

Санкт-Петербургский государственный университет

**ЧЕРНЕНКО Полина Андреевна**

**Выпускная квалификационная работа**

*Пространственная структура лесных и болотных биогеоценозов в зоне влияния Рыбинского водохранилища (на примере участка «Бор Тимонино», Дарвинский заповедник)*

Уровень образования: магистратура

Направление: 05.04.02 «География»

Основная образовательная программа ВМ.5778.2020 «Структура, динамика и охрана ландшафтов»

Научный руководитель:

Галанина Ольга Владимировна

доцент кафедры биогеографии и охраны природы

кандидат биологических наук

Рецензент:

Филиппов Дмитрий Андреевич

ФГБУН Институт биологии внутренних вод

им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН)

Ведущий научный сотрудник

лаборатории высшей водной растительности

Кандидат биологических наук

Санкт-Петербург

2022

**Аннотация:** Представлены результаты изучения контактной полосы лесных и болотных биогеоценозов в зоне подтопления Рыбинского водохранилища. Исследования проводились на ключевом участке вблизи кордона Бор-Тимонино, Дарвинский заповедник. Рыбинское водохранилище – это мелководный искусственный водоём, с внутригодовыми и ежегодными колебаниями уровня режима, которые обуславливают его сильное влияние на прибрежную территорию, разделяя последнюю на зону временного затопления и зону подтопления. В ходе работы были составлены геоботаническая и ландшафтная карты, карта динамических процессов в ландшафтах, геоботанические профили. Проведено сравнение полученных данных с данными исследований 2016 года.

Среди преобладающих пушицево-кустарничково-сфагновых сообществ верховых болот и сосновых гряд разнообразие территории придают березняки кустарничково-травяно-осоково-сфагновые, формирующиеся в зоне временного подтопления под действием процесса периодического подъёма грунтовых воды характеризующиеся особым составом травяно-кустарничкового яруса.

**Ключевые слова:** Дарвинский заповедник, зона затопления, динамика растительности, динамические процессы в ландшафтах, южная тайга, заболачивание.

**Abstract:** The results focused on contact zone of forest and mire ecosystems affected by the Rybinsk water storage reservoir are presented. The key plot located near the Bor-Timonino site. The Rybinsk water storage reservoir is vast but shallow. It can be characterized by intra-annual and annual fluctuations of water level. The mentioned above factors have an influence upon the coastal areas and divide it on temporary flooding zone and underflooding zone. As a result of research, the vegetation map, the landscape map and the vegetation dynamics map were created along with vegetation profiles.

Evergreen shrub-sphagnum communities predominate, while sedge-sphagnum birch forests are forming in an underflooding zone. Some decrease in the value of the stand, abundance of fault trees, and increase in the number of fallen trees were observed.

**Keywords:** Darwin strict Nature Reserve, inundated area, vegetation dynamics, landscape dynamics, southern taiga, paludification.

## Содержание:

Введение .....	5
Материалы и методы.....	7
Глава 1. Физико-географическое описание территории.....	11
1.1 История создания, цели и задачи.....	11
1.2 Геология и геоморфология.....	11
1.3 Климат.....	12
1.4 Гидрологический режим.....	13
1.5 Почвы .....	13
1.6 Растительность и флора.....	14
1.6.1. Болотная растительность.....	15
1.6.2 Леса.....	16
1.6.3 Луга.....	17
1.7 Животный мир.....	17
1.8 Влияние Рыбинского водохранилища.....	18
Глава 2. Флора, растительность и почвы ключевых участков «Утешковское болото» и «болото Большой мох».....	21
2.1. Ключевой участок «Утешковское болото».....	21
2.1.1 Флора и растительность.....	21
2.1.2 Почвенный покров .....	23
2.2 Ключевой участок «болото Большой мох».....	24
2.2.1 Флора и растительность.....	24
2.2.2 Почвы .....	25
Глава 3. Результаты и обсуждения. Геоботаническая и ландшафтная карты. Динамические процессы.....	27
3.1 Геоботаническая карта.....	27
3.1.1 Описание растительных сообществ ключевого участка .....	27
3.1.2 Сравнение растительных сообществ ключевого участка с участком «Большой мох».....	34
3.2 Ландшафты .....	36
3.2.1 Описание ландшафтов ключевого участка.....	36
3.3 Динамические процессы в ландшафтах.....	38
3.3.1 Анализ растительных сообществ ключевого участка по шкалам Л.Г.Раменского.....	39
3.3.2 Описание выявленных процессов.....	40
Заключение и выводы .....	44

<b>Список литературы:</b> .....	46
Приложение.....	51

## Введение

Цель работы – изучить характер взаимодействия лесных и болотных биогеоценозов, испытывающих влияние искусственного водоёма, на примере выбранного ключевого участка. Работа проводилась на территории Дарвинского государственного природного биосферного заповедника.

Для достижения поставленной цели определены следующие задачи:

- Изучение основных процессов, происходящих на данной территории, на основе литературных данных и выбор подходящего для проведения исследования ключевого участка
- Проведение геоботанических и ландшафтных полевых исследований с применением данных дистанционного зондирования
- Классификация выполненных геоботанических описаний, разработка легенды карты и картографирование растительности ключевого участка
- Составление карты динамических процессов в ландшафтах
- Выявление закономерностей формирования современного растительного покрова
- Проведение лабораторных исследований почвенных образцов

Болотообразование является характерным процессом для зоны тайги. Особый интерес представляют взаимоотношения болота и леса – процессы заболачивания суходолов и разболачивания территории, зарастание её лесом. Однако на изучаемом участке течение этих процессов осложняется влиянием огромного искусственного водоёма – Рыбинского водохранилища.

Дарвинский государственный природный биосферный заповедник занимает северо-западное побережье Рыбинского водохранилища и находится на территории Вологодской и Ярославской областей. Территория заповедника обладает высокими природоохранной и научной ценностями.

Как для любого искусственно созданного резервуара, для водохранилища характерны сильные многолетние и внутригодовые колебания уровня. В среднем, такие колебания составляют 3-4 м, однако в отдельные годы могут достигать 5 м (Рыбинское ..., 1972; Кузнецов, Рыбникова, 2015). Поскольку территория заповедника – это плоский, слабо расчлененный полуостров, глубоко вдающийся в водохранилище, такие изменения уровня воды оказывают на неё существенное воздействие. Кроме того, в прибрежной зоне активно протекают различные процессы, такие как волновая и ветровая абразия,

биогенная седиментация. Именно это и определяет облик ландшафтов побережья, где затопление или осушение широкой прибрежной полосы является главным фактором формирования специфических для территории фитоценозов, сформировавших зону временного затопления. Однако на этом влияние водохранилища на окружающую территорию не заканчивается. Изменение почвенно-грунтовых условий и микроклиматических показателей привело к появлению зоны подтопления, на границе с зоной временного затопления (ЗВЗ). Здесь происходит сложный комплекс процессов, которые должны проявляться, в том числе, и в зоне контакта лесных и болотных биогеоценозов, определять их состав и структуру.

Изменение прибрежно-водной растительности, растительности лугов, лесов под влиянием водохранилища изучали Кутова Т.Н (1953), Бобровский Р.В. (1953), Бельский П.С. (1949), Леонтьев А.М. (1956), Куражковский Л.Н. (1953). Подробное изучение болот заповедника было проведено в 1960-х годах В.П. Денисенковым (1969).

Таким образом, изучая состав и структуру растительных сообществ, произрастающих на границе с ЗВЗ, можно получить представление о влиянии искусственного затопления на болотные сообщества. По данному вопросу существует ограниченное число публикаций: в этом заключается новизна работы.

По результатам данной работы опубликована статья в журнале «Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г.Смидовича» (Галанина и др., 2021).

Работа состоит из введения, 3 глав, заключения, списка литературы и приложения.

## Материалы и методы

Исследования проводились на территории Дарвинского государственного природного заповедника на выбранном ключевом участке, который располагается к северо-западу от кордона Бор-Тимонино, и представляет собой южную часть верхового болотного массива «Утешковское болото» с опоясывающими его песчаными грядами. Основным критерием выбора участка послужило наличие обширной контактной полосы болотных и лесных фитоценозов с сообществами зоны затопления, так как «Утешковское болото» ограничено заливами водохранилища с трех сторон – с запада, юга и востока. Площадь ключевого участка составляет 4.3 км<sup>2</sup>.

Полевые исследования проводились в июле 2021 года под руководством О.В. Галаниной. Были выполнены геоботанические, флористические и почвенные описания, проведена съёмка территории ключевого участка с помощью БПЛА и отбор образцов ядер сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

В качестве исходных материалов были использованы космические снимки на территорию ключевого участка, материалы лесоустройства, картографические данные, фондовые материалы заповедника (Денисенков, 1969), в т.ч. ландшафтная карта, составленная Садоковым Д.О. (Садоков, 2016). Изучение флоры проводили с учетом данных С.Ф. Немцевой и Н.Д. Немцевой (1987).

Работа была выполнена с использованием следующих методов:

1. Временных пробных площадей и стандартных геоботанических описаний
2. Метод опорных геоботанических профилей
3. Почвенных описаний и лабораторного анализа почвенных образцов
4. ГИС-технологий и дешифрирования данных дистанционного зондирования Земли
5. Метод построения торфяных диаграмм

Всего за экспедицию было выполнено 49 геоботанических описаний, заложено 4 почвенных разреза, отобрано 33 древесных ядра. Координаты описаний представлены на картосхеме фактического материала (приложение, рис.1)

**Геоботанические описания** проводились на временных пробных площадках квадратной формы площадью 20×20 м (400 м.<sup>2</sup>) согласно существующим методикам (Юнатов, 1964; Методы изучения ..., 2002; Ипатов, Мирин, 2008). Площадка располагалась на типичном участке данного сообщества: она должна быть гомогенной по характеру формы рельефа и растительности, по возможности не иметь нарушений. Размечались границы участка с помощью рулетки и веревок. Отмечались координаты центра площадки.

Полное геоботаническое описание сообществ проводилось на основе специальных бланков и включало в себя: выявление полного видового состава древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового, мохово-лишайникового яруса и подроста, а также определение проективного покрытия и обилия видов. Для древесного яруса измерялись такие параметры как: средняя и максимальная высота и средний и максимальный диаметр для каждого вида, а также сомкнутость для всего яруса. Для подроста определялись средняя и максимальная высота. В каждом бланке указывались: местоположение, номер описания, координаты пробной площади, положение в мезорельефе, микрорельеф участка и авторы описания. Так же учитывалось динамическое состояние сообщества, и наличие антропогенных воздействий: пожаров, вырубок, выпаса скота, гидролесомелиорации. Для заболоченных ассоциаций дополнительно измеряли уровень грунтовых вод. В каждом сообществе определялась формула древостоя, и указывалось его рабочее название. Все незнакомые виды растений собирались для последующего определения. На пробных площадках собирались для последующего определения образцы мохообразных. Проводилась фотофиксация: общий вид площадки, интересные объекты и явления, почвенные разности под вывалами деревьев; норы, гнезда, следы антропогенного влияния и т.п.

Точки, в которых проводились описания, выбирались предварительно по космоснимку и снимкам с БПЛА. Маршруты прокладывались методом опорных геоботанических профилей – прямыми или ломаными линиями от центральных частей верхового болотного массива к зоне временного затопления (Методы изучения..., 2002).

**Почвы.** Закладывались почвенные разрезы в сообществах зоны подтопления. Их описание производилось по классификации почв 2004 года по принятой методике (Шишов Л.Л., Тонконогов В. Д. и др., 2004). Для каждого разреза указывались координаты, местоположение, растительное сообщество. Для горизонтов отмечалась глубина залегания, а также такие характеристики как цвет, влажность, плотность, механический состав, структура, особенности границы и перехода. Из горизонтов почвенного профиля осуществлялся отбор образцов для последующего определения рН и гранулометрического состава почв. Консультацию по определению типа и названия почв оказала К.А. Бахматова (СПбГУ).

В ходе лабораторных исследований почвенных образцов проводился анализ рН в суспензии стандартным методом (Опекунова и др., 2002). Измерялся водный и солевой рН. Суспензия готовилась в растворах  $H_2O$  и  $KCl$  в соотношении 1:2,5 (или 1:25 в торфянистых горизонтах и подстилках).



Полученные данные послужили основой для крупномасштабной геоботанической карты ключевого участка и для карты динамических процессов в ландшафте.

На следующем этапе работы проводилась разработка легенды к карте. Легенда представляет собой список единиц растительности, сообщества которой занимают достаточные площади, позволяющие изображать их в определенном масштабе, и отражает основное разнообразие растительности на основе классификационных единиц различного ранга.

В основе легенды карты лежит классификация растительности. В данной работе использовался эколого-фитоценотический (или доминантный) подход к классификации растительных сообществ. При таком подходе названия растительным сообществам даются на основе доминирующих в каждом из ярусов видов. Такие виды являются наиболее важными для сообщества с фитоценотической точки зрения. Во многих случаях они играют роль эдификаторов. Становясь самыми многочисленными, виды доминанты являются лучше приспособленными к экологическим условиям местообитаний, а значит, именно они наиболее полно отражают сущность фитоценоза.

Методика, положенная в основу данной работы, является классическим методом классификации растительности при эколого-фитоценотическом подходе. Она подробно описана Нешатаевым Ю.Н. (Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987). На первом этапе работ по классификации растительности был проведен эколого-флористический анализ видового состава. Была изучена экология всех видов, определена их принадлежность к различным экологическим типам. Были составлены общие списки видов растений, зарегистрированных на каждой пробной площади. Затем был проведен фитоценотический анализ, и, на основе покрытия и обилия была определена роль вида в сообществе.

Была проведена сортировка бланков описаний. Они были разбиты на болотные, лесные и зону временного затопления. Затем лесные описания были сгруппированы по преобладающей древесной породе и разделены на сосновые, березовые, мелколиственно-еловые и осиновые ассоциации. Сообщества в этих группах были распределены в соответствии с нарастанием ведущего фактора в окружающей среде. Таким фактором в условиях подтопления со стороны водохранилища и верхового болота является увеличение увлажнения.

На следующем этапе была составлена сводная таблица геоботанических описаний. Виды, соответствующие строкам, расположены на основе проведенного эколого-фитоценотического анализа. А описания, представляющие конкретные сообщества, и, соответствующие столбцам, – в направлении изменения ведущего фактора. После этого

проводился сравнительный анализ табличных данных и перегруппировка описаний, что помогло выявить различия условий среды и особенности динамики растительного покрова. В таблице были выделены единицы классификации по доминирующим и индикаторным видам.

Таким образом, после завершения классификации были выявлены основные группы ассоциаций, которые стали основой легенды к карте растительности внутриболотных минеральных островов заповедника.

Следующий этап работы проходил с использованием геоинформационных систем – ArcMap и QGIS. Были оцифрованы границы сообществ по эталонам дешифрирования с использованием космоснимков (Yandex).

Были составлены два геоботанических профиля, проходящие перпендикулярно к самым выраженным элементам рельефа, высоты над ур.м. извлечены из ЦМР.

На основе легенды к карте, был проведен эколого-географический анализ сообществ по экологическим шкалам Л.Г. Раменского. Рассчитывались баллы сообществ по шкалам «увлажнение», «богатство-засоление» и «переменность увлажнения», полученные данные были отображены в форме графиков – экограмм.

Карта динамических процессов в ландшафтах составлена на основе геоботанической карты по следующему алгоритму. Сравнение отмеченных в ходе полевых исследований процессов с результатами исследования почв, с использованием видов-индикаторов (Киреев и др., 2011) и индикаторных свойств сообществ (Викторов, Ремезова, 1988; Булохов, 2004) выявило преобладающие динамические процессы, которые были экстраполированы на места с равными условиями местообитаний.

Проводилось сравнение полученных данных с данными 2016 года, полученными под руководством Галаниной О.В. по исследованию болотного массива «Большой Мох». Удалось провести сравнение растительных сообществ, профилей растительности в рельефе.

## Глава 1. Физико-географическое описание территории

Дарвинский государственный природный биосферный заповедник располагается на полуострове в северо-западной части Рыбинского водохранилища, его площадь составляет 112 тысяч га: 67 176 га приходится на сушу и 45 454 га — на акваторию. Рыбинское водохранилище является одним из самых обширных искусственных водоёмов в Европе, оно занимает третье место по общему объёму среди водохранилищ Волжско-Камского каскада (Рыбинское водохранилище, 1972).

### 1.1 История создания, цели и задачи

Дарвинский государственный заповедник был создан 18 июля 1945 года для наблюдения за изменениями в природных комплексах, происходящими после затопления низменного Молого-Шекснинского междуречья водами Волги, Мологи и Шексны в результате строительства на Волге рядом с городом Рыбинск гидроэлектростанции. При достижении проектного уровня в 1947 году, площадь зеркала водохранилища составила 4550 км<sup>2</sup>. Рыбинское водохранилище стало самым большим искусственным водоёмом для того времени (Дарвинский заповедник, 1957). Опыт, полученный в ходе исследований на данной территории, должен был помочь в проектировании и строительстве других ГЭС на территории СССР. Имя заповеднику было присвоено в честь великого английского естествоиспытателя, основоположника эволюционной теории Чарльза Дарвина (Дарвинский заповедник, 1957).

