночники (Andersson, Hytteborn, 1991; Laaka, 1995, и др.), но в условиях хорошей освещенности возможны варианты со значительным участием лишайников (Laaka, 1995; Spribille et al., 2008; Botting, DeLong, 2009). Большинство исследователей при описании динамических процессов в эпиксильных сообществах отталкиваются только от стадии разложения древесины (Andersson, Hytteborn, 1991; Botting, DeLong, 2009), хотя ряд исследователей в своих работах использовали более детальное описание субстрата для выделения стадий разложения субстрата (McCullough, 1948; Muhle, LeBlanc, 1975; Soderstrom, 1988; McAlister, 1997). Наиболее часто используются следующие признаки: покрытие коры, тип гнили, диаметр ствола, древесная порода, текстура древесины. Результатами таких исследований стало получение и накопление данных о приуроченности отдельных видов или групп видов к конкретным значениям некоторых факторов, но общие закономерности при таком подходе выявляются редко.

В нашей работе мы пошли путем выделения однородных комплексов видов и построения сукцессионных рядов по признакам самой растительности, не отталкиваясь от стадии разложения древесины и последующего определения условий, в которых развиваются эти комплексы.

Материал и методика

Сбор материала производился в 2000—2003 гг. в южной подзоне таежной зоны в Лужском, Подпорожском, Приозерском и Тихвинском районах Ленинградской обл.

Описание растительности на валеже выполнено в следующих 9 фитоценозах:

1. Ельник чернично-зеленомошный. Формула древостоя 10Е+С, средний диаметр стволов 20 см, максимальный диаметр 57 см. В подлеске незначительное количество *Sorbus aucuparia*, в напочвенном покрове доминирует *Pleurozium schreberi* с проективным покрытием 80—90 %. Проективное покрытие цветковых растений в среднем не превышает 10—15 %, из них наибольшая встречаемость и обилие у *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*.

2. Ельник неморально-кисличный. Формула древостоя 10Е+С, 900 шт./га, средний диаметр стволов 30 см, максимальный диаметр 40 см. В подлеске обильны *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus* и др. В напочвенном покрове доминируют *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, в моховом ярусе приблизительно одинаковые покрытия у *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* (30—50 %), в отдельных случаях обилие *Plagiomnium affine* может достигать 25 %.

3. Ельник с осинкой разреженно-кисличный. Формула древостоя 5Е4Ос1Олс; сомкнутость 0.5. В подлеске незначительное количество *Ribes alpinum*, *Sorbus aucu-*

paria. Моховой покров очень разреженный из-за обильного листового опада. Из цветковых растений присутствуют *Oxalis acetosella* (30 %), *Maianthemum bifolium*, *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*.

4. Ельник кисличный. Формула древостоя 8Е1Б1(Ос+Олс); сомкнутость 0.9. В подлеске обильна рябина. В напочвенном покрове доминирует *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*. Среди напочвенных мхов преобладает *Hylocomium splendens*, довольно обильны *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

5. Ельник черничный. Формула древостоя 7Е3Ос; сомкнутость 0.8. В подлеске — рябина, в напочвенном покрове доминируют *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Напочвенные мхи представлены *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, небольшим количеством *Sphagnum girgensohnii*.

6. Ельник черничный. Формула древостоя 6Е2Ос2Б; сомкнутость 0.5. В подлеске — *Rubus idaeus*, в напочвенном покрове доминируют *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris carthusiana*, *Vaccinium vitis-idaea*. Среди напочвенных мхов преобладают *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

7. Ельник с осиною черничный. Формула древостоя 5Е4Ос1Б; сомкнутость 0.8. Подлесок выражен слабо. Напочвенный покров мозаичный: *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Hylocomium splendens*, *Rhynchospora triquetra*, *Rhodobryum roseum*.

8. Ельник черничный. Формула древостоя 9Е1Б; сомкнутость 0.8. В подлеске — рябина, в напочвенном покрове доминируют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dryopteris expansa*. Напочвенные мхи — *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum girgensohnii*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Plagiochila asplenioides*.

9. Ельник чернично-сфагновый. Формула древостоя 8Е2Б; сомкнутость 0.8. В подлеске — рябина, в напочвенном покрове доминируют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus*. Среди напочвенных мхов преобладают *Sphagnum magellanicum*, *S. girgensohnii*, *Polytrichum commune*.

При закладывании площадок мы выбирали наиболее типичные участки на мертвой древесине. Площадки для описания эпиксильной растительности заложены на лежащих отмерших стволах ели не менее 15 см в диам. по 1—3 шт. на участках ствола с разным диаметром. Длина площадок 50 см, ширина соответствует толщине ствола. На площадках производилось описание растительности с указанием проективного покрытия видов зеленых и печеночных мхов, лишайников и сосудистых растений. Всего в работе использованы описания 232 площадок. Описания в фитоценозах 5, 6, 7, 9 были выполнены Д. М. Мириным и Е. В. Шороховой. Названия видов приведены согласно имеющимся сводкам: Игнатов, Игнатова (2003, 2004), печеночников (Потемкин, Софронова, 2009), сосудистых растений (Черепанов, 1995).

Выявление закономерностей структуры и динамики эпиксильной растительности затруднено большим количеством видов мохово-лишайникового яруса с низкой встречаемостью и минимальным обилием в синузиях. Чтобы избежать потери информации из-за исключения из анализа этих видов, мы применяем группировку видов по их экологическим свойствам. Биологические особенности мхов и лишайников делают их чрезвычайно чувствительными к условиям влажности в предпочитаемых местообитаниях. Учитывая это, мы выделили группы по отношению к влажности местообитания — мезоксерофиты, мезофиты, гигрофиты и эвритопные (к последним отнесены широко распространенные виды, встречающиеся в различных условиях). При разложении ствола изменяются его свойства как субстрата — плотность, твердость, влагоемкость (Шорохова, Шорохов, 1999) Эти изменения не

могут не влиять на состав эпиксильных растительных группировок. Классификация по приуроченности видов к субстрату была заимствована из статьи L. J. Andersson и H. Nytteborn (1991). Все виды мохово-лишайникового яруса были разделены на 4 группы: эпифиты — растущие преимущественно на стволах живых деревьев, эпиксилы — встречающиеся на мертвой древесине в качестве основного субстрата, эпигейные виды — образующие напочвенный моховой ковер в таежных лесах, генералисты — встречающиеся на большом количестве различных субстратов. Для отнесения каждого конкретного вида в определенную субстратную и экологическую группу был использован ряд работ (Шляков, 1976, 1979, 1980, 1981, 1982; Andersson и Nytteborn, 1991; Damsholt, 2002; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004), а также личные наблюдения автора. Виды сосудистых растений в группировку не включены. Соответствие каждого вида определенной группе представлено в табл. 1. В результате группировки видов исходные описания были преобразованы в таблицы, где виды заменены 11 группами, проективное покрытие группы — это сумма проективных покрытий, встретившихся на данной пробной площади видов, относящихся к этой группе. Статистическая обработка таких описаний ограничена обычными требованиями к количественным данным.

В процессе обработки материала были использованы следующие статистические приемы и методики: для ординации площадок была рассчитана дистанция между ними. Мерой связи между площадками был выбран квадрат евклидовой дистанции. На основе полученной сводной таблицы дистанций были выделены предварительные группы площадок с минимальными значениями расстояний. Так как квадрат евклидовой дистанции — величина абсолютная и зависящая от числа площадок в выборке, не имеющая показателя достоверности, то для построения предварительных плеяд были использованы только дистанции, значения которых находились в пределах пятого перценталя от общего числа значений (перцентель — величина отделяющая 1/100 всех членов ряда — Лакин, 1980). Таким образом, были получены ядра групп. Площадки, не вошедшие в них, были отнесены к той или иной категории с помощью процедуры пошагового дискриминантного анализа, выполненного в пакете SPSS11.5. Дистанционной мерой при дискриминантном анализе было выбрано расстояние Махалонобиса, базирующееся на евклидовом расстоянии (Бюль, Цёфель, 2005). С помощью этого метода было осуществлено разбиение всего массива площадок на плеяды. Для определения достоверности различий между выделяемыми группами был применен непараметрический критерий Крускала—Уоллиса. Статистический анализ производился с помощью пакета SPSS11.5.

Результаты

Всего на учетных площадках найдено 103 вида из них: 20 видов лишайников, 41 вид мхов, 23 вида печеночников, 19 видов сосудистых растений (табл. 1) Среди них только 14 видов имеют встречаемость 10 % и более и только 13 видов — среднее проективное покрытие более 1 %.