Ключевая современная цель работы заповедника – это сохранение природы Молого-Шекснинского междуречья и изучение влияния огромного искусственного водоёма на все элементы природного комплекса (Дарвинский заповедник, 1957).

В основные задачи заповедника (дарвинский.рф) входят: сохранение биоразнообразия территории и ландшафтов в их естественном состоянии; экологический мониторинг; организация научных исследований; экологическое просвещение.

### 1.2 Геология и геоморфология

Территория вокруг Рыбинского водохранилища относится к Северорусской геоморфологической провинции Восточно-Европейской равнины (Спиридонов, 1978). Заповедник располагается в Молого-Шекснинской низине, образованной деятельностью нескольких оледенений в четвертичное время, высоты которой полого падают с северо-запада на юго-восток от 160 до 90 м (Заповедники..., 1988). В наиболее полноводные годы низина затоплена водами водохранилища до горизонтали 102 метра – отметки НПУ (Дарвинский заповедник, 1957).

Данная местность неоднократно подвергалась оледенениям в четвертичное время. После таяния ледников (последние оледенение не затронуло территорию) образовалось огромное озеро, которое постепенно мелело, разделялось на отдельные протоки, в дальнейшем сформировавшие русла рек Шексны и Мологи (Заповедники..., 1988). Озёрно-ледниковая терраса около Рыбинского водохранилища сложена горизонтально-слоистыми глинами, алевритами и тонкозернистыми песками, отложение которых происходило на дне плотинного озера, когда Молого-Шекснинская низменность была занята глыбой мертвого льда (Спиридонов, 1978).

Фундамент территории формируют пермско-триасовые отложения, перекрытые четвертичными отложениями: ледниковой мореной (10-15 м.); серыми песками с примесью гальки; плитчатыми серыми глинами (10-30 м.) и желтыми с розоватым оттенком тонкозернистыми пылеватыми слюдистыми песками (10-15 м.) на самом верху (Дарвинский заповедник, 1957).

Рельеф полуострова представляет собой плоскую, слаборасчлененную низменную равнину (Заповедники..., 1988), абсолютные высоты которой не превышают 107 метров (Дарвинский заповедник, 1957). Присутствуют гривы – невысокие, удлинённые пологие возвышенности (Дарвинский заповедник, 1957). Считается, что они были образованы при отступании ледника (Заповедники..., 1988). Большая часть равнины занята верховым болотным массивом, рельеф дна болота также мелкогривистый, сформированный блуждающими водными потоками, оставшимися после озера. Наиболее высокие из этих грив остаются незаболоченными (Дарвинский заповедник, 1957).

Для рельефа заповедника также характерны «угольные ямы» – земляные бугры до 3 метров в высоту – формы микрорельефа, оставшиеся от древнего промысла выжигания древесного угля (Заповедники..., 1988).

### 1.3 Климат

Территория заповедника находится в зоне умеренно-континентального климата, для которого характерно прохладное лето ( $t_{\text{ср.июля}}^{\circ}=17,4^{\circ}\text{C}; t_{\text{max}}^{\circ}=32,2^{\circ}\text{C}$ ) и умеренно морозная зима ( $t_{\text{ср.января}}^{\circ}=-11,2^{\circ}\text{C}; t_{\text{min}}^{\circ}=-41^{\circ}\text{C}$ ). Среднегодовая температура воздуха –  $3,3^{\circ}\text{C}$  (Заповедники..., 1988).

Годовое количество осадков составляет в среднем 522 мм, большая их часть выпадает в теплое время года (Заповедники..., 1988). Максимум осадков выпадает в августе – 78 мм (<https://meteoinfo.ru>). Часто повторяются дождливые годы, напротив, засушливые годы редки, хотя кратковременные засухи продолжительностью от пары недель до нескольких месяцев наблюдаются часто (Рыбинское водохранилище, 1972).

Водохранилище оказывает существенное влияние на климат прилегающих территорий. Особенно это проявляется на мысах, глубоко вдающихся в водоём (Рыбинское водохранилище, 1972).

Безморозный период продолжается в среднем 120 дней. Его продолжительность увеличилась на 10-15 дней, что подтверждает смягчающее воздействие водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972). Снежный покров весьма низкий, достигает отметок 35-50 см. Сплошной ледовый покров устанавливается на водохранилище в ноябре и держится до марта месяца (Дарвинский заповедник, 1957, Заповедники..., 1988).

С образованием водохранилища изменился и ветровой режим: преобладают СЗ ветра (в замен Ю и ЮЗ), увеличилась сила ветров, сократилась повторяемость штилей (Дарвинский заповедник, 1957).

Летом и весной наблюдается охлаждающее воздействие водохранилища, которое наиболее выражено на удалении 200-500 метров от берега (6-12°разница температур побережья и отдаленных частей суши). Осенью заметно тепляющее воздействие водоёма, температура над водой на 2-6° выше, чем над побережьем (Рыбинское водохранилище, 1972).

#### 1.4 Гидрологический режим

Водоносный горизонт имеет мощность от 7 до 10 м и залегает на водоупорных серых плитчатых глинах (Заповедники..., 1988).

Для водохранилища характерны несколько видов колебаний уровня воды: сезонные и многолетние. Сезонные колебания составляют 2-3, а в некоторые годы и 5 м. Из-за такой высокой амплитуды колебаний уровня, периодически затапливается и осушается очень широкая прибрежная полоса (Заповедники..., 1988). Максимальный уровень в водохранилище достигается в мае-июне, минимальный – в марте-апреле. В течение лета уровень снижается постепенно.

Образование водохранилища затрудняет сток воды с болот в реки. Это вызывает большой отток воды к окружающим лесам и усиливает степень и продолжительность избыточного увлажнения почвы под ними, а значит и процессы заболачивания (Заповедники..., 1988). Гидрологический режим определяет динамичность процессов и частые сукцессии растительных сообществ в этой зоне (Заповедники..., 1988).

#### 1.5 Почвы

Территория заповедника относится к зоне дерново-подзолов южной тайги Среднерусской почвенной провинции Европейско-Западно-Сибирской таёжно-лесной почвенно-биоклиматической области Бореального пояса. Почвы, в основном, песчаные.

Почвообразующими породами являются водно-ледниково-озёрные пески и супеси (Национальный атлас почв, 2011).

Материнскими породами почв данной территории является очень бедные по минералогическому составу пылеватые тонкозернистые пески, состоящие из кварца с небольшой примесью полевых шпатов, слюды и роговой обманки. В заповеднике преобладают почвы подзолистого и болотного типов. Слой торфа на верховых болотах в заповеднике равен от 0,5 до 5,5 м (Заповедники..., 1988). Изредка встречаются дерново-подзолистые почвы, образование которых проходило под хвойно-широколиственными лесами с покровом из широколиственного травя (Заповедники..., 1988).

Согласно литературным данным (Дарвинский заповедник, 1957), касающихся описанных торфяных залежей, история развития болотной системы такова: нижние слои (4-3,25 м) относятся к Арктическому периоду с холодным климатом, когда растительность была представлена тундровыми группировками растительности. Выше залегает слой, относящийся к Субарктическому периоду, в это время на территории произрастали леса (из сосны, ели, березы), близкие по составу к современным. Выше наблюдается увеличение количества пыльцы широколиственных деревьев вяза, орешника, липы, дуба. Затем опять начинает доминировать ель – это соответствует Суббореальному периоду, характеризующемуся сухим климатом. В эту эпоху практически прекратился рост торфяников, сократилось распространение широколиственных лесов. Верхние слои торфа – показывают опять преобладание ели. По рельефу дна торфяника можно сделать вывод, что болота начали образовываться в межгрядовых понижениях.

## 1.6 Растительность и флора

Дарвинский заповедник располагается в подзоне южной тайги. Его территория относится к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской провинции Евразийской таежной области (Растительность Европейской части СССР, 1980). Однако из-за влияния водохранилища растительность имеет ряд отличительных черт.

Основной фон растительного покрова заповедника создают сфагновые болота и заболоченные сосняки, занимающие более 80% всей площади заповедника (Дарвинский заповедник, 1957; Заповедники..., 1988).

Высокая заболоченность территории обусловлена, во-первых, близким залеганием водоупорного горизонта, и, следовательно, грунтовых вод (в среднем около 120 см от поверхности), а также плохим стоком в условиях равнинной поверхности. Дополнительным фактором является бедность грунтов и почв минеральными веществами,

их кислая среда, что способствует заселению сфагновых мхов (Дарвинский заповедник, 1957).

При наполнении чаши водохранилища произошло затопление огромной площади верховых болот, поэтому для Рыбинского водохранилища характерны всплывшие торфяные острова, постепенно зарастающие ивой и березой (Заповедники..., 1988).

Всего в заповеднике встречается 582 вида сосудистых растений (Немцева, 1987).

#### 1.6.1. Болотная растительность

Растительность верховых болот преобладает на территории заповедника. Образование большей части болот произошло в результате заболачивания лесов верховодкой (Денисенков, 1969). Бедность флоры олиготрофных сообществ обусловлена бедностью подстилающих пород элементами водно-минерального питания (Денисенков, 1969).

Древесный ярус болот образован разными формами сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). В травяно-кустарничковом ярусе обычны кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*), багульник болотный (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), клюква (*Oxycoccus palustris*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), морощка (*Rubus chamaemorus*), шейхцерия (*Scheuchzeria palustris*), осока топяная (*Carex limosa*), изредка встречаются водяника (*Empetrum hermaphroditum*) и росянка (*Drosera rotundifolia*) (Заповедники..., 1988). Здесь ведущую роль играют сфагновые мхи, которые в заповеднике представлены 22 видами (Дарвинский заповедник, 1957).

Мало в заповеднике низинных болот. Они занимают местообитания с подтоком богатых минеральными солями грунтовых вод: окраины болотных массивов и верховья заболоченных рек и ручьёв. Древесный ярус формирует береза пушистая (*Betula pubescens*) с небольшим количеством ели (*Pice abies*), осины (*Populus tremula*), серой и черной ольхи (*Alnus incana*; *A. glutinosa*). Обычными видами для таких сообществ являются ивы: черничная, пепельная, филиколистная, лапландская, розмаринолистная (*Salix myrsinifolia*; *S. cinerea*; *S. phylicifolia*; *S. lapponum*; *S. rosmarinifolia*), осоки, пушица многоколосковая (*Eriophorum angustifolium*), тростник (*Phragmites australis*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*), вахта (*Menyanthes trifoliata*), калужница болотная (*Caltha palustris*), вех ядовитый (*Cicuta virosa*), сабельник болотный (*Comarum palustre*), белокрыльник (*Calla palustris*), хвощи (Заповедники..., 1988).

Берега озер, разбросанных среди верховых болот, зарастают вахтой (*Menyanthes trifoliata*), сабельником болотным (*Comarum palustre*), тростником (*Phragmites australis*) и различными видами осок (Заповедники..., 1988).

## 1.6.2 Леса

На гривах, где почвенно-грунтовые воды держатся на глубине, болотные массивы сменяются лесной растительностью. (Дарвинский заповедник, 1957). Лесные участки на данной территории приурочены к берегам рек, вершинам материковых дюн и песчаным гривам (Заповедники..., 1988).

В заповеднике преобладают сосновые леса, которые занимают различные местообитания. На возвышенных дюнах произрастают светлые и сухие сосняки лишайниковые (доминируют лишайники рода *Cladonia*) и сосняки лишайниково-зеленомошные с разреженным, невысоким травяно-кустарничковым ярусом из вереска (*Calluna vulgaris*), черники (*Vaccinium myrtillus*), брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), кошачьей лапки двудомной (*Antennaria dioica*), овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) (Заповедники..., 1988). На склонах грив встречаются сосняки зеленомошные с густым моховым покровом из зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, виды р. *Dicranum*) и хорошо развитым травяно-кустарничковым ярусом, представленным таежным мелкотравьем (*Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*), таежными кустарничками (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*) и некоторыми другими видами (Заповедники..., 1988). Большую площадь в заповеднике занимают заболоченные сосновые леса – сосняки кустарничково-сфагновые, здесь доминируют сфагновые мхи, а в травяно-кустарничковом ярусе обильны болотные виды (*Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Охусoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex globularis*) (Заповедники..., 1988).

Еловые леса произрастают в местах с хорошим дренажом. Они представлены, в основном, ельниками зеленомошными с доминированием черники (*Vaccinium myrtillus*), кислицы (*Oxalis acetosella*), ожики волосистой (*Luzula pilosa*) и майника двулистного (*Maianthemum bifolium*) (Заповедники..., 1988). Гораздо реже встречаются ельники сложные, где в древесном ярусе участвует осина (*Populus tremula*) и береза (*Betula pubescens*), в подлеске встречаются липа (*Tilia cordata*), клён остролистный (*Acer platanoides*), кустарничковый ярус представлен жимолостью (*Lonicera xylosteum*), калиной (*Viburnum opulus*), малиной (*Rubus idaeus*). Густой травяной покров включает в себя виды редкие для территории заповедника: копытень европейский (*Asarum europaeum*), двулепестник альпийский (*Circaea alpina*), борец высокий (*Aconitum septentrionale*), бор развесистый (*Milium effusum*), подмаренник трехцветковый (*Galium triflorum*), волчье лыко (*Daphne mezereum*) (Заповедники..., 1988).

Встречаются и лиственные леса, среди них наиболее распространенными являются березняки (*Betula pendula*, *Betula pubescens*) травяные, березняки осоковые и березняки



тростниково-сфагновые (Заповедники..., 1988). На суходолах встречаются осинники, на вырубках, влажных суходолах и по низменным берегам рек встречаются ольшаники (Заповедники..., 1988).

### 1.6.3 Луга

Естественные южно-таёжные ландшафты были видоизменены до создания водохранилища, вырубались леса для с/х угодий, значительные площади занимали «ополья» – ландшафты искусственной лесостепи (Рыбинское водохранилище, 1972)

Луговая растительность занимает на территории заповедника менее 1% площади (Дарвинский заповедник, 1957), к тому же эта площадь год за годом сокращается, из-за зарастания сосной, берёзой или ивой (Заповедники..., 1988). Это материковые луга, которые развиваются на месте сведенных лесов (Дарвинский заповедник, 1957). Они сформировались на месте бывших сельскохозяйственных полей, и, занимают гривы по рекам и ручьям, а также пологие возвышения древней аллювиальной террасы (Заповедники..., 1988).

Травяной покров таких сообществ разнообразен. В травостое чаще всего доминируют злаки (*Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata* и другие) и разнотравье (*Trifolium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris* и другие) (Заповедники..., 1988).

Обычны пустошные луга, в которых доминирует ксерофитное мелкотравье (*Festuca ovina*, *Sedum acre*, *Pilosella officinarum*, *Potentilla argentea*) или белоус торчащий (*Nardus stricta*) (Заповедники..., 1988).

В западинах, на заболоченных суходолах, контактирующих с верховыми болотами, встречаются участки низинных лугов с доминированием осок, с неравномерным размещением растений, бедные по видовому составу (Заповедники..., 1988).

### 1.7 Животный мир

Дарвинский заповедник входит в бореальную подобласть Палеарктики, на стыке Европейско-Сибирской таежной и Европейской лесной провинции (Заповедники..., 1988).

В заповеднике обитает 37 видов млекопитающих из 6 отрядов и 16 семейств (Заповедники..., 1988). Здесь водятся 7 видов земноводных и 5 видов пресмыкающихся (Калецкая, 1953б; Калецкая, Тупицына, 1988), 19 видов рыб (Зеленецкий, 1988), 194 вида птиц (Немцев, 1988). Наиболее широко распространенные виды земноводных и рептилий в заповеднике – это лягушка остромордая, ящерица живородящая и гадюка (Калецкая, 1953б).

Животный мир заповедника до создания водохранилища имел ярко выраженный таёжный облик (Исаков, 1953). После, из-за изменения условий обитания, произошла перестройка фауны (Дарвинский заповедник, 1957; Исаков, 1953).

Заповедник по-прежнему богат таёжными видами. Однако с исчезновением речной поймы и лугов резко снизилась численность видов, связанных с этими биотопами. Изменился видовой и количественный состав орнитофауны, птицы стали строить гнезда в нехарактерных местах (Исаков, 1953). Исчезновение лесов и кустарников вызвало резкое сокращение кормовой базы, следовательно, и численности видов (Калецкая, 1953а). Сокращение численности мышевидных грызунов привело к снижению численности лисицы и мелких хищников. Подъем воды в мелких реках создал неблагоприятные условия зимовок для выдры (Дарвинский заповедник, 1957). Поднятие уровня грунтовых вод затрудняет постройку нор для норных животных, в первую очередь барсуков, енотовидных собак и лисиц, поэтому чаще всего они располагают свои норы в буграх около старых угольных ям (Исаков, 1953).

Однако добавились новые биотопы, например, всплывшие торфяные острова, которые летом населены – на них гнездятся обыкновенные чайки, серебристые чайки (Исаков, 1953). Стоячие сухие леса, в первые десятилетия после создания заповедника служили местами обитания зябликов, белых трясогузок, серых и пестрых мухоловок, стрижей, синиц и скворцов, дятлов, диких уток, орлана-белохвоста, скопы и подорлика (Куражковский, 1953). Песчаные островки в бывших поймах рек также служат местами гнездования птиц – речных крачек, куликов-мордунков и других птиц, которые были редкими до создания водохранилища (Исаков, 1953). Разреженные затопленные леса, стали новой кормовой базой для многих видов птиц, например, в них размещались колонии серых цапель (Немцев, 1953).

### 1.8 Влияние Рыбинского водохранилища

Затопление значительных территорий, повышение уровня залегания грунтовых вод, изменение микроклиматических показателей, колебания уровня воды – все вместе эти параметры оказывают существенное влияние на растительность вблизи водохранилища. Колебание уровня водохранилища – главный фактор, обуславливающий формирование специфических для территории фитоценозов, сформировавших так называемую зону временного затопления.

К зоне временного затопления (ЗВЗ) относится прибрежная (мелководная) часть литорали водохранилища, сверху ограниченная отметкой 102 м над у.м., представленная мозаичной и поясной структурой травяных и кустарниковых фитоценозов. На границе с

зоной временного затопления формируется зона подтопления, где проявляется влияние водохранилища в результате подъема уровня грунтовых вод.

Уровень водохранилища определяет ландшафты прибрежной зоны. При низком уровне – обсыхают обширные песчаные и грязевые отмели, зарастающие травянистыми растениями, всходами ивы и березы. При высоком уровне – появляются заросли земноводных и водных растений (Заповедники..., 1988). В.П. Денисенков в своей диссертации пишет, что характер изменений растительности в зоне периодического затопления зависит от её характера до создания водохранилища (Денисенков, 1969).

При поднятии уровня водохранилища в период снеготаяния и обильных летних дождей болото переполняется избыточной гравитационной влагой, которая в виде «верховодки» скатывается на окраину болот (Мухин, 2015). Из-за этого на границе «лес-болото» скапливается влага, которая может стоять на поверхности продолжительное время, что создаёт неблагоприятные условия для корневых систем и способствует увеличению темпов заболачивания (Мухин, 2015).

По наблюдениям Мухина сосняки ягодниковые зеленомошно-сфагновые – переходят в березняки заболоченные по переходному способу. Сосняк ягодниково-зеленомошный – этап ускоренного формирования сосняка чернично-зеленомошного с тенденцией смены сосны елью в новом поколении и развитием процесса заболачивания леса (Мухин, 2015; 2018).

При высоком уровне водохранилища происходит подпор естественных водотоков, что вызывает избыточное переувлажнение в периоды обильных дождей и снеготаяния. На склонах граничащих с болотом грив происходит усиление торфонакопления и увеличение мощности лесной подстилки, что является следствием переувлажнения и подавления микробиологической активности. Избыточное увлажнение также усиливает процесс оглеения в почве (Мухин, 2019)

Ещё одним важным фактором для развития прибрежной растительности является преобразование берегов водохранилища.

Основной фактор, обуславливающий переработку берегов – это ветровые волны (Акимов, 1953). Гидрометеорологические и гидродинамические параметры обуславливают интенсивность переработки берегов. Поверхности уступов речных террас более подвержены разрушению, чем склоны коренного берега (Акимов, 1953).

Интенсивность обрушения берегов постепенно ослабевает, так как увеличивающаяся с каждым годом отмель уменьшает непосредственное воздействие волн на береговой обрыв (Акимов, 1953).

Аккумулятивные процессы связаны с периодическими колебаниями уровня воды. Осенью, со спадом уровня, меняются как очертания берега, так и направления преобладающих ветров, а, следовательно, меняется и общий характер продольного перемещения наносов. Поэтому периодические колебания горизонта водохранилища резко увеличивают размеры зоны переработки берегов (Акимов, 1953).

## Глава 2. Флора, растительность и почвы ключевых участков «Утешковское болото» и «болото Большой мох»

### 2.1. Ключевой участок «Утешковское болото»

Одной из особенностей болот заповедника является их близость к ЗВЗ. Ключевой участок, выбранный для проведения исследований, располагается к северу от кордона Бор Тимонино на территории верхового болотного массива «Утешковское болото». ЗВЗ непосредственно соприкасается с ключевым участком с трех сторон – южной, западной и восточной. К северу от ключевого участка продолжается верховой болотный массив.

Большую часть площади ключевого участка занимают сообщества олиготрофного болотного массива, на его юго-западной окраине располагается озеро Утешковское, являющееся остаточным озерком. Рельеф территории делают более разнообразным вдающиеся в болото залесённые песчаные гряды и возвышающиеся минеральные острова. Гряды, отделяющие верховой болотный массив от ЗВЗ, имеют абсолютные высоты до 111 метров. Для получения представления о расположении сообществ относительно форм рельефа, были построены геоботанические профили, проходящие через наиболее характерные его элементы (приложение, рис. 2).

#### 2.1.1 Флора и растительность

Исследуемую территорию можно отнести к молодого-вологодскому флористическому району (Орлова, 1990), для которого характерна заметная примесь неморальных видов. Однако наш ключевой участок располагается внутри большого верхового болотного массива, создающего особые микроклиматические условия, и поэтому его флора – более бедная, характерная для южной тайги, в ней практически отсутствуют неморальные элементы.

За время исследований было найдено 84 вида сосудистых растений из 40 семейств (приложение, таб.1). Что составляет 14,4% от общего числа растений, найденных на территории заповедника – 582 видов. Наиболее распространенными семействами являются: осоковые (12 видов приложение, таб.2), злаковые (8 видов), вересковые (8 видов). Самым многочисленным является род *Carex* представленный девятью видами. На ключевом участке преобладают водно-болотные виды (приложение, рис.3), многочисленны виды бореальных лесов.

На ключевом участке найдено 33 вида мохообразных. Из них 15 видов относятся к сфагновым мхам (приложение, таб.3). Мохообразные определены О.В.Галаниной и Г.Л.Фрейдиным (СПбГУ, студент магистратуры ОП «Биология», кафедра «Геоботаника»).

В зоне временного затопления был найден гибрид осоки *Carex rostrata* × *vesicaria*, где он произрастает очень обильно. Этот вид переходит в зону подтопления, где участвует в сложении травяно-кустарничкового яруса березовых лесов.

Сообщества на ключевом участке чрезвычайно бедные по флористическому составу. Менее 10 видов сосудистых растений зарегистрировано в 23 описаниях. Наиболее богатым по видовому составу сообществом является осинник травяно-вейниковый в нем описано 34 вида (29 видов сосудистых растений и 5 видов мхов). По-видимому, это местообитание обладает наиболее благоприятными факторами среды.

В Красную книгу Вологодской и Ярославской областей занесены следующие встреченные нами виды. Со статусом 3 и 2 (редкий вид, уязвимый вид): *Drosera anglica* Huds (росянка английская). Популяция этого редкого для территории заповедника и для области в целом вида описана в осоково-шейхцериево-сфагновом сообществе в береговой зоне озера Утешково (Красная книга Вологодской области, 2004; Красная книга Ярославской области, 2015). Координаты находки – 58.598333 N, 37.720833 E. *Rhynchospora alba* (L.) Vahl (очеретник белый) был описан в мочажинах грядово-мочажинного комплекса. *Goodyera repens* (L.) R. Br. (гудайера ползучая), статус 4 (малоизученный вид) зарегистрирована в ельниках чернично-зеленомошных, местами мертвопокровных.

Также в Красную книгу, под категорией 3 (редкий вид), Вологодской области занесен злак *Molinia caerulea* (L.) Moench (молиния голубая).

Согласно Геоботаническому районированию Нечерноземья европейской части РСФСР (Александрова, Юрковская, 1989) изучаемая территория находится в пределах таежной области. В ней выделяют четыре широтные полосы: северную, среднюю, южную тайгу и подтайгу (хвойно-широколиственную полосу). Молого-Шекснинский геоботанический округ полосы подтаёжных лесов представляет задровую равнину, переходящую в озерно-ледниковую, абсолютные высоты здесь 150-180 м. Естественной растительностью для этой территории принято считать сосновые леса и сфагновые болота, которые преобладают. Встречаются ельники черничники и вторичные мелколиственные насаждения.

Растительный покров ключевого участка не отличается разнообразием.

Преобладают пушицево-кустарничково-сфагновые болота с низкорослой сосной или берёзой, а также типичные для местности грядово-мочажинные сфагновые болота со *Sphagnum divinum* и *Sphagnum angustifolium*. Лесные территории могут быть покрыты как густым, сомкнутым лесом, так и разреженными сообществами. Преобладают сосновые и березовые леса. Встречаются фрагменты мелколиственных и хвойно-мелколиственных

лесов. Ивовые заросли, произрастающие по берегам водохранилища, плавно переходят в травянистые (преимущественно осоковые и тростниковые) группировки прибрежно-водной растительности.

### 2.1.2 Почвенный покров

Территория заповедника относится к Среднерусской почвенной провинции. Под таёжными лесами здесь преобладают дерново-подзолистые остаточные карбонатные почвы, а под болотной растительностью – торфяные болотные верховые почвы (Национальный ..., 2011).

На верховых болотах формируются олиготрофные торфяные почвы. Они образуются в условиях застойного увлажнения под воздействием атмосферных осадков без влияния грунтовых вод. Мощность торфяного горизонта в среднем 1 м., однако мелкозалежные торфяники (с мощностью торфа 50-75 см.) также занимают значительные площади. Такие почвы обычны для данной территории.

В ходе исследований делался акцент на изучение почв зоны подтопления. Так, в данной зоне были заложены четыре почвенных разреза, в которых описаны два типа почв.

Под березняками кустарничково-травяно-осоково-сфагновыми формируются торфяно-подзолы иллювиально-гумусово-глеевые (приложение, рис.4). Эти почвы относятся к отделу альфегумусовых почв. Они формируются на породах легкого гранулометрического состава в условиях дополнительного грунтового увлажнения (Национальный ..., 2011). Здесь, в условиях анаэробного сбраживания органического вещества происходит процесс глееобразования – обезжелезнения мелкозема (Инишева, 2009). Характерной особенностью этих почв является наличие слабо выраженной слоистости, которая может быть связана с периодическим подтоплением, возникающим из-за подъема уровня грунтовых вод. На южном полуострове почвы свидетельствуют о пожаре – подзолистый горизонт в разрезах №1 и №2 прокрашен углём, так же небольшие уголёчки встречаются в верхнем 30 см слое. Поскольку в растительном покрове следов пожара нет, то, вероятнее всего, он произошёл 40-50 лет назад.

Лабораторный анализ кислотности почв показал, что эти почвы очень кислые, показатель рН (как солевой, так и водный) увеличивается с глубиной (приложение, рис.5,6,7). В среднем активная кислотность торфяно-подзолов иллювиально-гумусово-глеевых составляет от 3,6 в верхних горизонтах до 4,5 в нижних; обменная – 3 и 4, соответственно. Это сильнокислые и кислые почвы, эти показатели объясняют крайнюю бедность видового состава сообществ – 10-12 видов в среднем.

Под осинником осоково-вейниковым был описан дерново-подзол иллювиально-железистый глеевый (приложение, рис.8). Эти почвы относятся к отделу альфегумусовых

почв. Они формируются в понижениях или на слабодренированных равнинах, сложенных песчаными наносами с подстиланием глинами (<http://soils.narod.ru>).

Лабораторный анализ кислотности почв показал, что дерново-подзол иллювиально железистый глеевый менее кислый, чем остальные исследуемые почвы (приложение, рис.9). Активная кислотность в верхних горизонтах составляет 4,63 и увеличивается с глубиной, достигая своего максимума (5,25) на глубине 17 см, а затем спускается вниз до 4,8. Обменная кислотность имеет такую же динамику, в верхних горизонтах показатель равняется 3,51, достигая максимума в 4,5, и падая до 3,99 ниже по профилю. Эти показатели находят своё отражение в растительности, менее кислая и более богатая среда позволяет произрастать большему числу видов. И действительно, это самое богатое сообщество по разнообразию видов травяно-кустарничкового яруса.

## 2.2 Ключевой участок «болото Большой мох»

В 2016 году проводилось исследование болотного массива «Большой мох» экспедицией под руководством О.В. Галаниной (приложение, рис.10). Данное болото находится рядом с деревней Борок к юго-западу от «Утешковского болота». В рамках данной экспедиции были детально изучены и описаны два участка – северный и южный. По северному участку была опубликована карта растительности в сборнике материалов конференции «VIII Галкинские чтения» (Санкт-Петербург, 2 – 3 февраля 2017 г.) (Галанина и др., 2017).

Главной отличительной чертой этих ключевых участков служит их удаление от берегов водохранилища и зоны временного затопления. Удаленность участка от ЗВЗ с запада составляет 564-944 метра; и 1500 метров с южной стороны. Исходя из этого, можно предположить, что колебания уровня воды, оказывают меньшее воздействие на данную территорию.

### 2.2.1 Флора и растительность

Ключевой участок «болото Большой мох» представляет собой северную и южную части верхового болотного массива с включениями минеральных островов. Поскольку удаленность от «Утешковского болота» составляет всего 9 км, флора и растительность здесь очень похожи.

За время исследований было найдено более 80 видов сосудистых растений и более 30 видов мохообразных, включая сфагновые мхи.

Сообщества ключевого участка также очень бедные – на площадках геоботанических описаний болотных фитоценозов было встречено от 8 до 18 видов растений, включая мхи и лишайник и от 13 до 33 – на лесных участках.



Растительный покров участка не отличается разнообразием.

В структуре растительного покрова болотного массива практически отсутствуют настоящие мочажины и пушицево-сфагновые ковровые участки. Крайне редко встречаются такие типичные для бореальных верховых болот виды как *Sphagnum fuscum*, *Drosera rotundifolia*, *Scheuchzeria palustris*. Отмечено чрезмерное развитие крупных болотных кустарничков, таких как *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*. В моховом ярусе доминируют *Sphagnum divinum* (бывший *magellanicum*) и *S. angustifolium*.

Растительность минеральных островов более разнообразна. Здесь представлены сосновые, березовые, елово-березово-сосновые и сосново-еловые кустарничково-зеленомошные и кустарничково-сфагновые сообщества.

### 2.2.2 Почвы

Преобладающим типом почв под лесными сообществами является подзол иллювиально-железистый глеевый.

В 2016 году проводилось бурение торфа (приложение, рис.11) на северном и южном участке болотного массива «Большой мох». На основании полученных данных были составлены торфяные диаграммы (приложение, рис.12-23).

Чередование слоев торфа зависит от истории развития болота (Куликова, 1974). В тоже время в этих отложениях долгое время сохраняются растительные остатки. Это позволяет определить, какие растения произрастали на данном участке и на окружающих территориях с момента начала возникновения торфяника. По растительным остаткам, а лучше всего сохраняются кора, кусочки древесины, части листьев, пыльца и споры, можно определить рода и даже некоторые виды растений. Таким образом, чередование слоев торфа зависит от истории развития болота.

Для установления характера, состава растительности и её смены во времени проводился отбор торфа с разных глубин торфяника. Отбор торф производился в соответствии со стандартной методикой (Куликова, 1947). Ботанический анализ торфа был проведен В.П. Денисенковым.

Были описаны верховой, низинный, смешанный и переходный тип залежи.

На северном ключевом участке преобладает верховой тип залежи (приложение, рис.24), встречается переходный. Максимальная мощность торфа составляет 2 м. Самая распространенная залежь на территории заповедника – магелланикум залежь (Денисенков, 1969) – начинает формироваться в 2-х описанных нами скважинах. Однако пока магелланикум торф составляет менее 1/3 залежи. На этом участке болотообразование шло преимущественно по суходольному типу, на это нам указывает то, что в основании

четырёх залежей лежит сосново-пушицевый верховой или сосново-кустарничково-пушицевый верховой торф.

На южном участке (приложение, рис.25) описаны все четыре типа залежи. Максимальная глубина слоя торфа составляет 1,5 м. Скважины №11, №12 полностью сложены низинными типами торфа. Стоит отметить, что в основании большинства залежей лежит низинный или переходный торф. Лишь в скважине №1 заболачивание шло по суходольному типу.

Скважина №10 отличается смешанным типом залежи. Здесь низинный и переходные торфа перекрыты верховыми. Что говорит о том, развитие болота началось с низинной стадии – в основании (на глубине 125-150 см) залежи лежит осоково-сфагновый низинный торф. Затем, через переходную стадию, болото стало верховым.