В табл. 2 приведено распределение числа видов мохово-лишайникового яруса по субстратным и экологическим группам. Значительное преобладание мезофитов по числу видов характерно для хвойных лесов бореальной зоны. В эту группу входят основные доминанты эпиксильных синузий, представители этой группы встречены почти на всех описанных площадках, их среднее проективное покрытие (табл. 3) отражает доминирующее положение этой группы в исследованных сообществах. Следующая по значимости группа — эвритоппные виды. В нее входит

ТАБЛИЦА 1

Характеристика видов по приуроченности к субстратным и экологическим группам

Вид	Группа			Среднее ПП	Встре- чае- мость
	системати- ческая	экологи- ческая	субстратная		
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	м	Мезофит	Напочвенный	27.37	0.88
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	п	»	Эпиксил	13.94	0.59
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	м	»	Генералист	3.59	0.43
<i>D. polysetum</i> Sw.	м	»	Напочвенный	4.14	0.39
<i>Saniona uncinata</i> (Hedw.) Loeske	м	Эвритоп	Генералист	2.95	0.34
<i>Chiloscyphus profundus</i> (Nees) J. J. Engel et R. M. Schust.	п	Мезофит	Эпиксил	2.13	0.31
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	м	»	Напочвенный	5.09	0.28
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.	м	»	Генералист	0.52	0.16
<i>Cladonia</i> sp.	л	Эвритоп	»	0.73	0.16
<i>Oxalis acetosella</i> L.	с	Мезофит	Сосудистый	1.57	0.15
<i>Ptilium critsa-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	м	»	Напочвенный	0.90	0.14
<i>Vaccinium myrtilus</i> L.	с	»	»	1.07	0.12
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	л	»	Генералист	0.87	0.11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	с	Эвритоп	Сосудистый	0.39	0.10
<i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen	м	Мезофит	Генералист	1.23	0.09
<i>Linnaea borealis</i> L.	с	»	Сосудистый	0.53	0.09
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	м	»	Генералист	1.23	0.09
<i>Vulpicida pinastris</i> (Scop.) J.-E. Matts- son & M. J. Lai	л	Эвритоп	Эпифит	0.15	0.07
<i>Herzogiella seligerii</i> (Brid.) Z. Iwats.	м	Мезофит	Эпиксил	0.33	0.07
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	л	Эвритоп	Эпифит	0.13	0.06
<i>Trientalis europaea</i> L.	с	»	»	0.16	0.06
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	м	Гигрофит	Напочвенный	1.50	0.06
<i>S. c. f. rubellum</i> Wilson	м	»	»	1.17	0.06
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	м	Мезофит	Эпифит	0.04	0.06
<i>Avenella flexuosa</i> L.	с	»	»	0.11	0.06
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ig- natov & Huttunen	м	»	Генералист	0.33	0.06
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	м	»	»	0.04	0.05
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch et al.	м	»	Эпифит	0.09	0.04
<i>Rhithidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	м	»	Напочвенный	0.24	0.04
<i>Plagiomnium affine</i> (Bland.) T. Kop.	м	»	»	0.85	0.04
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort.	п	Эвритоп	Эпиксил	0.04	0.04
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	с	»	»	0.10	0.04
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	м	Мезофит	Напочвенный	0.12	0.04
<i>Carex globularis</i> L.	с	»	»	0.13	0.04
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	м	Гигрофит	Напочвенный	0.67	0.04
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	м	Мезофит	Эпиксил	0.02	0.03
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg.	л	Мезоксерофит	Напочвенный	0.02	0.03

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Группа			Среднее ПП	Встре- чае- мость
	системати- ческая	экологи- ческая	субстратная		
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	с			0.03	0.03
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) Т. J. Кор.	м	Мезофит	Генералист	0.03	0.03
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	с			0.23	0.03
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ig- natov & Huttunen	м	»	»	0.37	0.03
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	л	Эвритоп	Эпифит	0.03	0.02
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	с			0.03	0.02
<i>Carex digitata</i> L.	с			0.06	0.02
<i>Cephalozia lunulifolia</i> (Dumort.) Du- mort.	п	»	Генералист	0.07	0.02
<i>Lophozia longidens</i> (Lindb.) Macoun	п	Мезофит	Эпиксил	0.07	0.02
<i>Lophozia</i> sp.	п	»	»	0.01	0.02
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A. Evans	п	»	»	0.03	0.02
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	п	Эвритоп	»	0.03	0.02
<i>Calypogeia muehllleriana</i> (Schiffn.) Mull. Frib.	п	Мезофит	Генералист	0.04	0.02
<i>Cladonia cornuta</i>	л	Эвритоп	»	0.05	0.02
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	л	Гигрофит	Сосудистый	0.09	0.02
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	п	Мезофит	Эпифит	0.01	0.01
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al.	м	»	Генералист	0.01	0.01
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	л	Мезоксерофит	Напочвенный	0.02	0.01
<i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn.	п	Мезофит	Эпиксил	0.05	0.01
<i>L. ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.	п	Эвритоп	»	0.05	0.01
<i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.) Ig- natov & Huttunen	м	Мезофит	Генералист	0.09	0.01
<i>Usnea glabrata</i> (Ach.) Vainio	л	»	Эпифит	< 0.01	0.01
<i>Brachytheciastrum vellutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	м	»	Эпиксил	< 0.01	0.01
<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	м	»	Генералист	< 0.01	0.01
<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.	п	»	»	< 0.01	0.01
<i>Jamesoniella autumnalis</i> (DC.) Steph.	п	»	Эпиксил	< 0.01	0.01
<i>Bryum</i> sp. Hedw.	м	Эвритоп	Генералист	< 0.01	0.01
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.	м	Мезофит	»	0.01	0.01
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Ne- wman	с			0.01	0.01
<i>Chylociphus</i> sp.	п	Гигрофит	»	0.01	0.01
<i>Nowellia curvifolia</i> (Dicks.) Mitt.	п	Мезофит	Эпиксил	0.01	0.01
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold	л	Эвритоп	Эпифит	0.01	0.01
<i>Calypogeia integristipula</i> Steph.	п	Мезофит	Генералист	0.01	0.01
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	с			0.02	0.01

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Вид	Группа			Среднее ПП	Встре- чае- мость
	системати- ческая	экологи- ческая	субстратная		
<i>Ortilia secunda</i> (L.) House	с			0.03	0.01
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	м	Гигрофит	Напочвенный	0.04	0.01
<i>Rubus saxatilis</i> L.	л	Мезофит	Сосудистый	0.05	0.01
<i>Dicranum fuscescens</i> Turner	м	»	Эпиксил	0.09	0.01
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	м	»	Напочвенный	0.09	0.01
<i>Dicranum majus</i> Turner	м	»	»	0.30	0.01
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Hueb- ner) T. J. Kop.	м	Гигрофит	»	< 0.01	< 0.01
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenas	м	»	»	< 0.01	< 0.01
<i>Campyladelphus chrysophyllus</i> (Brid.) R. S. Chopra	м	Мезофит	Генералист	< 0.01	< 0.01
<i>Hypnum pallescens</i> (Hedw.) Mitt.	м	»	Эпиксил	< 0.01	< 0.01
<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	м	»	Эпифит	< 0.01	< 0.01
<i>Cephalozia</i> sp.	п	»	Генералист	< 0.01	< 0.01
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	с			< 0.01	< 0.01
<i>D. expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy	с			< 0.01	< 0.01
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	л	Эвритоп	Эпифит	< 0.01	< 0.01
<i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	л	»	»	< 0.01	< 0.01
<i>Xanthoria parietina</i> (Kalchbr.) D. Hawksw.	л	»	»	< 0.01	< 0.01
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	л	Мезоксерофит	Напочвенный	< 0.01	< 0.01
<i>Rubus idaeus</i> L.	л	Мезофит	Сосудистый	< 0.01	< 0.01
<i>Cephalozia</i> sp.	п	»	Напочвенный	< 0.01	< 0.01
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	с			< 0.01	< 0.01
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.	л	Эвритоп	Генералист	< 0.01	< 0.01
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.	л	»	»	< 0.01	< 0.01
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	м	Гигрофит	Напочвенный	0.01	< 0.01
<i>Dicranum flexicaule</i> Brid.	м	Мезофит	»	0.01	< 0.01
<i>Chiloscyphus latifolius</i> (Nees) J. J. Engel et R. M. Schust.	п	»	Эпиксил	0.01	< 0.01
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	м	Эвритоп	Напочвенный	0.01	< 0.01
<i>Crossocalix hellerianus</i> (Nees ex Lin- denb.) Meyl.	п	Мезофит	Эпиксил	0.01	< 0.01
<i>Plagiochilla asplenioides</i> (L. emend. Taylor) Dumort.	п	»	Напочвенный	0.01	< 0.01
<i>Fragaria vesca</i> L.	с			0.04	< 0.01
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	п	»	Генералист	0.09	< 0.01
<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.	л	Эвритоп	»	0.09	< 0.01

Примечание. м — мох, п — печеночник, л — лишайник, с — сосудистые. Виды расположены в порядке убывания их встречаемости.

ТАБЛИЦА 2
Число видов в экологических и субстратных группах

Группы	Экологические				всего в каждой субстратной группе
	эвритоп	мезофит	ксерофит	гигрофит	
Эпифит	7	5	0	0	12 (14.6)
Эпиксил	2	15	0	0	17 (20.7)
Напочвенный	1	12	3	7	23 (28.1)
Генералист	8	21	0	1	30 (36.6)
Всего в каждой экологической группе	18 (21.9)	53 (64.6)	3 (3.7)	8 (9.8)	

Примечание. В скобках дана доля от общего числа видов, %.

ТАБЛИЦА 3
Встречаемость и среднее проективное покрытие различных экологических и субстратных групп

Группы	Экологические				всего в каждой субстратной группе
	эвритоп	мезофит	мезо-ксерофит	гигрофит	
Эпифит	11/0.3	9/0.14	0/0	0/0	19.4/0.5
Эпиксил	6/0.1	71/16.8	0/0	0/0	71.1/16.9
Напочвенный	0.4/0.0	89/39.1	3/0.1	12/3.4	89.6/42.5
Генералист	47/3.9	60/8.6	0/0	1/0.01	73.7/12.5
Всего в каждой экологической группе	54.7/4.4	99.6/64.6	3.0/0.1	12.5/3.4	

Примечание. Слева от косой черты — встречаемость, %, справа — среднее суммарное проективное покрытие (ССПП), %.

18 часто встречающихся, широко распространенных (встречаемость более 50 %), но в большинстве случаев малообильных видов. Группа гигрофитов, напротив, представлена 8 видами, встреченными на незначительном количестве площадок (встречаемость 12.5 %), но там, где эти виды встречаются, они часто достигают большого проективного покрытия. В эту группу вошли виды рода *Sphagnum*. Разрастаясь, они образуют сплошной ковер с проективным покрытием до 100 %. При разнице во встречаемости в 2 раза среднее суммарное проективное покрытие (ССПП) двух последних групп сопоставимо. Последняя группа — ксерофиты — представлена в данном материале всего тремя видами с очень низкой встречаемостью и обилием.

Распределение числа видов по субстратным группам более выровнено. Меньше всего эпифитных видов, которые встречаются только на самых ранних стадиях сукцессии, сохраняясь или незначительно разрастаясь после падения дерева. Больше всего видов генералистов, поскольку в эту группу попадает много случайных ви-

дов, которые иногда поселяются на гнилой древесине в силу нетребовательности к субстрату. Эпиксильных видов в 2 раза меньше (17), чем генералистов, но их проективное покрытие выше. В большинстве случаев именно эпиксилы доминируют на ранних стадиях зарастания будучи приспособленными именно к таким местообитаниям. Наиболее обильна группа напочвенных видов. Виды этой группы встретились почти на 90 % площадок и их ССПП составило 42 %. Как было показано в более ранних работах (McCullough, 1948; Söderström, 1988; Kushnevskaja et al., 2007), весь ход сукцессии представляет собой постепенное приближение состава и структуры эпиксильного сообщества к напочвенному покрову. Обилие напочвенных видов является показателем степени этого приближения. Таким образом, в несколько общем представлении весь ход сукцессии можно представить как увеличение обилия напочвенных видов (Kushnevskaja et al., 2007). Это позволяет нам считать эту группу наиболее важной при описании хода сукцессии и заставляет рассмотреть ее более подробно.

Рассмотрение распределения проективных покрытий этой группы показало четкую двухвершинную форму (рис. 1) с эксцессом распределения -1.6 . Такая форма распределения дает повод предполагать наличие двух объединенных разнородных выборок. Можно предположить, что первый максимум приходится на область низких (от 0.1 до 5 %) значений проективных покрытий и, видимо, соответствует ранним стадиям зарастания, а второй максимум соответствует очень высоким проективным покрытиям (90—100 %), т. е. доминированию группы в синузиях на поздних стадиях зарастания. Значение проективного покрытия 55 % было принято нами за условную границу разделения ранних и поздних стадий зарастания. В дальнейшем площадки были разделены на две подвыборки и рассматривались в ряде анализов отдельно.

В подвыборку с низкими значениями проективного покрытия напочвенных видов вошло 130 площадок. Значение дистанций между площадками варьировало от 0.25 до 21591.75. Для построения плеяд были использованы дистанции, не превышающие 181.4. В основные группы попало 3/4 всех площадок — 99. Хорошо выделяются три группы площадок. В результате дискриминантного анализа были получены две канонические дискриминантные функции. Первая функция определяет 69.8 % варьирования, а вторая — 30.8 % соответственно (собственные значения функций 4.97 и 2.10). На рис. 2 показано распределение площадок в пространстве дискриминантных функций. Первая дискриминантная функция имеет наибольшие положительные корреляции с обилием мезофитных и эвритоппных генералистов (0.48 и 0.25) и достоверную отрицательную — с обилием мезофитных эпиксилы (-0.34). Вторая дискриминантная функция имеет значительную положительную корреляцию с обилием мезофитных эпиксилы (0.77). В табл. 4 приведены проективные покрытия и

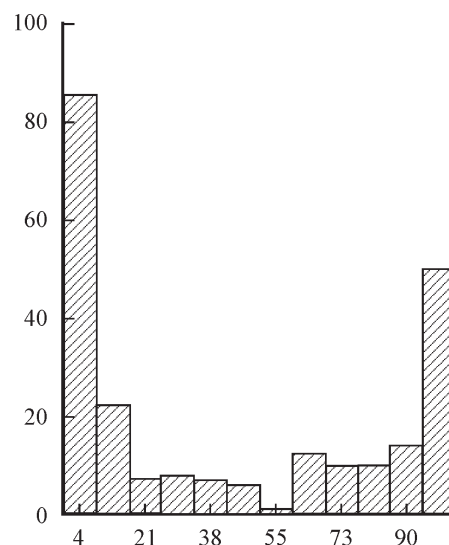


Рис. 1. Распределение проективных покрытий напочвенных видов.

По оси ординат — частота встречаемости, %; по оси абсцисс — проективное покрытие, %.

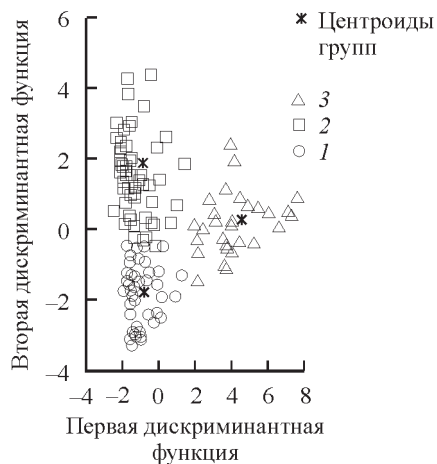


Рис. 2. Распределение плейд 1—3 площадок ранних стадий зарастания в пространстве дискриминантных осей во всех изученных типах ельников.

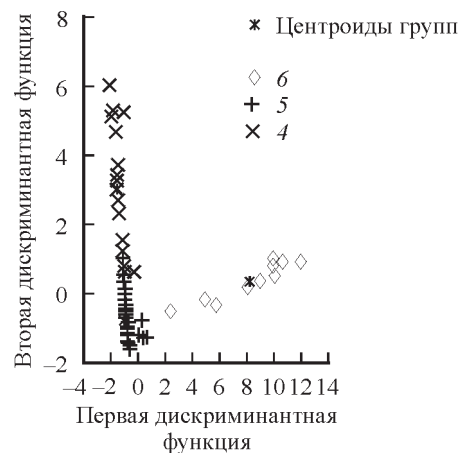


Рис. 3. Распределение плейд 4—6 площадок поздних стадий зарастания в пространстве дискриминантных осей во всех изученных типах ельников.

встречаемость групп видов для полученных плейд. Ведущие группы видов одинаковы во всех трех плейдах, изменяется только их соотношение.

В первую плейду (1) попало 48 площадок, на которых было отмечено всего 49 видов. Среднее число видов на площадке 5.4. Для этих площадок характерны низкое общее проективное покрытие (ОПП) и низкое проективное покрытие отдельных видов. Для этой плейды характерно относительно большое число видов эпифитов (8 видов). Во вторую плейду (2) попало 58 площадок. На них было отмечено 50 видов. Эта группа площадок характеризуется высокими покрытиями эпиксильных видов. В третью плейду (3) попало 28 площадок, на которых было встречено 47 видов. Среднее число видов на площадке 6.8. Эта группа площадок характеризуется доминированием мезофитных и эвритошных генералистов.