## Глава 3. Результаты и обсуждения. Геоботаническая и ландшафтная карты. Динамические процессы

### 3.1 Геоботаническая карта

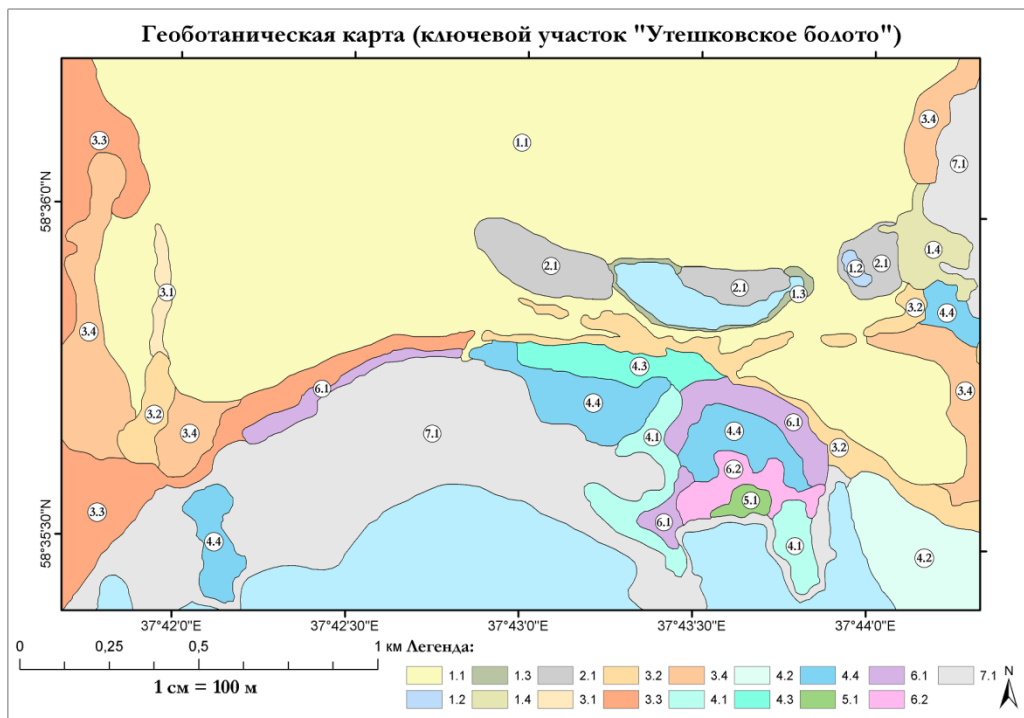
На основании выполненных полных и кратких геоботанических описаний была составлена геоботаническая карта участка. По результатам классификации сообщества разделились на 5 болотных, 9 лесных и 1 травяную ассоциацию. Для анализа распределения сообществ по элементам рельефа, были составлены два геоботанических профиля (приложение, рис.26,27).

Ниже приводится карта и легенда к геоботанической карте ключевого участка «Утешковское болото».

#### 3.1.1 Описание растительных сообществ ключевого участка

Верховой болотный массив занимает большую часть площади ключевого участка – 2,21 км<sup>2</sup>. Он достаточно однородный и представлен олиготрофными, бедными по составу **пушицево-кустарничково-сфагновыми** сообществами с низкорослой сосной (1.1). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Eriophorum vaginatum* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Vaccinium uliginosum* L. В составе фитоценозов присутствуют *Drosera rotundifolia* L., *Carex limosa* L. и *Oxycoccus palustris* Pers. Сосна обыкновенная представлена двумя формами *Pinus sylvestris* L. f. *willkommii*; f. *litwinowii*. Её экземпляры расположены редко, а в высоту не превышают 4 м. В моховом покрове доминируют *Sphagnum angustifolium* (C.E.O.Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen, *Sphagnum divinum* Flatberg & K. Hassel – два самых распространённых вида сфагновых мхов на олиготрофных болотах заповедника. На некоторых площадках встречается *Polytrichum strictum* Brid., который служит индикатором глубоких торфяных залежей. В таких сообществах насчитывается всего 15 видов, включая 4 вида мхов.

На ключевом участке представлены **осоково-кустарничково-сфагновые болота с березой (1.2)**. Это топяные участки, в которых встречаются ямы с водой. Древесный ярус состоит из *Betula pubescens* Ehrh. (высотой до 5м.), иногда с участием *Pinus sylvestris* (высотой до 7-8м). Здесь преобладающими видами являются *Carex rostrata* Stokes, *Calla palustris* L., *Chamaedaphne calyculata*. Моховой покров развит слабо, в нём доминируют *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*. Вокруг ям преобладает *Sphagnum fallax* H.Klinggr.



**БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ**

**1. Сфагновые верховые болота**

- 1.1. Пушицево-кустарничково-сфагновые (*Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*) с сосной (*Pinus sylvestris* f. *willkommii*; f. *litwinowii*)
- 1.2. Осоково-кустарничково-сфагновые (*Carex rostrata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*) с березой (*Betula pubescens*)
- 1.3. Шейхериево-сфагновые (*Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum cuspidatum*, *Sphagnum fallax*)
- 1.4. Осоково-сфагновые с сосной (*Carex rostrata*, *Carex lasiocarpa*, *Sphagnum angustifolium*.)

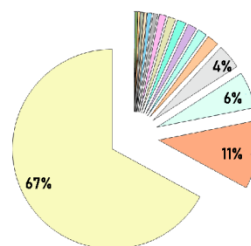
**2. Грядово-мочажинный комплекс:**

- Мочажины: очеретниково-сфагновые (*Rhynchospora alba*, *Sphagnum cuspidatum*, *Sphagnum fallax*);
- Гряды: сосново-пушицево-кассандрово-сфагновые (*Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*)

**ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ:**

**3. Сосновые леса**

- 3.1. Сосняки зеленомошно-лишайниковые (*Cladonia rangiferina*, *Cladonia alpestris*, *Cladonia arbuscula*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*)
- 3.2. Сосняки кустарничково-зеленомошные (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Pleurozium schreberi*)
- 3.3. Сосняки кустарничково-сфагновые (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*)
- 3.4. Сосняки болотнокустарничково-сфагновые (*Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*)



**4. Березовые леса (*Betula pubescens*)**

- 4.1. Сосново-березовое травяное (*Calamagrostis epigeios*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Poa angustifolia*)
- 4.2. Елово-березовое травяно-орляковое (*Pteridium aquilinum*)
- 4.3. Березняки кустарничково-сфагновые с елью в подросте (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*)
- 4.4. Березняки кустарничково-травяно-осоково-сфагновые (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus filiformis*, *Calamagrostis canescens*, *Carex nigra*)

**5. Осинные леса**

- 5.1. Осинник осоково-вейниковый (*Calamagrostis canescens*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex vesicaria*, *Carex canescens*)

**6. Мелколиственно-еловые и елово-мелколиственные**

- 6.1 Мелколиственно-еловые с редким покровом из бореальных трав и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*)
- 6.2 Елово-мелколиственные с редким покровом из бореальных трав и кустарничков (*Convallaria majalis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*)

**ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ**

**8. Растительность ЗВЗ**

- 7.1 Травяно-осоковые (*Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens*, *Carex vesicaria*, *Equisetum fluviatile*) сообщества.

Вокруг озера Утешковское, которое является остаточным озером, узкой полосой формируется **шейхцериево-сфагновое сообщество (1.3)**. Это топкая мочажина, с разреженным травяно-кустарничковым ярусом, в котором доминируют *Scheuchzeria palustris* L., *Rhynchospora alba*, *Carex limosa*, высокое обилие отмечается у росянок (*Drosera anglica*, *Drosera rotundifolia*). В густом моховом покрове (проективное покрытие этого яруса составляет 100%) доминируют *Sphagnum rubellum* Wilson., *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., встречается *Sphagnum fallax*.

На границе верхового болотного массива с ЗВЗ на западе ключевого участка выделяется **осоково-сфагновое болото с сосной (1.4)**. Предположительно, это часть гряды, более низкая и наиболее заболоченная. Произрастающие здесь сосны выше, чем на центральных частях массива, и достигают 6-7 м. В напочвенном покрове доминируют *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia* L., в открытых частях без сосен доминирует *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*. В моховом покрове преобладает *Sphagnum angustifolium*. Связь с ЗВЗ наблюдается в увеличении видового разнообразия – появляются и доминируют такие виды как *Carex rostrata*, *Carex lasiocarpa* Ehrh. В 40 метрах к востоку – в сторону ЗВЗ – встречается *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., указывающий на близкое залегание грунтовых вод (Киреев и др., 2011).

На ключевом участке описан формирующийся **грядово-мочажинный комплекс (2.1)**, который хорошо дешифрируется по снимкам с БПЛА. Его сообщества располагаются к западу и северу от озера Утешковское, а также у восточной границы болотного массива. В очеретниково-сфагновых мочажинах доминирует *Rhynchospora alba*, широкое участие принимают *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia*. Проективное покрытие сфагновых мхов – *Sphagnum cuspidatum*, *Sphagnum fallax* – составляет 100%. Мочажины сильно обводнены, при нажатии сочится вода.

Гряды представлены сосново-пушицево-кассандрово-сфагновыми фитоценозами, с доминированием *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*. Встречаются *Rubus chamaemorus* L., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum*. Высота *Pinus sylvestris* f. *willkommii* равна 3,2 метра. Характерной особенностью гряд данного болотного массива является наличие *Melampyrum pratense* L. В моховом покрове доминируют *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*, встречается *Polytrichum strictum*.

Это развивающийся ГМК, гряды здесь, в некоторых частях массива, больше похожи на обширные кочки, не везде соединяющиеся между собой. На гряды, в среднем, приходится 15% площади сообщества, а на мочажины 85%.

Лесная растительность на территории ключевого участка занимает площадь в 1,15 км<sup>2</sup>. Она представлена сосновыми, мелколиственно-еловыми, березовыми и осиновыми лесами.

В южной части болотного массива располагаются возвышенные гряды, сложенные супесями, на которых произрастают сосновые леса. Они представлены двумя типами сообществ: **сосняками лишайниково-зеленомошными (3.1)** и **сосняками кустарничково-зеленомошными (3.2)**. Для них характерна низкая сомкнутость (0,2-0,4) и бедный видовой состав травяно-кустарничкового яруса.

Так в лишайниково-зеленомошных сосняках было отмечено 11 видов растений, в том числе 7 видов мохово-лишайникового яруса. В таких фитоценозах большое проективное покрытие занимают лишайники: *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cetraria islandica* (L.) Ach. Это местообитание злака *Festuca pratensis* Huds., который встречается только в этих сообществах.

Сосняки кустарничково-зеленомошные более богаты видами. В древесном ярусе кроме *Pinus sylvestris*, встречаются *Betula pubescens*, *Picea abies* (L.) H. Karst., слагающие 2 ярус. В подросте появляются, хотя и редко, *Populus tremula* L. и *Sorbus aucuparia* L. В них доминируют *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., обильны такие виды как *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Melampyrum pratense*. В мохово-лишайниковом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., в микро-понижениях, вывалах от деревьев встречается *Sphagnum capillifolium*.

Такие гряды, хоть и остаются сухими, испытывают влияние верхового болота, выражающееся во внедрении в их краевые части гигрофильных и олиготрофных видов, таких как *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus* и сфагновых мхов. Произрастание *Phragmites australis* свидетельствует о близком стоянии грунтовых вод (Киреев и др., 2011).

**Сосняки болотнокустарничково-сфагновые (3.4)** представлены на наиболее низких частях гряд, постепенно переходящих в верховое болото. Здесь разреженный древесный ярус – значения сомкнутости приблизительно 0,3-0,4 и малая толщина древостоя (до 35 см, в среднем 21 см). На деревьях на высоте 1,5-2 метра видны морозобойные трещины. Травяно-кустарничковый ярус разреженный, в нём доминируют болотные виды кустарничков: *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*. Обычны *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex acuta* L. Моховой ковер состоит из зеленых (*Pleurozium schreberi*) и сфагновых мхов – *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*.

На грядах произрастают **кустарничково-сфагновые сосновые леса (3.3)**, они располагаются на высоких, но узких грядах, испытывающих некоторый подпор грунтовых вод со стороны ЗВЗ. Здесь, в краевых частях сообществ, наблюдаются процессы заболачивания. В таких сообществах заметна динамика древостоя – происходит выпадение отдельных крупных сосен, снижение бонитета деревьев. Здесь доминируют кустарнички *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, с участием *Chamaedaphne calyculata*, *Carex globularis* L., *Ledum palustre*. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*.

Березовые леса представлены, во-первых, **березняками кустарничково-сфагновыми с елью в подросте (4.3)**. Травяно-кустарничковый ярус достаточно беден (состоит из 4 видов), в нем доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*. *Melampyrum pratense* и *Carex nigra* (L.) Reichard принимают участие в сложении сообщества. Проективное покрытие яруса составляет 15-17%. Для сообщества характерен кочковатый микрорельеф, с *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scorarium* Hedw. на кочках, и *Sphagnum girgensohnii* Russow в понижениях.

В таких сообществах, можно проследить естественную динамику – здесь происходит смена мелколиственного леса еловым. В подросте доминирует ель (*cop2*), во второй ярус также выходят отдельные экземпляры *Picea abies*.

Большую площадь занимают **елово-березовые травяно-орляковые леса на месте с/х угодий (4.2)**. Это светлые сообщества, с богатым травяно-кустарничковым ярусом, с доминированием: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*. На границе с ЗВЗ, в южной части участка, произрастают **сосново-березово травяные леса (4.1)**, с более богатым и густым напочвенным покровом, в котором доминируют *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Poa angustifolia* L. Обычны *Ranunculus lingua* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lythrum salicaria* L. Развита кустарниковый ярус из *Frangula alnus* Mill. и *Juniperus communis* L. Эти сообщества расположены на мысах, вдающихся в ЗВЗ, многие стволы деревьев здесь изогнуты и наклонены под воздействием ветров. Моховой ярус разреженный, сложен *Pleurozium schreberi* и *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr.

**Березняки кустарничково-травяно-осоково-сфагновые (4.4)** – это достаточно богатые по видовому составу сообщества. В них развит кустарниковый ярус из *Salix aurita* L., *Frangula alnus*. Проективное покрытие ТКЯ составляет в среднем 35-40%. Доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus filiformis* L., *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth, *Carex nigra*, *Eriophorum vaginatum*. Покрытие мохового яруса достигает 90%, в нем встречаются 10 видов сфагновых, 5 видов зелёных мхов и *Polytrichum*

*commune Hedw.* В сообществах такого типа происходят процессы суходольного заболачивания, что проявляется в почвообразующих процессах. В одном из таких сообществ был заложен почвенный разрез и описан торфянистый подзол иллювиально-гумусовый глеевый. До затопления водохранилища здесь был суходол.

Осиновые леса (5.1) представлены **осинниками осоково-вейниковыми**. В сложении древостоя таких сообществ участвуют *Populus tremula*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, в подросте, кроме перечисленных видов, встречается *Picea abies*. Это самое богатое видами сообщество, в пределах ключевого участка, в нем встретилось 29 видов травяно-кустарникового яруса. Проективное покрытие травяного яруса составляет 45-48%. Доминантами являются *Carex vesicaria* L., *Carex canescens* L., *Calamagrostis epigeios*, *Calamagrostis canescens*. Присутствуют *Comarum palustre* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Mentha arvensis* L., *Ranunculus lingua*. Отмечается присутствие видов-нитрофилов: *Lysimachia vulgaris*, *Stachys palustris* L., *Peucedanum palustre* (L.) Moench. Моховой ярус разреженный, покрытие равно 15-20%. Из мхов присутствуют *Climacium dendroides*, обильны эпифитные виды *Sciuro-hypnum curtum* (Lindberg) Ignatov и *Sciuro-hypnum populeum* (Hedwig) Ignatov & Huttunen. Под осинником был описан дерново-подзол иллювиально-гумусовый глеевый (Полевой определитель..., 2008), формирование которого является подтверждением периодического переувлажнения.

Чисто еловые леса на ключевом участке отсутствуют. Их заменяют **елово-мелколиственные и мелколиственно еловые редкотравные (6.1; 6.2)** сообщества, произрастающие на высокой и широкой (до 100 м.) гряде, отделяющей ЗВЗ от болотного массива с южной стороны ключевого участка. Её превышение поверхности над болотом составляет 1 м. Это довольно сомкнутые (0,5-0,6) сообщества, в древесном ярусе которых кроме ели представлены: *Betula pendula*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*. В подросте встречается *Sorbus aucuparia*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, представленного здесь *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Melampyrum pratense*, *Goodyera repens* не превышает 15-18%. Местами встречаются мертвопокровные участки. Моховой ярус не сплошной, состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Dicranum polysetum* Sw., *Dicranum scoparium*.

В восточной части этой гряды описано хвойно-мелколиственное орляково-кустарничковое с пятнами политриховых мхов сообщество с обильным подростом ели. Доминантами являются: *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*. В нем происходит смена мелколиственного (*Betula pubescens*) леса еловым, которая характеризуется выпадением крупных берез из первого яруса, обилием



елового подроста и доминированием ели во втором ярусе. Для этого сообщества характерна неоднородная сомкнутость и пятнистость напочвенного покрова. Под березами травяно-кустарничковый ярус разнообразнее, обильны *Melampyrum pratense*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Convallaria majalis* L., *Orthilia secunda* (L.) House, тогда как под еловым древостоем травяно-кустарничковый ярус разрежен, присутствуют мертвопокровные участки. Моховой покров произрастает пятнами (<10% проективное покрытие), состоит из *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*.