В подвыборку с высокими значениями проективного покрытия напочвенных видов вошли 93 площадки. Значение дистанций между площадками варьировало от 0 до 8257.75; для построения плейд были использованы дистанции, не превышающие 26. В предварительные группы попало около 40 % всех площадок. Конечным результатом стали 3 плейды: 1) с преобладанием напочвенных мезофитов; 2) с преобладанием напочвенных гигрофитов; 3) с преобладанием напочвенных мезофитов, но значительным участием видов генералистов. В результате дискриминантного анализа были получены две канонические дискриминантные функции. Первая функция определяет 79.6 % варьирования, вторая — 20.4 % (собственные значения функций 8.5; 2.2). На рис. 3 показано распределение площадок в пространстве дискриминантных функций. С первой дискриминантной функцией наибольшие положительные корреляции имеют обилие гигрофитных, эвритошных напочвенных видов (0.99 и 0.26) и сосудистых растений (0.28); достоверную отрицательную — с обилием мезофитных напочвенных (–0.53). Вторая дискриминантная функция значительную положительную корреляцию с обилием мезофитных генералистов (0.51) и отрицательную — с обилием мезофитных напочвенных (–0.6). В табл. 5 приведены проективные покрытия и встречаемость групп видов для полученных плейд, курсивом выделены те группы видов, обилие которых достоверно различается в полученных плейдах.

ТАБЛИЦА 4

Встречаемость и средние значения проективных покрытий (ССПП) групп видов в выделенных пляжах площадок с низким обилием напочвенных видов

Группы видов	Номера пляж		
	1	2	3
<i>Мезофитные эпиксилы</i>	12.1 95	50.0 100	8.8 89
Мезофитные напочвенные	9.8 70	10.6 86	8.4 89
<i>Мезофитные генералисты</i>	4.6 71	6.0 79	4.1 100
<i>Эвритоппные генералисты</i>	3.3 57	1.9 35	18.6 82
Эвритоппные эпифиты	0.8 30	0.6 20	0.02 0
Мезофитные эпифиты	0.03 7	0.4 19	0.1 14
Гигрофитные генералисты	0.04 5	0.0 0	0.0 0
Гигрофитные напочвенные	0.25 5	0.2 5	0.1 4
Эвритоппные эпиксилы	0.5 7	0.03 3	0.03 7

Примечание. Здесь и в табл. 5: верхняя цифра — ССПП, %, нижняя — встречаемость, %. Курсивом выделены те группы видов, обилие которых достоверно различается в полученных пляжах.

В первых двух пляжах (4 и 5) доминантами являются мезофитные напочвенные виды. В четвертой с ними содоминируют мезофитные генералисты. Пятая пляжа характеризуется абсолютным преобладанием напочвенных мезофитных видов. В шестой пляже доминантами являются гигрофитные напочвенные виды (табл. 5).

Таким образом, было получено 6 пляж: 3 для ранних стадий зарастания и 3 для поздних. Пляжу 1, по нашему мнению, следует рассматривать как инициальную стадию, 2 и 3 представляют собой варианты второй стадии зарастания и отличаются соотношением эпиксилы/генералисты. Пляжа 5 — это площадки, максимально приближающиеся к напочвенному покрову зеленомошных ельников, но все еще сохраняющие большое число видов характерных для эпиксильных микрогруппировок. Пляжа 4 занимает промежуточное положение между 3 и 5. На ее площадках доминируют напочвенные мезофиты, однако участие видов-генералистов весьма значительное. Наиболее своеобразной является пляжа 6, площадки которой характеризуются доминированием напочвенных гигрофитов.

Дискриминантный анализ с использованием всех шести пляж дал следующие результаты. Были получены 4 значимые дискриминантные функции: первая функция объясняет 55 % варьирования и имеет значительную корреляцию с обилием мезофитных напочвенных видов (0.7). Вторая функция объясняет 27.2 % варьирования и ее корреляция с обилием напочвенных гигрофитных видов составила 0.92. Таким образом, вторая дискриминантная функция отделяет пляжу 4 от всего массива данных. С третьей функцией, объясняющей 12.5 % процентов варьирования,

ТАБЛИЦА 5
 Встречаемость (%) и средние значения проективных покрытий (ССПП) групп видов в выделенных пятаках площадок с высоким обилием напочвенных видов

Группы видов	Номера пятака		
	4	5	6
<i>Мезофитные эпиксилы</i>	2.5 71.4	0.5 24.2	0.8 40.0
<i>Мезофитные напочвенные</i>	68.9 100	91.8 100	27.0 90.0
<i>Мезофитные генералисты</i>	11.1 90.5	0.8 33.3	0.1 10.0
<i>Эвритопные генералисты</i>	4.1 66.7	0.2 19.7	0.0 0
Эвритопные эпифиты	0.0 0	0.01 1.5	0.0 0
Мезофитные эпифиты	0.1 4.8	0.03 4.5	0.00 0
<i>Гигрофитные напочвенные</i>	0.3 4.8	0.6 13.6	71.0 100
Эвритопные эпиксилы	0.1 19.0	0.02 3.03	0.00 0
Эвритопные напочвенные	0.00 0	0.00 0	0.2 10.0
<i>Сосудистые</i>	3.4 42.9	10.7 74.2	24.4 90.0
Мезоксерофиты напочвенные	0.1 4.8	0.03 1.5	0.0 0
Суммарное проективное покрытие	84.0	93.9	99.2

наиболее тесные связи у мезофитных генералистов (корр 0.47), эвритопных генералистов (корр 0.27) и мезофитных эпиксильных видов (корр -0.53). И последняя, четвертая, функция (5.1 % варьирования) имеет положительную корреляцию с обилием мезофитных эпиксилы (0.71). Суммарная доля варьирования, объясненная этими четырьмя функциями, составила 99.9 %.

Все площадки пятака 6 были (за исключением двух) описаны в чернично-сфагновом ельнике. Площадки с преобладанием различных типов генералистов (пятака 3 и 4) отмечены почти во всех типах фитоценозов. При попарном сравнении распределения пятака по типам леса было показано значительное отличие в соотношении площадок между сфагновым ельником и зеленомошными чернично-кисличными ельниками. Между черничными и кисличными ельниками достоверных различий не выявлено.

Наличие в чернично-сфагновом ельнике специфической стадии эпиксильной растительности (пятака 6) позволяет предположить, что весь ход сукцессии будет значительно отличаться от сукцессии в черничных и кисличных ельниках (McCullough, 1948). По использованной выше методике были построены пятака площадок, различающиеся обилием основных групп видов. На основании этого анализа в чернично-сфагновом ельнике можно выделить 4 группы, которые мы ин-

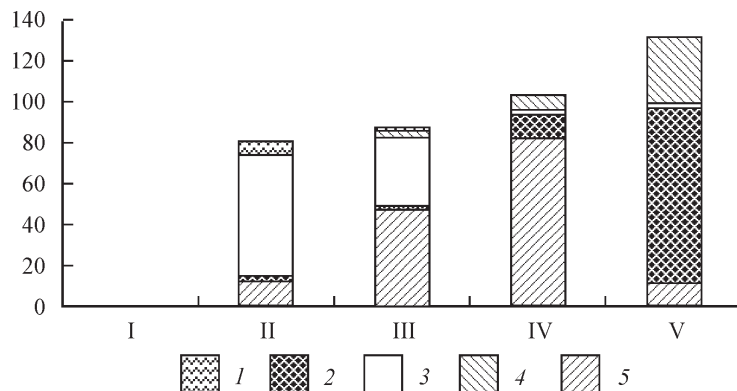


Рис. 4. Динамика групп видов в ходе эпиксильной сукцессии в ельнике чернично-сфагновом. По оси ординат — проективное покрытие, %; по оси абсцисс — стадии зарастания (I—V, пояснения в тексте). Группы растений: 1 — мезофитные напочвенные, 2 — гигрофитные напочвенные, 3 — мезофитные эпиксилы, 4 — сосудистые, 5 — мезофитные генералисты.

терпретируем как стадии развития эпиксильной растительности и стадии зарастания гниющей древесины. Небольшая часть площадок не вошла ни в одну из этих групп. Две из них представляют вариант второй стадии со значительным участием мезофитных генералистов, еще одна — вариант третьей стадии, также со значительным участием мезофитных генералистов, и еще две площадки являются промежуточным вариантом между четвертой и пятой стадиями, которые с равным успехом могут быть отнесены к одной из них. Очевидным недостатком собранного в этом типе леса материала является отсутствие инициальных стадий зарастания, которые явно должны были бы существовать, но в момент описания в сообществе не были представлены.

Допуская гипотетическое существование таких стадий, что представляется довольно логичным, ход эпиксильной сукцессии в ельнике сфагново-черничном можно представить в виде следующей последовательности (рис. 4): I — инициальная стадия, не описанная нами. Основываясь на известных нам инициальных стадиях в других типах ельников и на растительности последующих стадий, мы предполагаем, что в этот момент эпиксильная растительность характеризуется несомкнутым покровом, преобладанием мезофитных эпиксиллов, наличием наибольшего числа эпиксильных и эпифитных видов, появлением напочвенных видов, но с очень низкими проективными покрытиями. Стадия II — доминирует мезофитный эпиксильный вид *Ptilidium pulcherrimum* (среднее проективное покрытие 60%), проективное покрытие остальных групп указано в табл. 6. Всего на этой стадии было отмечено 16 видов (табл. 7). Наиболее обильные виды — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Cladonia coniocarea*. Стадия III — доминируют напочвенные мезофиты (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*) при значительном участии эпиксильных мезофитов (*Ptilidium pulcherrimum*). Соотношение проективных покрытий групп представлено в табл. 6, наиболее обильных видов — в табл. 7. На этой стадии сокращается число эпиксильных видов, полностью исчезают эпифиты, появляются сосудистые растения *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*. Стадия IV — на этой стадии проективные покрытия напочвенных мезофитных видов достигают своего максимума (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *Hylocomium splendens*), увеличиваются покрытия напочвенных гигрофитов (*Sphagnum* cf. *russovii*) и сосудистых рас-

ТАБЛИЦА 6
Среднее суммарное проективное покрытие (ССПП) групп видов на различных стадиях зарастания в ельнике чернично-сфагновом

Группы видов	Стадия зарастания				
	I	II	III	IV	V
Мезофитные напочвенные	0	12.5	47.7	82.9	11.5
Гигрофитные напочвенные	0	1.9	0.8	11.3	86.8
Мезофитные эпиксилы	0	59.8	34.2	1.8	1.1
Сосудистые	0	0.0	3.4	7.5	32.5
Мезофитные генералисты	0	6.9	1.2	0.1	0.0
Эвритопные напочвенные	0	0.0	0.0	0.0	0.3
Эвритопные эпиксилы	0	0.1	0.0	0.0	0.0
Эвритопные эпифиты	0	0.1	0.0	0.0	0.0

ТАБЛИЦА 7
Среднее проективное покрытие видов на различных стадиях зарастания в ельнике чернично-сфагновом

Вид	Стадия зарастания			
	II	III	IV	V
<i>Pleurozium schreberi</i>	5.3	29.6	46.3	8.7
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	59.3	23.2	0.5	0.2
<i>Sphagnum magellanicum</i>	1.1	0.4	3.8	50.0
<i>S. sect. Acutifolia</i>	0.7	1.2	7.0	33.3
<i>Dicranum polysetum</i>	4.3	15.1	20.0	2.5
<i>Vaccinium myrtillus</i>		3.0	2.5	18.0
<i>Cladonia coniocrea</i>	4.6	8.0	0.1	
<i>Vaccinium vitis-idea</i>		0.7	3.5	7.0
<i>Plagiothecium laetum</i>	0.1		6.3	
<i>Polytrichum juniperinum</i>			5.0	
<i>Carex globularis</i>		0.2	0.3	4.3
<i>Sphagnum girgensohnii</i>		0.6		3.3
<i>Dicranella heteromalla</i>	0.1	2.2	1.3	
<i>Rubus chamemorus</i>				3.2
Мелкие печеночники	0.1	1.2	2.3	0.3
<i>Dicranum majus</i>	2.9			
<i>D. scoparium</i>	2.1			
<i>Hylocomium splendens</i>		1.1	0.8	
<i>Polytrichum strictum</i>			1.3	
<i>Orthocaulis attenuatus</i>	0.1			0.5
<i>Brachythecium starkei</i>			0.5	
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0.2	0.1		0.1
<i>Dicranum fuscescens</i>				0.3
<i>Polytrichum commune</i>				0.3
<i>Saniona uncinata</i>		0.2		
<i>Lophozia</i> sp.	0.1			0.1
<i>Ptilium crita-castrensis</i>			0.1	
<i>Calliergon stramineum</i>				0.1
<i>Hypogimnia physodes</i>	0.1			
<i>Lophozia ventricosa</i>	0.1			
<i>Bryum</i> sp.		0.1		
<i>Dryopteris cartusiana</i>		0.1		

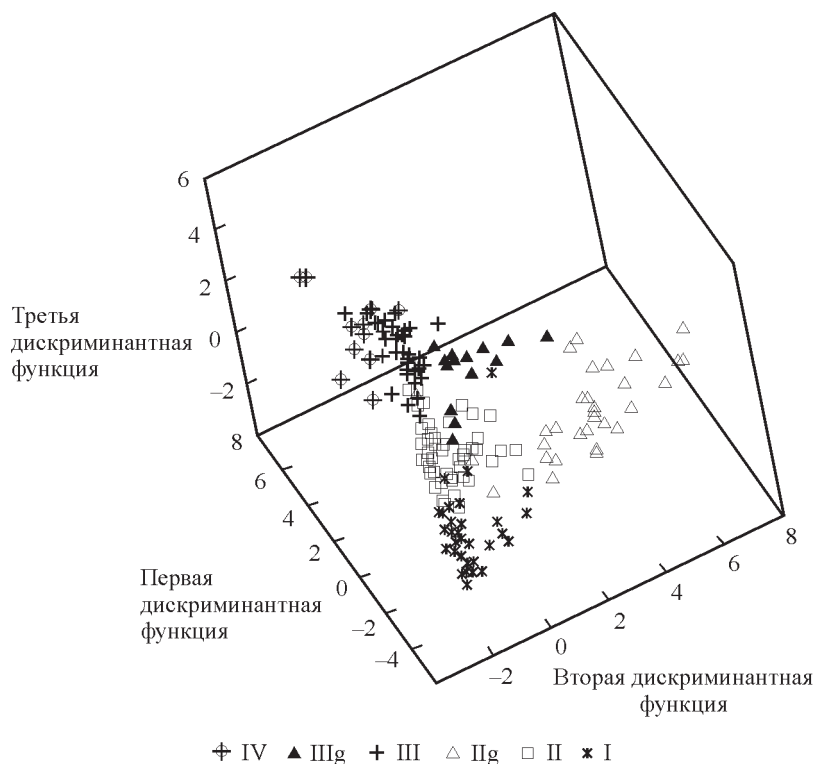


Рис. 5. Распределение плеяд (I—IV) площадок зеленомошных черничных и кисличных ельников в пространстве дискриминантных функций.

тений (растения *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). Происходит сильное уменьшение участия мезофитных эпиксиллов и генералистов. Стадия V — доминируют напочвенные гигрофитные виды (*Sphagnum magellanicum*, *S. cf. russovii*), среднее суммарное проективное покрытие группы достигает 87 %. Увеличивается проективное покрытие цветковых растений (ССПП 30 %), что приближается к значениям ТКЯ в напочвенном покрытии сообщества. Кроме черники и брусники заметных покрытий достигают *Carex globularis* и *Rubus chamaemorus*. Покрытие напочвенных мезофитных видов уменьшается (ССПП группы 11.5 %). Примечательно, что на этой стадии развития эпиксильного сообщества сохраняются типичные эпиксильные виды, такие как *Ptilidium pulcherrimum*, *Chiloscyphus profundus*, *Orthocaulis attenuatus*, *Lophozia* spp.

Анализ описаний всех стадий эпиксильных сукцессий только из зеленомошных ельников позволил выделить еще одну группу площадок — с доминированием напочвенных мезофитных видов и значительным участием сосудистых растений. Анализ распределения в дискриминантном пространстве 6 полученных плеяд дает следующую картину (рис. 5). Получено 4 значимые дискриминантные оси.