Зона временного затопления, прилегающая к участку с западной, южной и восточной стороны, представлена **травяно-осоковыми** фитоценозами (7.1). Это сообщества без древесного яруса, здесь заметны лишь отдельно стоящие мертвые стволы деревьев. Встречаются невысокие (до 1 м) кустарниковые ивы (*Salix aurita*, *S. phylicifolia* L., *S. cinerea* L.). Травяной ярус достигает 1,5 м в высоту и представлен *Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens*, *Comarum palustre*, *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile* L., *Typha latifolia* L., *Ranunculus lingua*, *Hippuris vulgaris* L. Для данных фитоценозов характерен кочковатый микрорельеф (*Carex acuta*), межкочья заполнены водой, в которой встречаются водные растения, такие как *Utricularia vulgaris* L. и виды рода *Potamogeton*. Моховой покров разреженный и состоит из сфагновых мхов (*Sphagnum cuspidatum*, *Sph. flexuosum* Dozy & Molk., *Sph. squarrosum* Crome) с участием *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Drepanocladus polygamus* (Schimper) Hedenas. Несмотря на аномально жаркую погоду и низкий уровень воды в Рыбинском водохранилище в июле 2021 г., ЗВЗ с южной и с западной сторон ключевого участка была обводнена, вероятно, менее чем обычно. Это позволило нам отойти от берега на 50 м для выполнения геоботанических описаний.

Таким образом, на основании геоботанических профилей можно сделать вывод, что ЗВЗ занимает территории с абсолютными высотами 102 м с запада и 107 м с востока ключевого участка – ниже этих высот распространены травяно-осоковые сообщества и группировки земноводных растений. Зона подтопления занимает межрядовые понижения рельефа в непосредственной близости водохранилища и нижние части склонов гряд, обращенные к нему. Обращает на себя внимание то, что влияние водохранилища отмечается на самой высокой, но узкой гряде с крутым склоном на западной части ключевого участка.

### 3.1.2 Сравнение растительных сообществ ключевого участка с участком «Большой мох»

По южному участку болота «Большой мох» геоботаническая карта была составлена автором. Площадь участка составляет 2,1 км<sup>2</sup>. Для анализа распределения сообществ по элементам рельефа, был составлен геоботанический профиль (приложение, рис.28,29).

Ниже приводится карта и легенда к карте растительного покрова болотного массива «Большой мох» (южный ключевой участок).

Южная часть болотного массива характеризуется разнообразием растительных сообществ. Основную часть занимают осоково-кустарничково-сфагновые с низкорослой сосной и березой, сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые фитоценозы и пушицево-сфагновые фитоценозы. На возвышенных окраинных частях формируются березово-сосновые кустарничково-зеленомошно-сфагновые сообщества. Понижения рельефа внутри болотного массива заняты обводненными вахтово-осоково-сфагновыми топями.

Поскольку два данных болотных массива располагаются рядом, и характеризуются лишь разной удаленностью от ЗВЗ, было проведено сравнение этих участков.

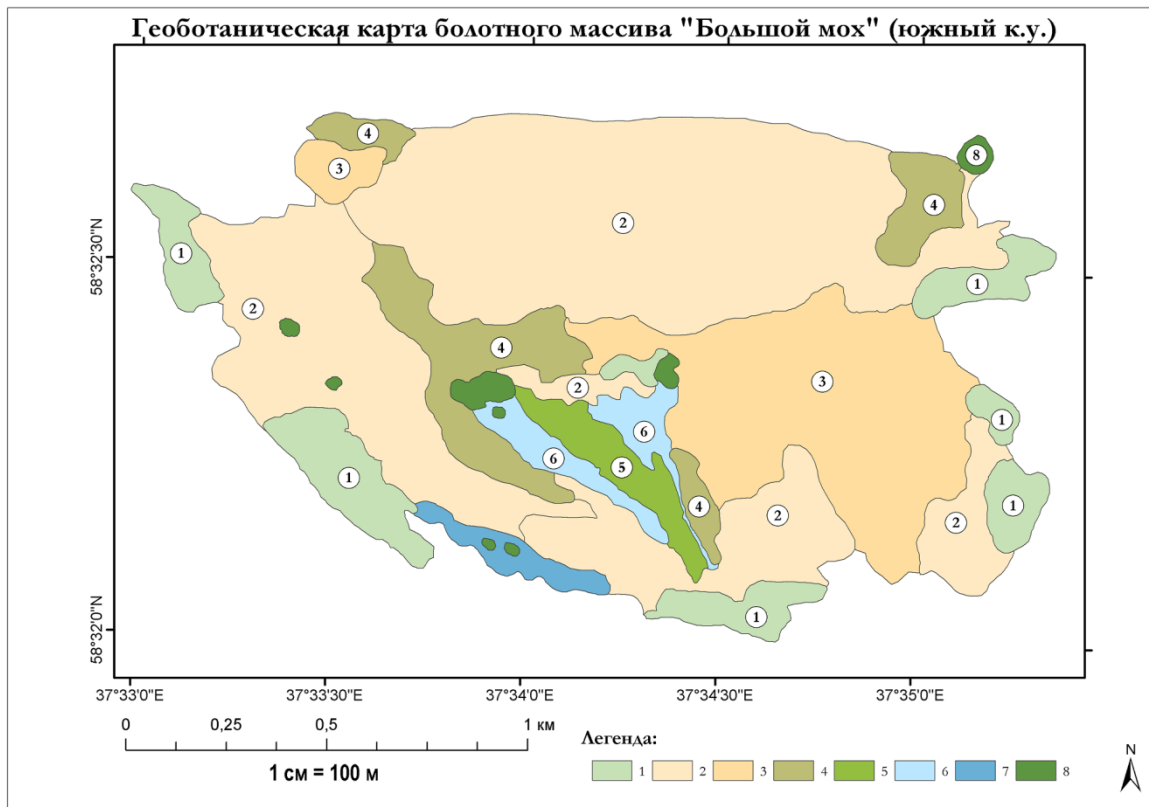
Два данных участка сходны по флористическому составу и по растительным сообществам, произрастающим там. Главным сходством двух участков, является бедность флоры верхового болотного массива, основную площадь которого занимают пушицево-кустарничковые сфагновые, осоково-кустарничково-сфагновые сообщества с сосной и березой. Однако береза менее распространена на болотном массиве «Утешковское болото». В мохово-лишайниковом покрове доминируют *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum* (Галанина и др.,2017), что отмечалось и у В.П. Денисенкова (Денисенков, 1969). В то же время, были выявлены значительные отличия двух участков.

Во-первых, на ключевом участке у кордона «Бор Тимонино» отсутствуют, отмеченные на северном участке болота «Большой мох» (Галанина и др., 2017), настоящие ельники черничники. Здесь они значительно обеднены видами травяно-кустарничкового яруса, проективное покрытие которого очень низкое (до 5%). Это может быть связано с историей природопользования. Территория вокруг некогда существовавшей деревни Бор Тимонин активно использовалась под сельскохозяйственные угодья, в т.ч. под сенокосы и пастбища. Ельники, вероятно, были вырублены очень давно.

Во-вторых, на болотном массиве «Большой мох» отсутствуют березняки кустарничково-травяно-осоково-сфагновые и похожие на них сообщества. Более того, не было выявлено сообществ с доминированием таких видов, как *Carex nigra*, *Juncus filiformis*, *Calamagrostis canescens*. Тогда так на ключевом участке Бор Тимонино, они

занимают значительную площадь (0,16 км<sup>2</sup>). Скорее всего, данные виды привносятся из ЗВЗ и занимают пограничные с ней территории.

Карта №2

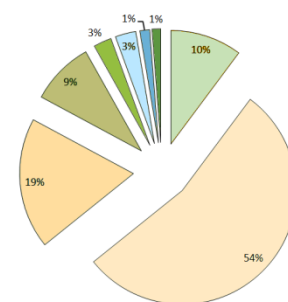


**БОЛОТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ:**

1. Березово-сосновое кустарничково-зеленомошно-сфагновое (*Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Ledum palustre*, *Sphagnum divinum* (бывш. *magellanicum*), *Sphagnum angustifolium*)
2. Осоково-кустарничково-сфагновое с низкорослой сосной и березой (*Carex lasiocarpa*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum divinum*, *Pinus sylvestris*)
3. Сосново-кустарничково-пушицево-сфагновое (*Pinus sylvestris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum divinum*)
4. Пушицево-сфагновое (*Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*)
5. Осоково-пушицево-сфагновое (*Carex rostrata*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*)
6. Вахтово-осоково-сфагновое (*Menyanthes trifoliata*, *Carex limosa*, *Carex rostrata*, *Sphagnum riparium*, *Sph. fallax*)
7. Пушицево-сфагновое с березой (*Eriophorum vaginatum*, *Betula pubescens*)

**ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ:**

8. Минеральный остров



## 3.2 Ландшафты

Ландшафты ключевого участка, как и всего заповедника в целом, достаточно однообразны и представлены олиготрофными торфяниками, плоскими грядами и различными затопляемыми территориями. Олиготрофные торфяники занимают большую часть – 2,1 км<sup>2</sup>.

Ниже приводится ландшафтная карта ключевого участка «Утешковское болото» и легенда к ней.

### 3.2.1 Описание ландшафтов ключевого участка

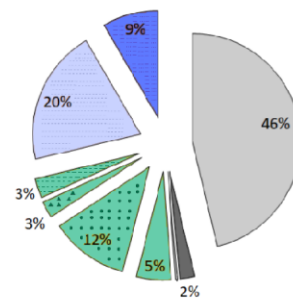
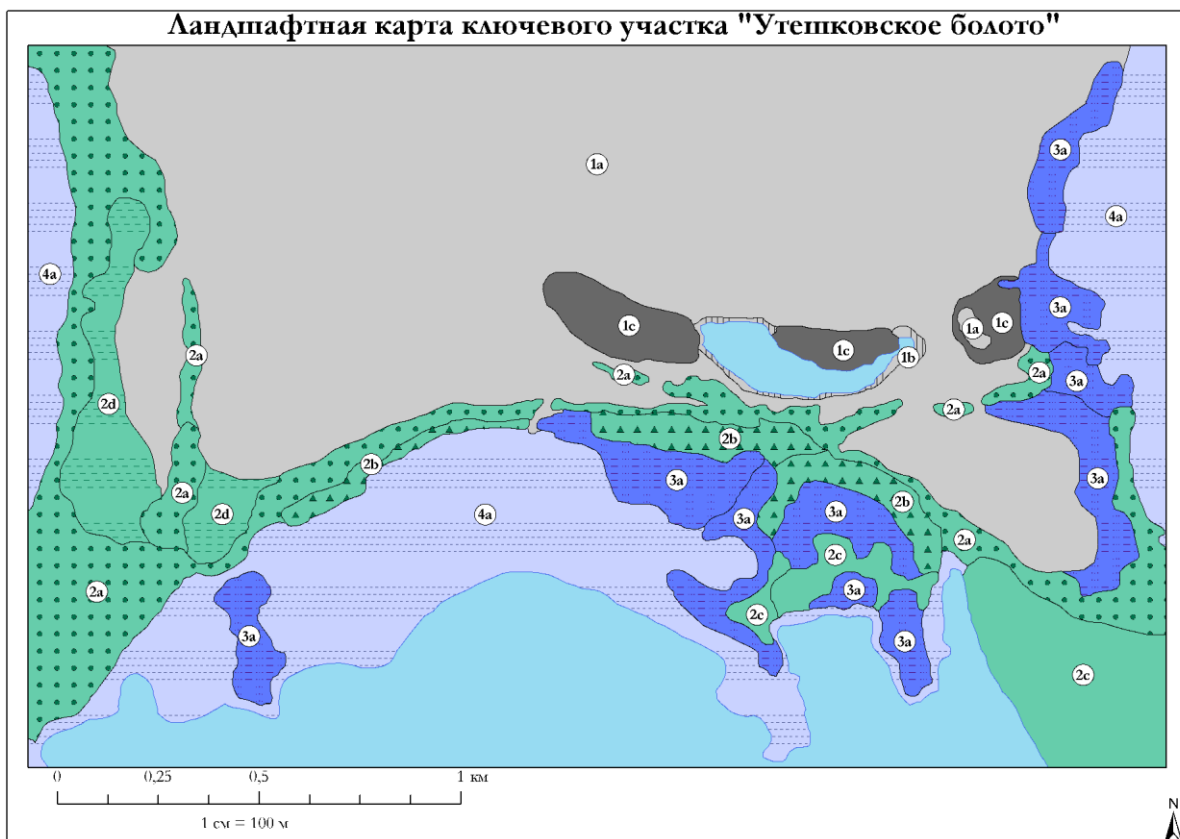
На ключевом участке преобладают **ландшафты олиготрофных торфяников**, они занимают 46% территории по площади. Большая его часть – это плоский олиготрофный массив, мощность торфянистого горизонта олиготрофных почв которого превышает 0,5 метра. Кустарничково-сфагновые с низкорослой сосной обыкновенной сообщества являются здесь основными. Местами в древесный ярус добавляется низкорослая береза пушистая, а в травяно-кустарничковый пушица влагалищная и осоки. Встречаются шейхцериево-сфагновые топи, с лужами и ямами на поверхности почвы.

Торфяники с грядово-мочажинными комплексами занимают 2% территории. Растительность здесь представлена пушицево-кустарничково-сфагновыми грядами с сосной и очеретниково-сфагновыми мочажинами.

Разнообразие в рельеф заповедника вносят **выположенные гряды на песках и супесях**. Это невысокие, удлинённые пологие возвышенности. Самые высокие из них достигают 111 м. Характерными для них почвами являются дерново-подзолы иллювиально-железистые, в зависимости от режима увлажнения и преобладающих древесных пород изменяется интенсивность процессов. Узкие гряды, вдающиеся в верховой болотный массив, заняты сосняками кустарничково-зеленомошными. Более широкие – еловыми (елово-мелколиственными и мелколиственно-еловыми) редкотравными лесами. Низкие, слабо дренируемые части гряд заняты сосняками сфагновыми и кустарничково-сфагновыми на торфяно-глеевых почвах.

Уплощенные, хорошо дренированные гряды занимают хвойно-березовые папоротниково-кустарничковые зеленомошные или травяно-кустарничковые леса. Они формируются на дерново-подзолах иллювиально-железистых. В таких ландшафтах видны следы использования человеком – это бывшие с/х угодья и сенокосные луга, постепенно зарастающие.

Ландшафтная карта ключевого участка "Утепковское болото"



**Ландшафты:**

- Олиготрофные торфяники (с мощностью торфа более 0,5 м)
  - 1a С кустарничково-сфагновыми сообществами с сосной, местами с березой
  - 1b С шейцерицево-сфагновыми сообществами
  - 1c С грядово-мочажинным комплексом, с пушицево-кустарничково-сфагновыми грядами (с сосной) и с очеретниково-сфагновыми мочажинами
- Выположенные гряды на песках и супесях
  - 2a Высокие, хорошо дренированные гряды с сосняками кустарничково-зеленомошными на дерновоподзолах иллювиально-железистых
  - 2b Высокие, хорошо дренированные гряды с елово-мелколиственными и мелколиственно-еловыми редкотравными лесами на дерновоподзолах иллювиально-железистых
  - 2c Уплощенные, хорошо дренированные гряды с хвойно-березовыми папоротнико(травяно)-кустарничковыми зеленомошными на дерновоподзолах иллювиально-железистых
  - 2d Низкие, слабо дренируемые гряды с сосняками сфагновыми и кустарничково-сфагновыми на горфяно-глеевых почвах
- Затопляемые плоские и слабонаклонные равнины и низкие гряды на песках и супесях
  - 3a Кратковременно подтопляемые участки плоских и слабонаклонных равнин, и низких гряд с сосново-березовыми и березовыми кустарничково-осоково сфагновыми лесами на торфянистых подзолах иллювиально-гумусовых глеевых или с осинниками травяными на дерново-подзолах иллювиально-гумусовых глеевых
- Зона временного затопления Рыбинского водохранилища
  - 4a Часто заливающиеся участки с травяно-осоковыми (гигрофитными) группировками, зарослями рогоза и тростника.

На ключевом участке выражены ландшафты зоны подтопления – **затопляемые плоские и слабонаклонные равнины и низкие гряды на песках и супесях**. Такие ландшафты занимают низкие пологие берега и непосредственно соприкасаются с ЗВЗ. Это кратковременно подтопляемые участки плоских и слабонаклонных равнин, и низких гряд. Представленные на них сообщества можно разделить на менее богатые сосново-березовые и березовые кустарничково-осоково-сфагновые леса на торфянистых подзолах иллювиально-гумусово-глеевых и на более богатые осинники травяные на дерново-подзолах иллювиально-гумусовых глеевых.

Ландшафты **зоны временного затопления Рыбинского водохранилища** представляют собой часто заливающиеся участки с травяно-осоковыми (гигрофитными) группировками, местами произрастают ивовые кустарники, переходящие в сплошные одновидовые заросли рогоза, осок и тростника.

### 3.3 Динамические процессы в ландшафтах

Динамические процессы в ландшафтах были выявлены на основе составленной геоботанической карты. Растительные сообщества являются надежными и хорошо заметными показателями процессов, происходящих на территории их произрастания, поэтому в данной части работы были использованы методы фитоиндикации и индикационной геоботаники.

Индикационная геоботаника – один из разделов геоботаники, она рассматривает растительные сообщества как показатель условий среды (Викторов, Ремезова, 1988). Для целей индикации можно рассматривать как сообщества, так и отдельные виды растений, их внутривидовые формы и тераты; виды могут быть объединены в экологические группы, по которым можно судить об условиях их местообитания (Викторов, Ремезова, 1988).