Первая дискриминантная функция имеет значительную положительную корреляцию с обилием напочвенных мезофитных видов (0.89). В области наименьших значений этой оси (координата центра группы –3.0) располагается плеяда I, характеризующаяся низким суммарным проективным покрытием всех видов и их групп. Эту группу площадок мы рассматриваем как инициальную стадию зарастания (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Среднее суммарное проективное покрытие и встречаемость групп видов для плеяд площадок в ельниках зеленомошных черничных и кисличных

Экологические группы	Плеяды					
	I	II	IIg	III	IIIg	IV
Мезофитные напочвенные	4.35/0.64	9.01/0.04	10.39/0.91	89.18/1.00	63.81/1.00	84.45/1.00
Мезофитные эпиксилы	14.32/0.95	47.07/1.00	9.36/0.91	0.76/0.30	1.65/0.69	0.41/0.09
Мезофитные генералисты	3.73/0.67	5.60/0.86	35.77/0.94	0.76/0.41	16.88/0.92	0.86/0.27
Эвритопные генералисты	2.28/0.51	2.57/0.67	18.84/0.84	0.29/0.28	4.12/0.69	1.36/0.09
Гигрофитные напочвенные	0.00	0.01/0.02	0.06/0.03	2.25/0.13	0.00	0.00
Мезоксерофиты напочвенные	0.00	0.01/0.03	0.22/0.09	0.05/0.03	0.00	0.00
Эвритопные эпиксилы	0.05/0.05	0.02/0.02	0.66/0.09	0.03/0.05	0.12/0.15	0.05/0.09
Мезофитные эпифиты	0.19/0.10	0.38/0.20	0.08/0.13	0.07/0.07	0.00	0.00
Эвритопные эпифиты	0.83/0.28	0.85/0.27	0.00	0.01/0.02	0.00	0.00
Сосудистые	0.59/0.10	0.00	0.53/0.25	5.80/0.67	1.08/0.38	36.23/1.00

Примечание. Слева от косой черты — ССПП, %, справа — встречаемость, %.

Плеяды II и IIg имеют сходную позицию относительно первой оси (координаты центроидов -2.8 и -2.3 соответственно), но расходятся по положению относительно осей второй и третьей дискриминантных осей. Вторая дискриминантная функция имеет значительную положительную корреляцию с обилием мезофитных и эвритопных генералистов (0.55 и 0.35 соответственно), третья — с обилием мезофитных эпиксильных видов (0.81). Плеяда II — это площадки с значительным участием эпиксильных мезофитов, плеяда IIg — со значительным участием различных генералистов.

Следующим шагом продвижения по первой оси является плеяда IIIg (координата ее центроида 1.93). Она характеризуется доминированием напочвенных мезофитных видов со значительным участием видов генералистов.

Плеяда III еще в большей степени определяется доминированием напочвенных мезофитов, и координата ее центроида по первой оси равна 4.2 . Также для площадок этой группы характерно увеличение проективного покрытия сосудистых растений. Последняя плеяда IV далее всех сдвинута по первой оси (координата центроида 4.7), хотя и близка к предыдущей плеяде. Эти две плеяды различаются по значениям по четвертой оси дискриминантного пространства и разделяются по обилию сосудистых видов. Также необходимо отметить небольшое уменьшение ССПП напочвенных мезофитных видов, происходящее, видимо, вследствие разрастания трав и кустарничков. Растительные группировки площадок этой плеяды наиболее близки к напочвенному покрову зеленомошных черничных и кисличных ельников, и мы рассматриваем ее как завершающую стадию зарастания в эпиксильной сукцессии.

На основе полученных данных весь ход сукцессии был разбит нами на 4 стадии: 1 — ранние с доминированием мезофитных эпиксилы или генералистов, 2 — поздние с доминированием мезофитных напочвенных видов.

I. На первой стадии ССПП составляет 30 %. Довольно часто встречаются эпифиты (встречаемость эвритоппных эпифитов 28 %, мезофитных эпифитов 10 %), в некоторых случаях их покрытие может достигать более 10 %, хотя ССПП около 1 %, поскольку основная часть эпифитных видов отмирает при падении ствола. Небольшая часть куртинок видов эпифитов разрастается еще на стволах живых деревьев и продолжают недолго существовать на валеже (например, *Orthotrichum* spp., *Radula complanata*, *Pylaisia polyantha*), другая часть — это, очевидно, вновь поселившиеся виды, разрастающиеся на свободном субстрате, в основном это листоватые лишайники, такие как *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastri* и др. (табл. 1). Особенно часто это происходит в случае, если часть мертвого ствола зависла довольно высоко над землей и его микроклимат соответствует условиям существования эпифитных видов. Генералисты имеют высокую встречаемость (мезофитные 0.67 и эвритоппные 0.51 соответственно), но низкое проективное покрытие (2—3 %). Всего было отмечено 12 видов этих групп, наиболее часто встречаются *Dicranum scoparium*, *Sanionia uncinata*, *Cladonia* sp., *Hypnum cupressiforme*. Наиболее обильными на площадках данной плеяды являются эпиксильные мезофиты, их встречаемость составила 95 %, а ССПП 14.3 %, почти целиком за счет *Ptilidium pulcherrimum* и *Chyloscyphus profundus*. Всего было отмечено 11 видов этой группы, максимальное число для всех стадий. Для самых ранних стадий зарастания характерно наличие мелких эпиксильных видов, встречающихся единично, что делает эти группировки чрезвычайно разнообразными. Мезофитные напочвенные виды представлены незначительным количеством видов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Prilium crista-castrensis*) с очень низкими покрытиями (около 5 %). Другие группы напочвенных видов на этой стадии не представлены совсем.

На второй стадии общее проективное покрытие может достигать 100 %, преобладают при этом эпиксильные виды либо виды-генералисты.

II. В варианте с преобладанием эпиксильных мезофитных видов среднее суммарное проективное покрытие составляет 65.5 %. Встречаемость обеих групп эпифитов сохраняется на уровне 20—25 %. Число встреченных мезофитных видов сократилось, но неожиданно даже увеличилось число найденных эвритоппных эпифитных видов. Только на площадках этой группы были найдены *Platismatia glauca*, *Parmelia sulcata*, *Xantoria parietina*, но все эпифитные виды встречаются с очень низкими покрытиями, не превышающими 1 %. Доминирующая группа мезофитных эпиксильных встретилась на всех площадках, ССПП 47 %. Число эпиксильных видов здесь не так высоко, но присутствующие виды более обильны. Доминантом в большинстве случаев является *P. pulcherrimum*, но также довольно обильны могут быть *Chiloscyphus profundus*, *Herzogiella seligerii*, *Lophozia longidens* и другие виды этого рода. Мезофитные и эвритоппные генералисты встречаются на площадках этой группы очень часто (встречаемость 86 и 67 % соответственно). Число видов, которыми представлены эти группы, почти не изменяется по сравнению с первой стадией. Среднее суммарное проективное покрытие мезофитных генералистов достигает 6 %, а эвритоппных остается на прежнем уровне. Наиболее значимые виды этих групп те же, что и на первой стадии зарастания. Значительно увеличивается число напочвенных видов (10). Появляются и обычные для напочвенного покрова ельников виды, например *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium affine*, а также виды, более редкие в их напочвенном покрове, ксеромезофит *Cladina rangiferina* и гигромезофит *Pseudobryum cinclidioides* и некоторые другие. Характерная черта эпиксильных сообществ II—III стадий зарастания — в них часта встречаемость напочвенных видов, характерных для иных типов леса. Это явление встречается как в

наших описаниях, так и в исследованиях других авторов (см.: Södrström, 1988) как регулярно встречающееся на средних стадиях разложения в чернично-зеленомошных ельниках Северной Швеции *Plilidium ciliare* и *Cladina rangiferina*, характерных для более ксерофильных сообществ.

Пг. Если вторая стадия развивается в варианте с преобладанием мезофитных генералистов, то ССПП, по нашим данным, получилось чуть выше — 76 %. Встречаемость и среднее проективное покрытие мезофитных эпифитов ниже, чем в эпиксильном варианте, а эвритоппные эпифиты отсутствуют совсем. Сохраняются только эпифитные мохообразные — *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *Radula complanata*. Среднее проективное покрытие мезофитных генералистов составило 35.8 %, эвритоппных — 18.8 %. Эвритоппные представлены различными видами рода *Cladonia* и широко распространенным мхом *Sanionia uncinata*. Мезофитные генералисты представлены 21 видом. Наиболее обильны *Dicranum scoparium*, *Pohlia nutans*, *Cladonia coniocraea*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *S. reflexum*, *S. starkei*, *Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium laetum*. Также довольно много было найдено эпиксильных видов (11), но почти все они встречались с проективным покрытием, не превышающим 1 %. Эта группа присутствует почти на всех площадках (встречаемость 91 %), но среднее суммарное проективное покрытие составило только 9.4 %. Сходное участие и у напочвенных мезофитов (встречаемость 91 %, проективное покрытие 10.4 %), но представлены они только наиболее распространенными 5 видами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*). Так же как и в предыдущем варианте, встречаются напочвенные виды, в целом не характерные для напочвенного покрова описанных зеленомошных ельников, — *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*. Сосудистые растения были встречены на четверти площадок, их среднее проективное покрытие составило 0.53 %.

Третья стадия характеризуется доминированием напочвенных мезофитных видов и представлена двумя вариантами с содоминированием генералистов и без него.

III. Вариант, соответствующий плеяде III, характеризуется присутствием почти исключительно мезофитных напочвенных видов, проективное покрытие всех остальных групп незначительно, хотя их встречаемость может быть довольно большой. Эпифитные виды встречаются единично и это те же устойчивые виды, что отмечены для предыдущей группы площадок. Участие мезофитных эпиксиллов, генералистов и эвритоппных генералистов практически одинаково. Встречаемость этих групп составила около 30 %, среднее проективное покрытие менее 1 %. 12 напочвенных видов было отмечено в этой группе. Преобладают мезофиты: их встречаемость составила 100 %, ССПП — 89.2 %. Из них наиболее обильны самые обычные лесные мхи таежной зоны — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. На 13 % площадок встретились напочвенные гигрофиты, наиболее обильным из них оказался *Sphagnum girgensohnii*. На площадках этой группы встречено 11 видов сосудистых растений. Встречаемость видов этой группы 67 %, среднее проективное покрытие 5.8 %. Наиболее часто встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Linnea borealis*, *Avenella flexuosa*, и только среднее проективное покрытие *O. acetosella* более 1 %.

IIIg. Вариант, соответствующий плеяде IIIg с содоминированием мезофитных генералистов, отличается не только значительной примесью видов этой группы (встречаемость 92 %, среднее суммарное проективное покрытие 17 %), но также достоверно меньшим ССПП мезофитных напочвенных видов ($\chi^2 = 21.5$ $p < 0.001$) и сосудистых ($\chi^2 = 5.7$, $p = 0.02$). Генералисты представлены 14 видами, наиболее

обильные из них *Sanoinia uncinata* и *Dicranum scoparium*. Большинство тех видов, которые были обильны на второй стадии, в «генералистском» варианте сохраняют высокую встречаемость, но их проективные покрытия сокращаются под прессом напочвенных видов, разрастающихся на валеже. Встречаемость более 10 % отмечена для *Plagiothecium laetum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *S. starkei*, *Dicranum scoparium*, *Sanoinia uncinata*, *Cephalozia lunulifolia*. Несмотря на то что напочвенные мезофиты являются доминантами на площадках этой группы, так же как и предыдущей, число их видов значительно меньше. Здесь встречены *Dicranum polysetum*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, проективное покрытие двух последних достоверно ниже, чем в первом варианте ($p = 0.04$ и $p = 0.01$). Значительно различается обилие сосудистых видов (ССПП = 1 %, встречаемость 38 %), всего встречено 2 вида — *Linnea borealis* и *Oxalis acetosella*. Обилие прочих групп видов остается столь же низким, как и в предыдущем варианте третьей стадии.

IV. Четвертая стадия зарастания — это эпиксильная растительность, максимально приближенная по своему составу и структуре к напочвенной, характерной для данного типа леса, но развивающаяся на еще хорошо различимых мертвых стволах. Растительность этих площадок очень схожа с первым вариантом третьей стадии, но отличается достоверно большими проективными покрытиями сосудистых растений (ССПП = 36.2, встречаемость 100 %). Встречено 17 видов сосудистых растений, которые есть и в напочвенном покрове. Наиболее обильными являются те виды, которые доминируют в напочвенном покрове, — *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*. На площадках этой стадии зарастания сокращается число напочвенных видов (остается только 7). По сравнению с третьей стадией остаются наиболее обильные виды, такие как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Plagiomnium affine*. Исчезают напочвенные виды, не характерные для напочвенного покрова зеленомошных ельников — ксеромезофитные и гигрофитные виды (*Cladonia* spp., *Sphagnum* spp.).

Таким образом, «продвижение» вдоль первой дискриминантной оси может быть интерпретировано как генеральная линия эпиксильной сукцессии (рис. 6). Но «продвижение» не происходит напрямую. В ходе эпиксильной сукцессии происходит смена групп доминантов, которые могут быть представлены мезофитными эпиксильными видами или различными типами генералистов. Наиболее распространенным вариантом смен является эпиксильно-эпигейная; в наших данных около 80 % всех площадок укладывается в эту сукцессионную схему. Оставшиеся приблизительно 20 % приходятся на площадки со значительным участием различных видов генералистов (плеяды IIg и IIIg). Площадки этих плеяд найдены нами во всех описанных фитоценозах, т. е. являются довольно распространенным вариантом отклонения от генеральной линии сукцессии. Они могут составлять различный процент от всех площадок описанных в сообществе от 7 до 56 %. Для оценки частоты таких «уклонений» в каждом фитоценозе были рассчитаны средние значения координат первой и второй дискриминантных осей для каждого фитоценоза (табл. 9). Фитоценозы № 3 и 7 выделяются среди прочих самыми низкими значениями по первой оси, т. е. наименьшим участием эпиксильных и напочвенных видов, и наибольшими по второй оси, т. е. наибольшим значением генералистов. Эти фитоценозы имеют ряд сходных черт — в древостое значительную долю составляют мелколиственные породы — *Populus tremula*, *Alnus incana*, также значительное количество валежных стволов в сообществе принадлежали мелколиственным породам. Описание № 3 имеет следы выборочной рубки 30—35 лет назад, но других следов антропогенной нагрузки нет. Описание № 7 располагается в резервате Вепский

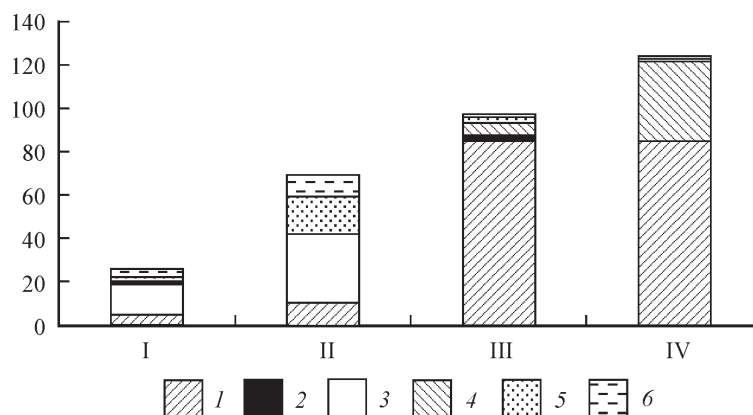


Рис. 6. Динамика групп видов в ходе эпиксильной сукцессии в ельниках зеленомошных черничных и кисличных.

По оси ординат — проективное покрытие (ПП), %, по оси абсцисс — стадии сукцессии (I—IV, пояснения в тексте). Группы растений: 1 — мезофитные напочвенные, 2 — гигрофитные напочвенные, 3 — мезофитные эпиксилы, 4 — сосудистые, 5 — мезофитные генералисты, 6 — эвритопные генералисты.

лес, и приурочено к одной из постоянных пробных площадей СПбНИИ Лесного хозяйства, заложенных в коренных ельниках в 1970-х годах (Шорохова, Шорохов, 1999). Следов хозяйственной деятельности человека на площади нет, но значительная часть древостоя пострадала при ветровале. Предварительный анализ факторов, влияющих на увеличение числа площадок с высоким покрытием генералистов, показывает зависимость процента лиственных деревьев в древостое сообщества и их стволов среди мертвой древесины от проективного покрытия травянистых растений, и в особенности высокотравья, т. е. при различных нарушениях, также способ-

ТАБЛИЦА 9

Средние значения координат первой и второй дискриминантных осей площадок II и III стадий, в различных описанных фитоценозах в зеленомошных черничных и кисличных ельниках

Номер фитоценоза	Дискриминантная ось	
	1	2
3	-2.27	1.24
7	-0.27	1.34
5	0.22	0.34
4	0.58	0.59
1	0.60	0.34
2	0.61	-0.32
6	1.28	0.81
8	3.13	-0.16

Примечание. Номер фитоценоза дан в тексте (см. Материал и методика).

ствующих увеличению листового и травяного опада. В рамках данной статьи мы не ставили задачи выяснения этих факторов.

Выделение в отдельный тип сукцессии сообществ, в которых в эпиксильных микрогруппировках на ранних стадиях преобладают виды-генералисты, представляется нам преждевременным. Для решения этого вопроса необходимо увеличить число описаний в таких фитоценозах. Если на увеличение обилия видов-генералистов оказывает положительное влияние именно количество опада и отпада листовых пород, то возможно рассматривать это отклонение как специфический тип сукцессии, который будет характерен для коренных смешанных лесов. Если это отклонение от типичной для таежных фитоценозов эпиксильной сукцессии связано в большей степени с нарушениями в древесном пологе и как следствие изменения таких параметров, как освещенность, влажность воздуха, то рассмотрение его как самостоятельного типа сукцессии нам кажется не обоснованным.