Использование видов индикаторов позволяет применить в исследованиях концепцию континуума (Викторов, Ремезова, 1988), так как такие виды, чаще всего, выходят за пределы одного сообщества, следуя за изменением факторов среды.

Для получения представления о диапазонах значений основных факторов среды была проведена экологическая оценка местообитаний сообществ по шкалам Л.Г. Раменского. Экологические шкалы имеют широкое распространение в фитоиндикации, их использование помогает определить и оценить характеристику изменений условий местообитания при динамике растительности (Булохов, 2004).

### 3.3.1 Анализ растительных сообществ ключевого участка по шкалам

Л.Г.Раменского

По шкалам Л.Г.Раменского было построено две экограммы. Первая (приложение, рис.30) из них отображает баллы конкретных сообществ по шкалам увлажнения и богатства-засоления почв. Как видно из графика, выделяются несколько типов сообществ. Во-первых, это сосняки зеленомошно-лишайниковые, для которых характерны самые низкие баллы по шкале увлажнения: 64 – это влажнолуговое увлажнение, характерное для дренированных равнинных и повышенных частей пойм лесной зоны (Раменский и др., 1956). Во-вторых, это травяно-осоковые сообщества ЗВЗ, имеющие самые высокие показатели как увлажнения (97-100 баллов, категория болотного увлажнения, характерного для обводненных болот), так и богатства почвы (9, небогатые, мезотрофные почвы). Сходные показатели увлажнения характерны для осинников, имеющих высокие баллы богатства, но характеризующиеся значительно меньшим увлажнением (89).

Сообщества верхового болота имеют высокие показатели увлажнения (86-94,5 – сыролуговое и болотнолуговое увлажнение) при низких показателях богатства почв (2,5-4 – особо бедные и бедные почвы, олиготрофные торфяники). В эту же группу попадают сосняки болотнокустарничковые-сфагновые. Скорее всего, это связано с тем, что они подвергаются активному суходольному заболачиванию и в ближайшем будущем станут частью верхового болота. Затем по градиенту уменьшения увлажнения располагаются сосняки кустарничково-сфагновые: 80-81,5 – сыролуговое увлажнение. Еще более сухими (74,5-86), но более богатыми (4-6) являются сосняки кустарничково-зеленомошные, с ними соседствуют сообщества с елью, занимающие ещё более сухие местообитания (71-75,5).

Срединное положение занимают сообщества зоны подтопления – березняки и сосняки. Баллы по шкале увлажнения колеблются от 80 до 86, а по шкале богатства-засоления от 7 до 4. Такой выраженный интервал внутри этой группы, вероятнее всего, происходит из-за разной продолжительности времени воздействия подтоплений.

Вторая экограмма (приложение, рис.31) отображает баллы конкретных сообществ по шкалам увлажнения и переменности увлажнения. Точно также выделяются несколько групп сообществ. Во-первых, сосняки зеленомошно-лишайниковые, для которых характерно наименьшее увлажнение. И тростниково-осоковые сообщества ЗВЗ, характеризующиеся самыми высокими показателями увлажнения и переменности увлажнения. Последний показатель в данных сообществах достигает 10 баллов, что относится к умеренно-переменному увлажнению (Раменский и др., 1956), которое отчасти

благоприятно для растений, так как временное понижение грунтовых вод улучшает микробиологические процессы в почвах, её аэрацию и нитрификацию.

Сообщества верховых болот занимают положение с высоким увлажнением и низкими баллами периодического увлажнения (4-5), что позволяет относить их местообитания к высоко и средне обеспеченным водным питанием экотопам. Как и на предыдущем графике, близко к этой группе располагаются сосняки болотнокустарничково-сфагновые.

Сообщества зоны подтопления очень отличаются по показателю переменной увлажненности. Среди них можно выделить те описания, тяготеющие к ЗВЗ – с высокими баллами по обеим осям (8,5-8 и 86-89), и те, которые близки к соснякам кустарничково-зеленомошным.

Таким образом, однозначно скомпоновать сообщества, выделенные в зону подтопления на первоначальных этапах, в единую группу на основе данных шкал не удаётся. Это, может быть, обосновано разной продолжительностью влияния водохранилища и небольшим количеством описаний. Важно отметить, что сообщества ключевого участка чрезвычайно бедные, как говорилось выше, и это может влиять на вычисление средних значений баллов по шкалам. Во-первых, потому что значения показателей существует не для всех видов. Во-вторых, при малом числе видов, колебание проективного покрытия сильно отражается на полученных итоговых значениях.

### 3.3.2 Описание выявленных процессов

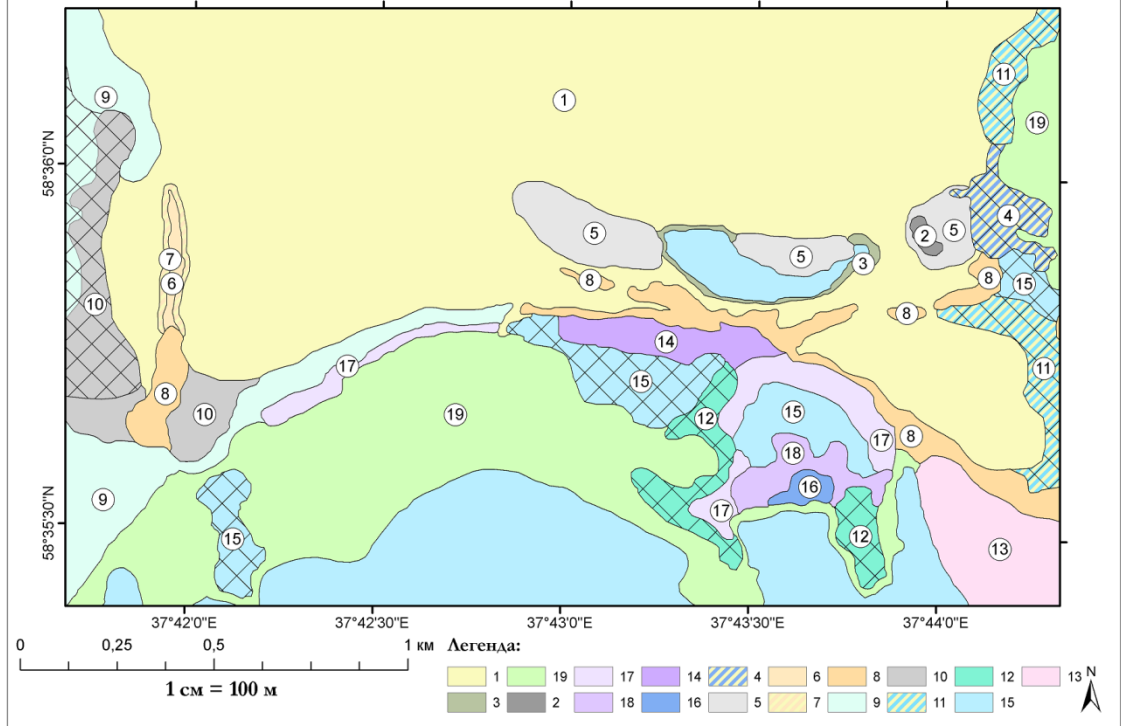
На территории ключевого участка были выявлены следующие динамические процессы:

- Торфонакопление
- Заболачивание
- Периодическое подтопление
- Восстановление ели
- Естественное зарастание
- Ветровалы
- Привнесение видов из ЗВЗ

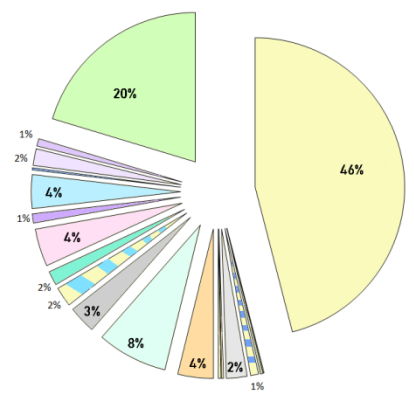
На участках, занятых верховым болотным массивом, происходит **процесс торфонакопления** (№ легенд 1,3,5) – накопление не полностью разложившихся растительных остатков. Здесь, на болотных кочках и грядах, встречается *Polytrichum strictum*, который идентифицирует глубокие торфяные залежи (Киреев и др.,2011).



Карта динамических процессов в ландшафтах (ключевой участок "Утепковское болото")



Растительное сообщество	Направление процессов					
	Стабильное состояние	Торфонакопление	Заболачивание (олиготрофное)	Периодическое подтопление, подъём УГВ	Восстановление ели (Picea abies)	Естественное зарастание
1.1		1				
1.2			2			
1.3		3				
1.4				4		
2.1			5			
3.1	6		7			
3.2	8					
3.3				9		
3.4			10	11		
4.1				12		
4.2					13	
4.3					14	
4.4				15		
5.1				16		
6.1					17	
6.2					18	
7.1						19
Ветроваа			19			
Виды из ЗВЗ			↓			



Процесс **заболачивания** (2,4,7,10) характерен для окраин минеральных островов и низких частей гряд, прилегающих к верховому болотному массиву. Заболачивание – одно из направлений эволюции ландшафта и почв (Караваева, 1982). Суходольное заболачивание – это процесс, в основе которого лежит нарушение взаимодействия между компонентами сообществ на суходолах под влиянием застойного увлажнения, который нарушает газовый режим, вызывая развитие восстановительного процесса, накопление в почве закисных соединений железа и других элементов и связанное с этим оглеение грунта (Инишева, 2009).

Признаками этого процесса служат ухудшение бонитета *Pinus sylvestris* и внедрение в состав сообщества видов олиготрофных болот. Такими видами, в первую очередь, являются *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*. В микропонижениях рельефа поселяются сфагновые мхи: *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*, *Sphagnum fallax*. На всём ключевом участке происходит уменьшение площади гряд и фрагментация сообществ, это хорошо видно при сравнении со снимком 1951 года.

Данный процесс наиболее ярко выражен вокруг невысокой гряды покрытой сосняком лишайниково-зеленомошным. По её краям снижается высота сосен, исчезает лишайниковый покров, который постепенно сменяет сфагново-зеленомошный ковёр. Появляется *Phragmites australis*, как индикатор УГВ менее 1,5 метров (Киреев и др., 2011).

**Периодическое подтопление и подъём уровней грунтовых вод** – процесс, связанный с режимом водохранилища (№ легенды 4, 9, 11, 12, 15, 16). Он оказывает влияние на территории, непосредственно подвергающиеся кратковременному затоплению в сезон или в наиболее полноводные годы, и территории, на которых в данные временные отрезки повышается уровень стояния грунтовых вод.

Этот процесс характерен для сообществ низких гряд с запада, востока и юга ключевого участка, контактирующих с заливами водохранилища или с ЗВЗ. Он проявляется в изменении состава фитоценозов и в почвенных процессах.

В сообществах увеличивается доля видов индикаторов затопления. Их можно поделить на две группы: краткозатопляемые и длительнопоёмные виды (Киреев и др., 2011). Первые идентифицируют кратко затопляемые земли, на которых вода находится на поверхности от нескольких часов до нескольких дней, к ним относятся: *Carex globularis*, *Calamagrostis canescens*, *Scutellaria galericulata* L., *Carex acuta*, *Juniperus communis*, *Eriophorum vaginatum*.

Вторые выдерживают затопление до нескольких месяцев, это – *Carex nigra*, *Carex vesicaria*, *Frangula alnus*, *Poa palustris*, *Lythrum salicaria*, *Juncus filiformis*, *Comarum palustre*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton gramineus* L.

Такие виды составляют до 43% видов в сообществах, а также многие из них являются доминантами.

В тоже время характерен **процесс привнесения видов**, произрастающих в ЗВЗ, в сообщества не характерные для них. Этот процесс отмечен с южной и восточной стороны ключевого участка. К таким видам относятся: *Potamogeton gramineus*, *Carex vesicaria* × *Carex rostrata*, *Ranunculus lingua*, *Calla palustris*, *Carex acuta*.

На суходольных участках в мелколиственных, елово-мелколиственных сообществах наблюдается активное **восстановление *Picea abies***. Коренными ассоциациями для этой территории являются ельники черничники и сосняки кустарничково-зеленомошные (Александрова и др., 1989). В отсутствие воздействия человека – в первую очередь вырубок леса – происходит самовосстановление ели, которая обильно присутствует во всходах, в подросте и, в некоторых сообществах, формирует второй ярус древостоя.

Ещё один процесс – это **естественное зарастание**, которое характерно для мелководных частей водоёма. При опускании уровня водохранилища, в определенные годы, разрастается ЗВЗ, которая захватывает всё большие территории. При сравнении со снимком 1951 г. можно отчетливо проследить увеличение травяно-осоковых группировок, которые теперь занимают большую площадь.

По краям ключевого участка, на границе с заливами водохранилища, наблюдается **ветровальная динамика**. Большое количество упавших в одном и том же направлении сосен и берёз, а также изогнутые в ту же сторону стволы деревьев в сообществах, граничащих с ЗВЗ, указывают на отрицательное воздействие сильных ветров, дующих с водохранилища.

## Заключение и выводы

В результате работы был проведен анализ взаимодействия лесных и болотных биогеоценозов, испытывающих влияние искусственного водоёма, на примере ключевого участка «Утешковское болото» (ДГЗ, кордон Бор-Тимонино). Была составлена геоботаническая карта ключевого участка, на которой выделено 5 болотных, 11 лесных и 1 травяная ассоциация. Была составлена ландшафтная карта ключевого участка и карта динамических процессов в ландшафтах, на которой отражены 7 процессов. Было проведено сравнение с растительностью и ландшафтами болота «Большой мох», расположенного вблизи заповедного пос. Борок.

Была рассмотрена связь почвенного покрова с флорой и растительностью участка, взаимовлияние леса и болота. Были сделаны следующие выводы:

Во-первых, флора верховых болот Дарвинского заповедника характерна для южной тайги. В тоже время она чрезвычайно бедна, а сообщества, слагающие массив, – однообразны. Здесь преобладают пушицево-кустарничково-сфагновые сообщества с осоками, редкой низкой сосной или березой. На всей территории олиготрофных болот преобладают *Sphagnum divinum* и *Sphagnum angustifolium*. Флора минеральных гряд также бедна и однообразна. В основном, они покрыты сосновыми зеленомошно-кустарничковыми лесами и елово-мелколиственными редкотравными сообществами. Такую экстремальную бедность можно объяснить как нахождением ключевого участка в самом сердце огромного верхового массива, так и бедным составом подстилающих пород.

Зона временного затопления на территории ключевого участка «Утешковское болото» представлена травяно-осоковыми группировками, переходящими в сплошные тростниковые или рогозовые заросли с широким участием гидрофитов. Заросли ивовых кустарников редки, они занимают крайние к лесу территории и представляют собой узкие полосы.

Во-вторых, на территории ключевого участка происходят процессы смены сообществ. Это восстановление *Picea abies* в мелколиственных ассоциациях, произрастающих на высоких грядах и существенное суходольное заболачивание минеральных островов и вдающихся в болото лесных гряд. Оно выражается в выпадении из древостоя крупных деревьев – сосен и берез. Границы суходола и болота здесь достаточно размыты, наблюдается внедрение в состав сообществ: сфагновых мхов (*Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*), болотных кустарничков (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*), осок (*Carex globularis*, *C. lasiocarpa*) и пушицы (*Eriophorum vaginatum*).

В-третьих, воздействие водохранилища связано, в первую очередь, с периодическим подъёмом грунтовых вод. Этот процесс оказывает наибольшее влияние на сообщества низких гряд с запада, востока и юга ключевого участка, контактирующих с заливами водохранилища или с ЗВЗ и формирует зону подтопления. Для этой зоны характерны сосняки кустарничково-сфагновые и березняки кустарничково-травяно-осоково-сфагновые. В таких сообществах увеличивается доля видов индикаторов затопления, не характерных для других участков заповедника: *Carex globularis*, *Calamagrostis canescens*, *Scutellaria galericulata* L., *Carex acuta*, *Juniperus communis*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex nigra*, *Carex vesicaria*, *Frangula alnus*, *Poa palustris*, *Lythrum salicaria*, *Juncus filiformis*, *Comarum palustre*, *Alisma plantago-aquatica*. В такие сообщества активно внедряются виды, произрастающие в ЗВЗ: *Potamogeton gramineus*, *Carex vesicaria* × *Carex rostrata*, *Ranunculus lingua*, *Calla palustris*.

Степень воздействия водохранилища зависит от высоты и ширины гряд, от удаленности от ЗВЗ.

Сильные ветра, дующие в постоянном направлении со стороны водохранилища, также оказывают воздействие на растительные сообщества окраек ключевого участка. В них происходит выпадение и поломка деревьев, фаутовые изменения стволов.

В-четвертых, другими наиболее выраженными процессами являются процессы заболачивания и торфообразования, активно происходящие на грядах, граничащих с болотным массивом, на минеральных островах. В растительности этот процесс проявляется во внедрении в состав сообщества видов олиготрофных болот: *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris* и сфагновых мхов: *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*, *Sphagnum fallax*.

Таким образом, при непосредственном контакте с водохранилищем происходит увеличение скорости заболачивания суши. В зоне подтопления формируются особые экотонные сообщества, характеризующиеся усилением процессов естественной динамики растительного покрова и развитием глеевого процесса в почвах.