Заключение

Весь ход эпиксильной микросукцессии можно описать как постепенное увеличение участия напочвенных видов при изменении самого субстрата. Субстрат постепенно превращается в элемент лесной подстилки, а эпиксильная растительность полностью замещается напочвенной. Наиболее обильные группы видов — это напочвенные мезофитные, эпиксильные мезофитные виды. Значительного обилия могут достигать мезофитные и эвритоппные генералисты, напочвенные гигрофитные виды. Существенные изменения в соотношении эколого-субстратных групп в ходе эпиксильной сукцессии возникают при изменениях в структуре самого напочвенного покрова или структуры древостоя. В сфагново-черничном типе леса более высокая в сравнении с зеленомошным типом общая влажность приводит к увеличению числа гигрофитных видов и как следствие изменению в ходе сукцессии. Смену мезофитных напочвенных видов гигрофитными, по нашему мнению, целесообразно выделять в отдельную (пятую) стадию, поскольку это еще одно кардинальное изменение в эпиксильной растительности, происходящее до полного ее слияния с напочвенным покровом. В фитоценозах с значительным участием мелколиственных пород и хорошо развитым травянистым покровом разрастание крупных напочвенных мезофитных видов подавляется травяным и листовым опадом и разрастаются более устойчивые к опадению виды, в данном случае в большинстве случаев относенных к мезофитным генералистам.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Д. М. Мирину, Е. В. Шороховой за предоставленные материалы описаний и ценные замечания при обработке материала, Е. Н. Андреевой, Д. Е. Гимельбранту, Н. Б. Глушковской, Л. Е. Курбатовой, А. Д. Потемкину за помощь в определении лишайников, мхов и печеночников, В. С. Ипатову за конструктивные замечания при подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00723).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бюль А., Цёфель П. SPSS: искусство обработки информации. Анализ статистических данных и восстановление скрытых закономерностей. СПб., 2005. 608 с.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. *Sphagnaceae—Hedvigiaceae*. М., 2003. 608 с.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. *Fontinalaceae—Amblystegiaceae*. М., 2004. С. 609—944.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. Изд. 3. М., 1980. 293 с.
- Потемкин А. Д., Софронова Е. В. Печеночники и антоцеротовые России Т. 1. СПб.; Якутск, 2009. 386 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Антоцеротовые; Печеночники: Гапломитриевые — Мецгеривые. Л., 1976. 92 с.; Вып. 2. Печеночники: Гербертовые — Геокаликсовые. Л., 1979. 191 с.; Вып. 3. Печеночники: Лофозиевые, Мезоптихиевые. Л., 1980. 188 с.; Вып. 4. Печеночники: Юнгерманниевые — Скапаниевые. Л., 1981. 221 с.; Вып. 5. Печеночники: Лофоколеевые — Риччиевые. Л., 1982. 196 с.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПбНИИ лесного хозяйства. 1999. Вып. 1. С. 17—23.
- Andersson L. J., Hytteborn H. Bryophytes and decaying wood — a comparison between managed and natural forest // *Holarctic Ecology* 1991. Vol. 14. P. 121—130.
- Bader P., Jansson S., Jonsson B. G. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests // *Biological Conservation*. 1995. Vol. 72. N 3. P. 355—362.
- Botting R. S., DeLong C. Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest // *Forest ecology and management*. 2009. Vol. 258. P. 85—94.
- Crites S., Dale M. R. T. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests // *Can. J. Bot.* 1998. Vol. 76. P. 641—651.
- Damsholt K. Illustrated Flora of the Nordic liverworts and hornworts. Lund, 2002. P. 837.
- Jonsson B. G. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest // *J. Veg. Science*. 2000. Vol. 11. P. 51—56.
- Junninena K., Komonena A. Conservation ecology of boreal polypores: A review // *Biological Conservation*. 2011. Vol. 144. Is. 1. P. 11—20.
- Kushnevskaya H., Mirin D., Shorohova E. Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests // *Forest Ecology and Management*. 2007. Vol. 250. P. 25—33.
- Laaka S. Epixylic lichens on conifer logs in four natural forests Finland // *Graphis scripta* 1995. Vol. 7. P. 25—31.
- Laiho R., Prescott C. E. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis // *Can. J. For. Res.* 2004. Vol. 34. N 34. P. 763—777.
- McAlister S. Cryptogam communities on fallen logs in the Duke Forest, North Carolina // *J. Veg. Science*. 1997. Vol. 8. P. 115—124.
- McCullough H. A. Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest // *Ecology*. 1948. N 29. P. 508—513.
- Muhle H., LeBlanc F. Bryophyte and lichen succession on decaying logs. I. Analysis along an evaporational gradient in eastern Canada. // *J. Hattori Bot. Lab.* 1975. Vol. 39. P. 1—33.
- Spribille T., Thor G., Bunnell F. L. et al. Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia // *Ecography*. 2008. Vol. 31. Is 6. P. 741—750.
- Söderström L. Sequence of bryophytes and lichen in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden // *Nord. J. Bot.* 1988. Vol. 8. P. 89—97.
- Tobin B., Black K., McGurdy L., Nieuwenhuis M. Estimates of decay rates of components of coarse woody debris in thinned Sitka spruce forests // *Forestry*. 2007. Vol. 80. N 4. P. 455—469.

SUMMARY

The results are presented of the study of epixylic vegetation dynamics in Norway spruce forests in the Leningrad Region. The epixylic vegetation was observed in predominant types of the spruce forests in the region, namely those with *Myrtillus*, *Oxalis* and *Sphagnum-Myrtillus*. The stages of colonization

were distinguished using the species subdivision by their preference of substrate and moisture. We have found 2 different types of successions and factors contributing to their development. A detailed description of the colonization stages of the coarse woody debris is presented.

УДК 581.526.33 (470.23)

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 7

© В. А. Смагин

СИНТАКСОНОМИЯ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНО-СФАГНОВЫХ СООБЩЕСТВ ГРЯД И КОЧЕК МИНЕРОТРОФНЫХ БОЛОТ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

V. A. SMAGIN. SYNTAXONOMY OF RIDGE DWARF SHRUB-GRASS-PEATMOSS
COMMUNITIES IN AAPA-MIRES AND FENS OF EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: amgalan@list.ru
Поступила 11.01.2012

Рассмотрены ассоциации гряд и кочек минеротрофных болот европейской части России, в том числе аапа-болот. Их своеобразие определяется совместным произрастанием кустарничков, свойственных олиготрофным болотам, и типичных травяных видов низинных и переходных болот. Всего выделено 7 ассоциаций, отнесенных в состав нового порядка *Sphagnetalia fuscipapillosi* класса Охусосо—*Sphagnetea*. Статья является продолжением работ по изучению растительности структурированных болотных участков, проводимых в европейской части России (Смагин, 2007).

Ключевые слова: синтаксономия, гряды и кочки минеротрофных болот, кустарничково-травяно-сфагновые сообщества, европейская часть России.

Растительность гряд и кочек минеротрофных болот, к числу которых относятся аапа-болота в узком понимании этого типа, грядово-мочажинные мезотрофные болота, а также участки переходных болот с кочковато-ковровым комплексом, занимает особое место в синтаксономической структуре, что обусловлено спецификой ее видового состава. В эколого-ценотической классификации растительности она относится к формациям *Sphagneta fusci*, *Sphagneta papillosi*, *Sphagneta warnstorffii* и *Sphagneta magellanici*. Сообщества большинства формаций, за исключением *Sphagneta warnstorffii*, не только представлены, но и наиболее широко распространены и на верховых, олиготрофных болотах. При этом их ассоциации, включающие сообщества, произрастающие на болотах разного типа, очень заметно различаются по видовому составу. Различия эти столь существенны, что требуют отражения на надассоциационном уровне, на это обращает внимание Т. К. Юрковская (1992), оговаривая, что ассоциации сообществ *Sphagneta fusci* гряд аапа-болот заслуживают отнесения к отдельной субформации. В эколого-топологической классификации они помещены в кочковую и ковровую группы олиготрофного, мезотрофного и евтрофного (в скандинавском понимании этих терминов) типов растительности (Кузнецов, 2005). В европейской флористической классификации такие сообщества не отражены. Причина, видимо, кроется в географическом несовпадении стран, где следуют методам этой школы, с регионами распространения грядово-мочажинных минеротрофных болот.

Выделяемый во флористической синтаксономии класс Охусосо—*Sphagnetea* Br.-Bl et Tx 1943 охватывает болотную растительность, в сообществах которой заметную роль играют кустарнички. Он включает 2 порядка — *Sphagnetalia magellanici* Kästn et Flöss 1933 и *Erico*—*Sphagnetalia* Br.-Bl 1949. Сообщества последнего