## Список литературы:

### Монографии:

1. Александрова В.Д., Юрковская Т.К. Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части РСФСР. Л.:Наука, 1989, 64 с.
2. Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002, 240 с.
3. Булохов А.Д. Фитоиндикация и её практическое применение. Брянск: Издательство БГУ, 2004, 245 с.
4. Викторов С.В., Ремезова Г.Л. Индикационная геоботаника: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 1988, 168 с.
5. Дарвинский заповедник / Под ред. к.б.н. А.М. Леонтьева. Вологда: областная книжная редакция, 1957, 102 с.
6. Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озёра и водохранилища СССР их флора и фауна. М.: Государственное учебно-педагогическое издательство министерства просвещения РСФСР, 1961, 597 с.
7. Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. Часть 1 / Под ред. Соколова В.Е., Сыроечковского Е.Е. М.: Мысль, 1988, 288 с.
8. Инишева Л.И. Болотоведение. Томск: Издательство Томского государственного педагогического университета, 2009, 210 с.
9. Ипатов В.С., Мирин Д.А. Описание фитоценоза: методические рекомендации. СПб., 2008, 71 с.
10. Караваева Н.А. Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1982, 296 с.
11. Киреев Д.М., Лебедев П.А., Сергеева В.Л. Индикаторы лесов. СПб.: СПбГЛТУ, 2011, 400 с.
12. Красная книга Вологодской области. Том 2. Растения и грибы / Отв. ред. Конечная Г. Ю., Сулова Т. А. -Вологда: ВГПУ, изд-во «Русь», 2004. 360 с.
13. Красная книга Ярославской области / Отв. ред. М. А. Няковский. Ярославль: Академия 76, 2015. 470 с.
14. Куликова Г.Г. Краткое пособие к ботаническому анализу торфа. М.: Издательство Московского университета, 1974, 140 с.
15. Куликова Г.Г. Летняя производственно-учебная практика по геоботанике. Часть 2. Основные геоботанические методы изучения растительности. М.: Изд. каф. высших растения биол. ф-та Моск. ун-та, 2006, 152 с.

16. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Европейской части СССР. М.: Типография Московского лесотехнического института, 1958, 24 с.
  17. Мухин И.А. Дарвинский заповедник. М.: Советская Россия, 1983, 191 с.
  18. Национальный атлас почв РФ / Главный редактор член-корреспондент РАН С.А. Шоба. М.: Астрель: АСТ, 2011, 632 с.
  19. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Учебное пособие. Л.: изд-во Ленингр. ун-та, 1987, 192 с.
  20. Опекунова М.Г., Арестова И.Ю., Елсукова Е.Ю. Методы физико-химического анализа почв и растений. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2002, 70с.
  21. Полевой определитель почв России / зав. ред.-изд. группой Острикова К.Т. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008, 182 с.
  22. Раменский Л.Г., Антипин Н.А., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Государственное издательство с/х литературы, 1956, 472 с.
  23. Растительность Европейской части СССР / под ред. Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. СПб.: Наука, 1980, 429 с.
  24. Спиридонов А.И. Геоморфологическое районирование Европейской части СССР. М.: Высшая школа, 1978, 335 с.
  25. Федоров А.С. Классификация почв. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2012, 96 с.
  26. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004, 342 с.
- Статьи в журналах:
27. Галанина О.В., Садоков Д.О., Черненко П.А. Исследование контактной полосы лесных и болотных биогеоценозов в зоне подтопления Рыбинского водохранилища (Дарвинский заповедник) // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г.Смидовича. Саранск: объединенная дирекция мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка "Смольный", 2021. №28. С.238-244.
  28. Денисенков В.П. Из наблюдений за изменениями растительности верховых болот в зоне временного затопления и подтопления Рыбинского водохранилища // Вестник Ленинградского университета. Геология и география. Л.: Издательство Ленинградского университета, 1967. №12. С.134-144.

29. Денисенков В.П. Характер изменения болотной растительности под влиянием периодического затопления водами Рыбинского водохранилища // Ученые записки Ленинградского ордена Ленина и ордена Трудового красного знамени Государственного Университету имени А.А. Жданова. Серия Географических Наук. Теоретические вопросы биогеографии. Л.: Издательство Ленинградского университета, 1971. №360. Вып.22. С.144-163.
  30. Денисенков В.П. Растительность и торфяная залежь всплывших торфяных островов Рыбинского водохранилища // Вестник Ленинградского университета. Л.: Издательство ЛГУ, 1981. №18. С. 70-77.
  31. Зеленецкий Н.М. Рыбы // Фауна Дарвинского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. М.: 1988. С.21-26.
  32. Калецкая М.Л., Тупицына Л.Ф. Земноводные и пресмыкающиеся // Фауна Дарвинского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. М.: 1988. С.26-29.
  33. Калецкая М.Л., Тупицына Л.Ф. Млекопитающие // Фауна Дарвинского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. М.: 1988. С.58-62.
  34. Немцев В.В. Птицы // Фауна Дарвинского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. М.: 1988. С.29-58.
  35. Немцева С.Ф., Немцева Н.Д. Сосудистые растения Дарвинского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. М.: ВИНТИ, 1987.
  36. Орлова Н.И. Схема флористического районирования Вологодской области // Ботанический журнал. Том 75. СПб.1990. №9. С.1270-1277.
  37. Ульянов И.Н. Влияние подтопления на динамику лесных экосистем (на примере Дарвинского заповедника на Рыбинском водохранилище) // Лесной вестник. М.: Московской государственной университет леса, 2001. №2. С.59-61.
- Статьи в сборниках:
38. Акимов И.К. О переработке берегов крупных водохранилищ на примере Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1. Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С.5-12.
  39. Бобровский Р.В. О влиянии Рыбинского водохранилища на леса Дарвинского заповедника // Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1. / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание московского общества испытателей природы, 1953. С. 21-51.
  40. Галанина О.В., Садоков Д.О., Петрова Е.А. , Тюсов Г.А. Исследование болотного массива «Большой Мох» в Дарвинском государственном природном заповеднике //



Сборник материалов конференции «VIII Галкинские чтения» (Санкт-Петербург, 2 – 3 февраля 2017 г.) / Под редакцией д.б.н. Т. К. Юрковской. СПб.: Издательство СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2017. С.23-26.

41. Денисенков В.П. Изменение растительности болот в зоне временного затопления северо-западной части Рыбинского водохранилища // Тезисы докладов к конференции молодых ученых, посвященной 150-летию университета и 50-летию географического факультета. Л.: Издательство Ленинградского университета, 1969. С.46-48 (а).
42. Исаков Ю.А. Общий очерк фауны района Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1 / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С. 83-95.
43. Калецкая М.Л. Земноводные и пресмыкающиеся Дарвинского заповедника// Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1 / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С.171-187.
44. Калецкая М.Л. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и её изменения под влиянием водохранилища // Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1 / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С.95-122.
45. Кузнецов А.В., Рыбникова И.А. Режим уровня Рыбинского водохранилища, как фактор развития биотического комплекса зоны временного затопления и некоторые методические подходы к его анализу // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Вып. XVII. Череповец, 2015. С.9-37.
46. Куражковский Л.Н. О затопленных лесах Рыбинского водохранилища Рыбинское водохранилище // Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1 / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С.12-21.
47. Кутова Т.Н. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1 / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С.51-83.
48. Леонтьев А.М. Об изменениях растительности под влиянием первых лет затопления и подтопления Рыбинском водохранилищем // Труды Дарвинского государственного заповедника, вып. 3. Вологда, 1956.

49. Мухин А.К. Многолетняя динамика заболачивающихся сосняков Дарвинского заповедника // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Вып. XVII. Череповец, 2015. С.128-142.
50. Мухин А.К. Многолетняя динамика заболачивающихся сосняков в условиях влияния водохранилища // Лесной журнал. 2019. № 3. С.17-31.
51. Мухин А.К. Многолетняя динамика зеленомошных сосняков в зоне косвенного влияния водохранилища // Лесной журнал. 2018. № 1. С. 37-46.
52. Немцев В.В. Птицы побережий Рыбинского водохранилища// Рыбинское водохранилище. Изменение природы побережий водохранилища. Часть 1 / Под ред. Исаков Ю.А. М.: Издание общества испытателей природы. 1953. С.122-171.
53. Немцева Н.Д., Садоков Д.О. К вопросу о динамике растительности зоны временного затопления острова Демидиха в 2014-2015 гг // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Вып. XVII. Череповец, 2015. С.143-156.
54. Пьявченко Н.И. О взаимоотношениях леса и болота в таёжной зоне // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Вып. XV. Череповец, 1979. С.6-14.
55. Садоков Д.О., Филиппов Д.А. О зарастании болотных озёр Дарвинского государственного заповедника // Труды БИНРАН, 2017, вып. 79(82) С. 183-188.
56. Юнатов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. III. С. 9–36.
- Авторефераты:
57. Денисенков В.П. Растительность и стратиграфия залежи болот Дарвинского заповедника. Ленинград, 1969 (б)  
ВКР магистров:
58. Садоков Д.О. Происхождение кольцевых ландшафтных структур прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Магистерская диссертация. Санкт-Петербургский государственный университет. Санкт-Петербург. 2017. 78 с.  
Ресурсы сети интернет:
59. <https://meteoinfo.ru> – Гидрометцентр России (дата обращения: 04.09.2021)
60. <http://soils.narod.ru> – Классификация почв России (дата обращения: 04.02.2022)
61. <https://дарвинский.рф> – Официальный сайт Дарвинского Государственного Природного Биосферного Заповедника (дата обращения: 04.09.2021)



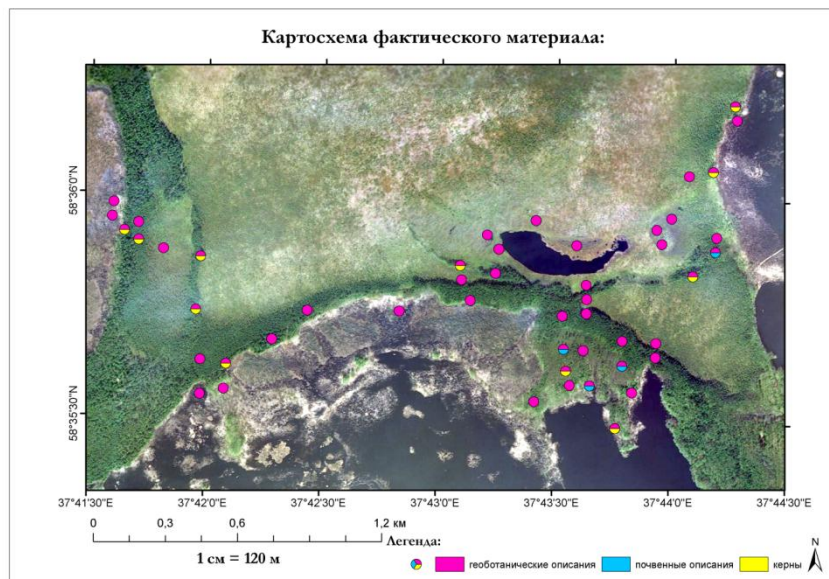


**Таблица 2. Наиболее распространённые семейства**

Семейство	Кол-во видов:
сем. <i>Cyperaceae</i> - Осоковые	12
сем. <i>Graminea (Poaceae)</i> - Злаки	8
сем. <i>Ericaceae</i> - Вересковые	8
сем. <i>Salicaceae</i> - Ивовые	5
сем. <i>Juncaceae</i> - Ситниковые	3
сем. <i>Rosaceae</i> - Розоцветные	3
сем. <i>Primulaceae</i> - Первоцветные	3
сем. <i>Labiatae (Lamiaceae)</i> - Губоцветные	3
сем. <i>Scrophulariaceae</i> - Норичниковые	3
сем. <i>Equisetaceae</i> - Хвощевые	2
сем. <i>Pinaceae</i> - Сосновые	2
сем. <i>Liliaceae</i> - Лилейные ( <i>Convallariaceae</i> )	2
сем. <i>Betulaceae</i> - Березовые	2
сем. <i>Droseraceae</i> - Росянковые	2
Сем. <i>Dryopteridaceae</i> - Щитовниковые	1
сем. <i>Thelypteridaceae</i> - Телиптерисовые	1
сем. <i>Hypolepidaceae</i> - Орляковые	1
сем. <i>Lycopodiaceae</i> - Плауновые	1
сем. <i>Cupressaceae</i> - Кипарисовые	1
сем. <i>Typhaceae</i> - Рогозовые	1
сем. <i>Potamogetonaceae</i> - Рдестовые	1
сем. <i>Scheuchzeriaceae</i> - Шейхцериевые	1
сем. <i>Alismataceae</i> - Частуховые	1
сем. <i>Hydrocharitaceae</i> - Водокрасовые	1
сем. <i>Araceae</i> - Ароидные	1
сем. <i>Iridaceae</i> - Ирисовые	1
сем. <i>Orchidaceae</i> - Орхидные	1
сем. <i>Polygonaceae</i> - Гречишные	1
сем. <i>Caryophyllaceae</i> - Гвоздичные	1
сем. <i>Ranunculaceae</i> - Лютиковые	1
сем. <i>Brassicaceae</i> - Крестоцветные	1
сем. <i>Rhamnaceae</i> - Крушиновые	1
сем. <i>Lythraceae</i> - Дербенниковые	1
сем. <i>Onagraceae</i> - Кипрейные	1
сем. <i>Hippuridaceae</i> - Хвостниковые	1
сем. <i>Umbelliferae (Apiaceae)</i> - Зонтичные	1
сем. <i>Pyrolaceae</i> - Грушанковые	1
сем. <i>Menyanthaceae</i> - Вахтовые	1
сем. <i>Lentibulariaceae</i> - Пузырчатковые	1
сем. <i>Rubiaceae</i> - Мареновые	1
Всего:	84



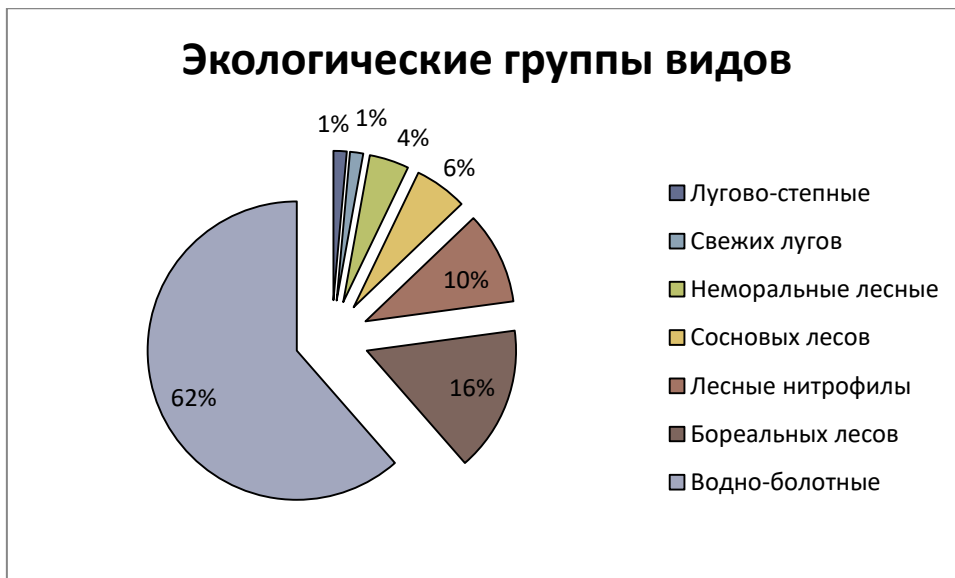
Рисунки:



**Рисунок 1. Картограмма фактического материала**



**Рисунок 2. Линии профилей АВ и CD на ключевом участке «Утешковское болото»**

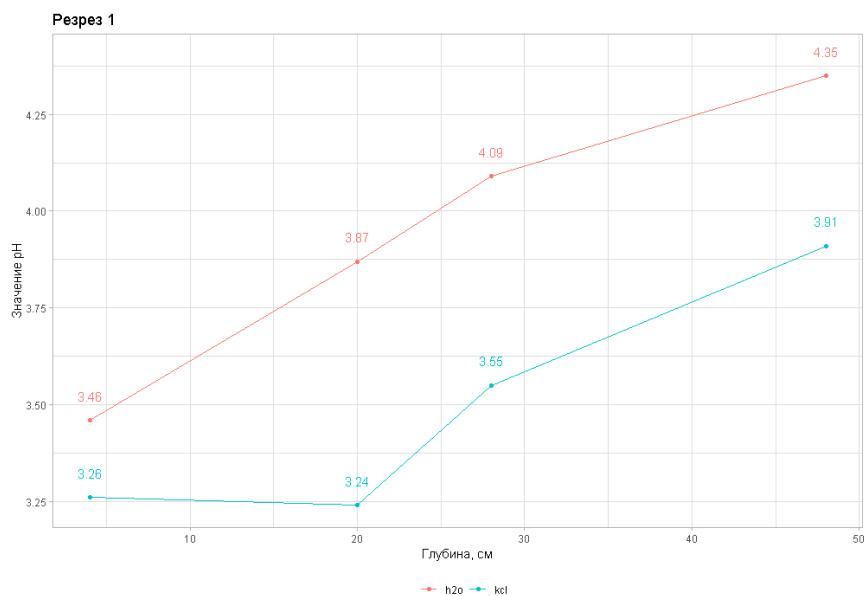


**Рисунок 3. Экологические группы видов ключевого участка "Утешковское болото" (составлено автором)**

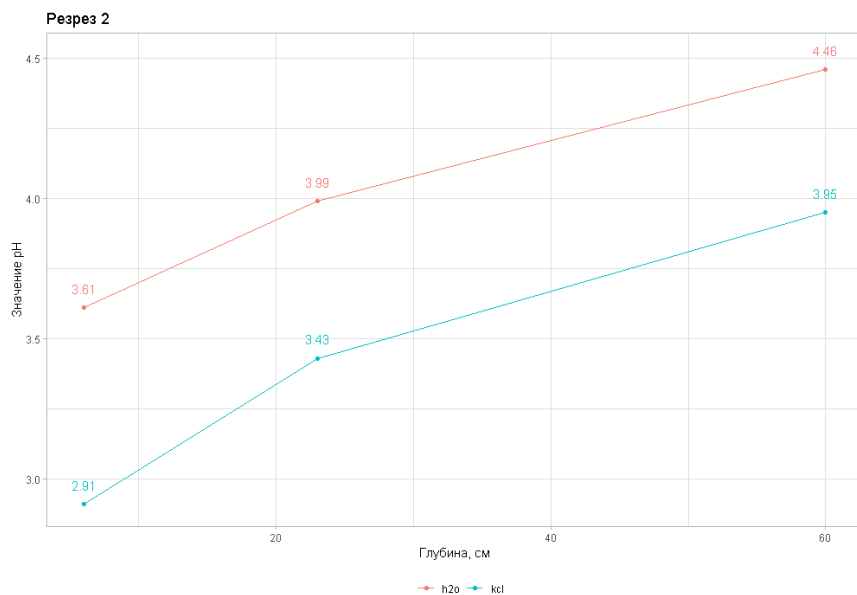


**Рисунок 4. Торфяно-подзол иллювиально-гумусово-глеевый (фото автора)**

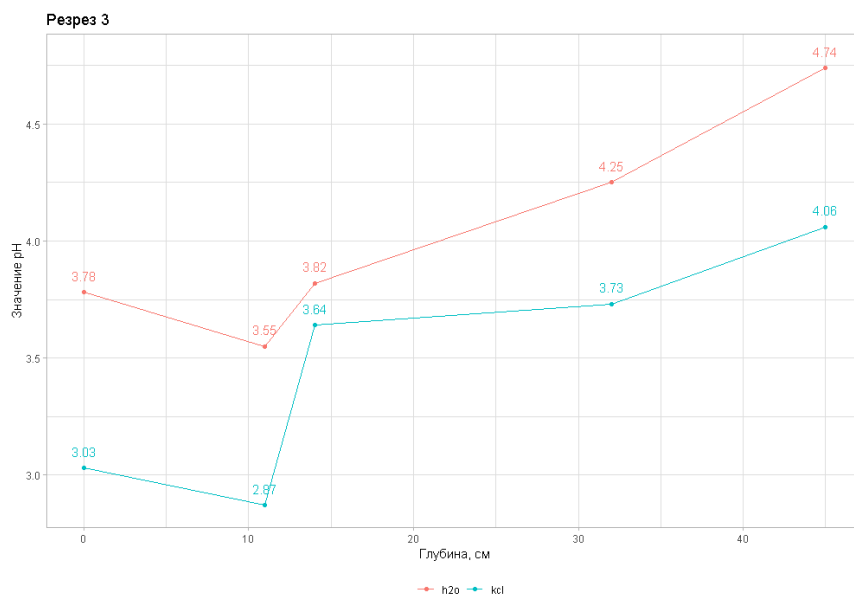




**Рисунок 5. рН в разрезе №1 Торфяно-подзол иллювиально-гумусово-глеевый (составлено автором)**



**Рисунок 6. рН в разрезе №2 Торфяно-подзол иллювиально-гумусово-глеевый (составлено автором)**



**Рисунок 7. pH в разрезе №3 Торфяно-подзол иллювиально-гумусово-глеевый (составлено автором)**



**Рисунок 8. Дерново-подзол иллювиально-железистый глеевый (фото автора)**

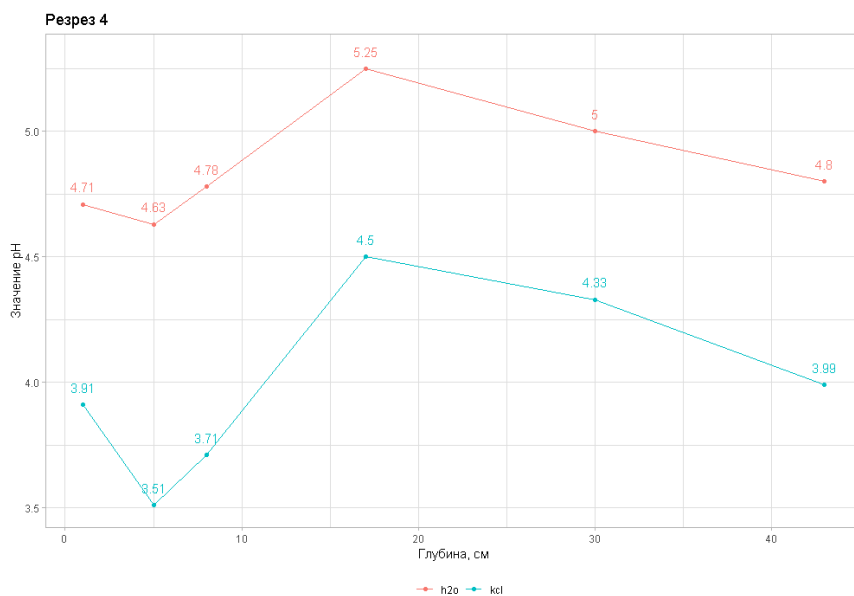


Рисунок 9. рН в разрезе №4 Торфяно-подзол иллювиально-гумусово-глеевый (составлено автором)



Рисунок 10. Расположение ключевых участков "Большой мох" и "Утешковское болото"

Картосхема отбора образцов торфа (2016г)

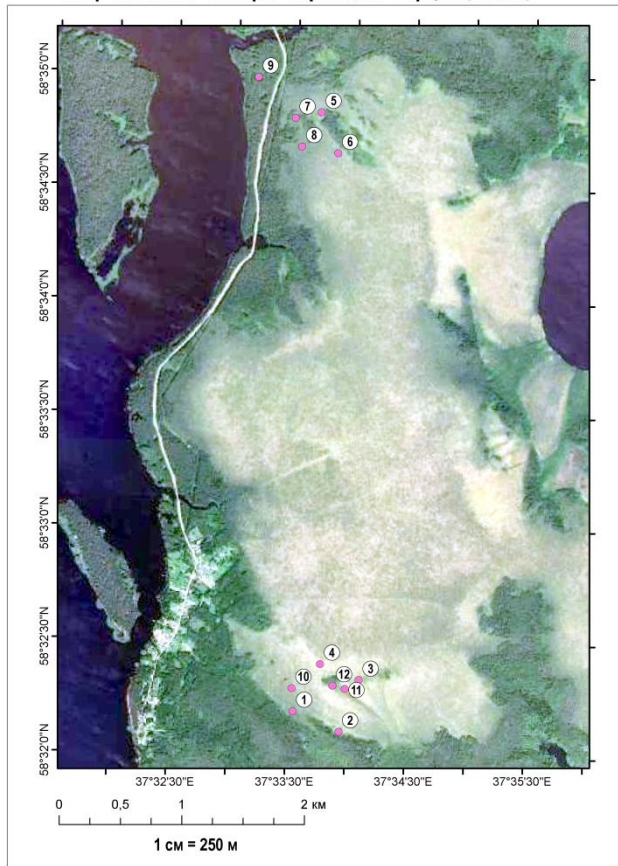


Рисунок 11. Картосхема мест отбора торфа на ключевом участке "Большой мох" (составлено автором)

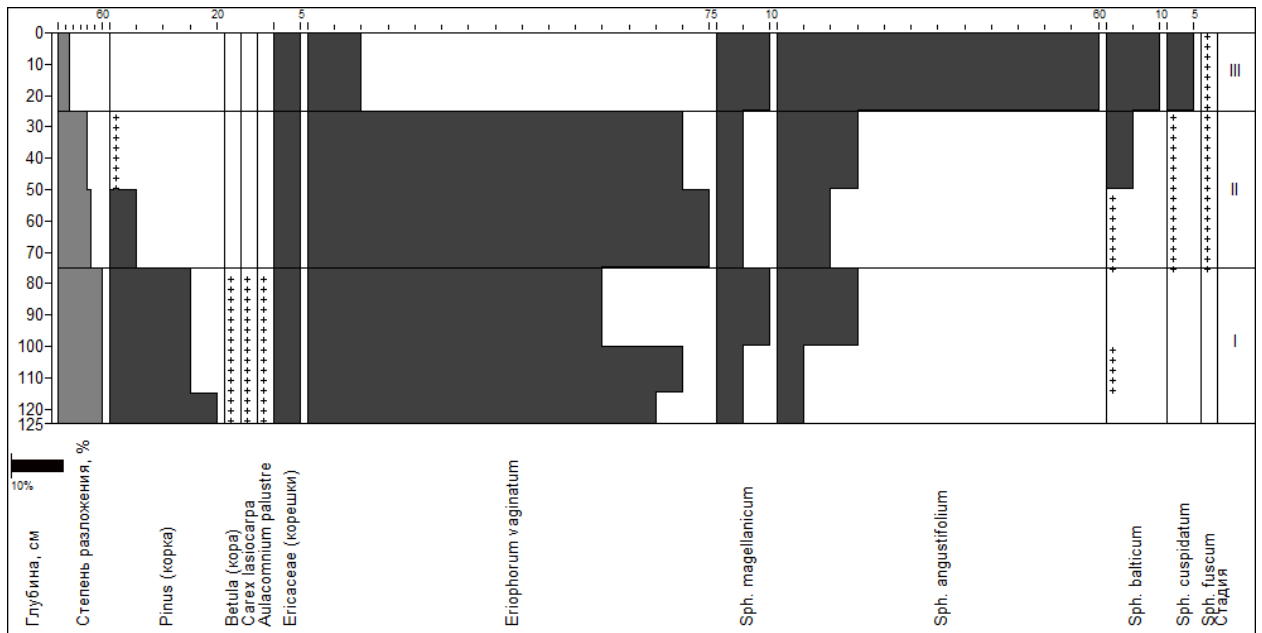


Рисунок 12. Торфяная диаграмма скважины № 1 (Галанина и др., 2021)

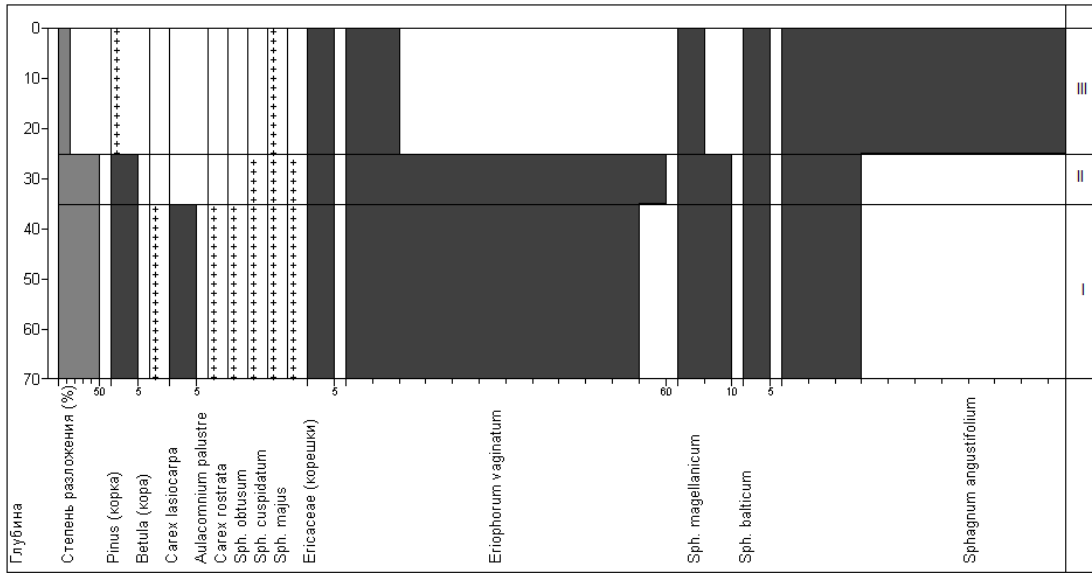


Рисунок 13. Торфяная диаграмма скважины № 2 (составлено автором)

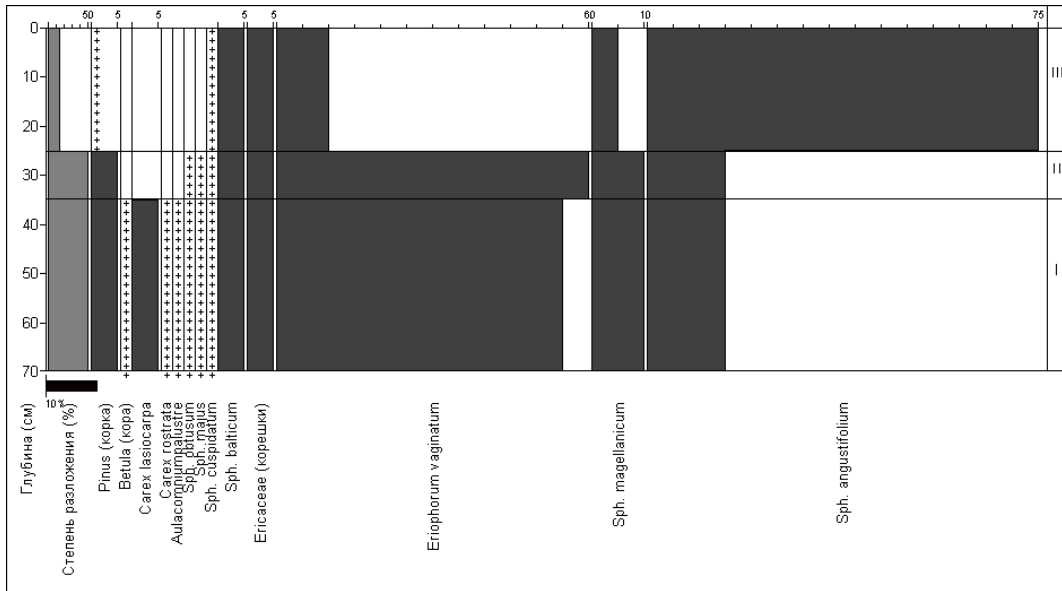


Рисунок 14. Торфяная диаграмма скважины № 3 (составлено автором)

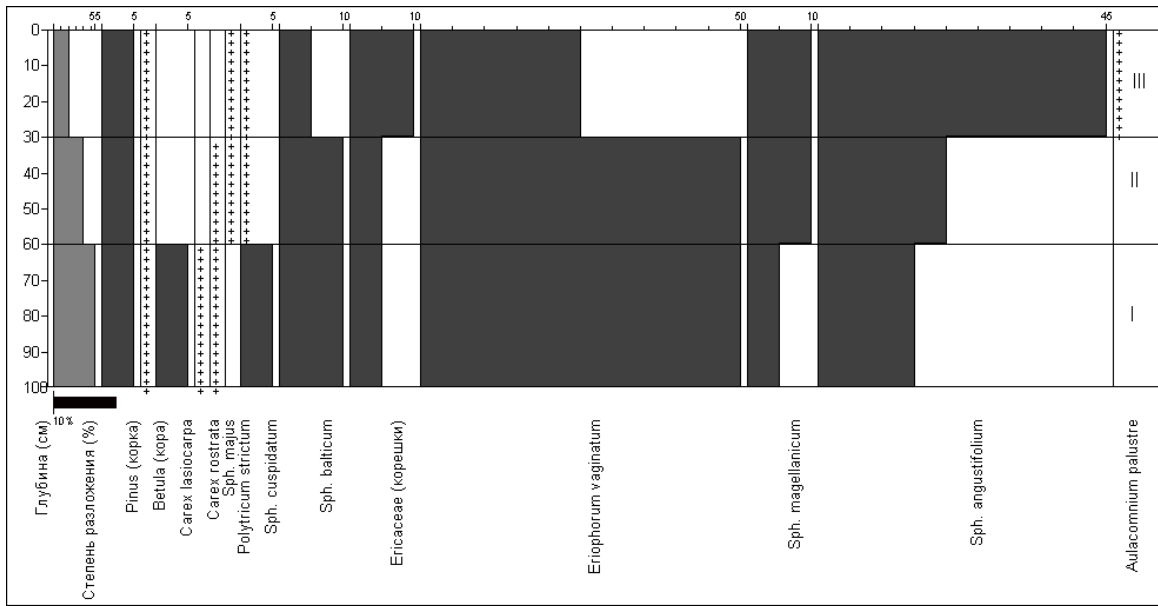


Рисунок 15. Торфяная диаграмма скважины № 4 (составлено автором)

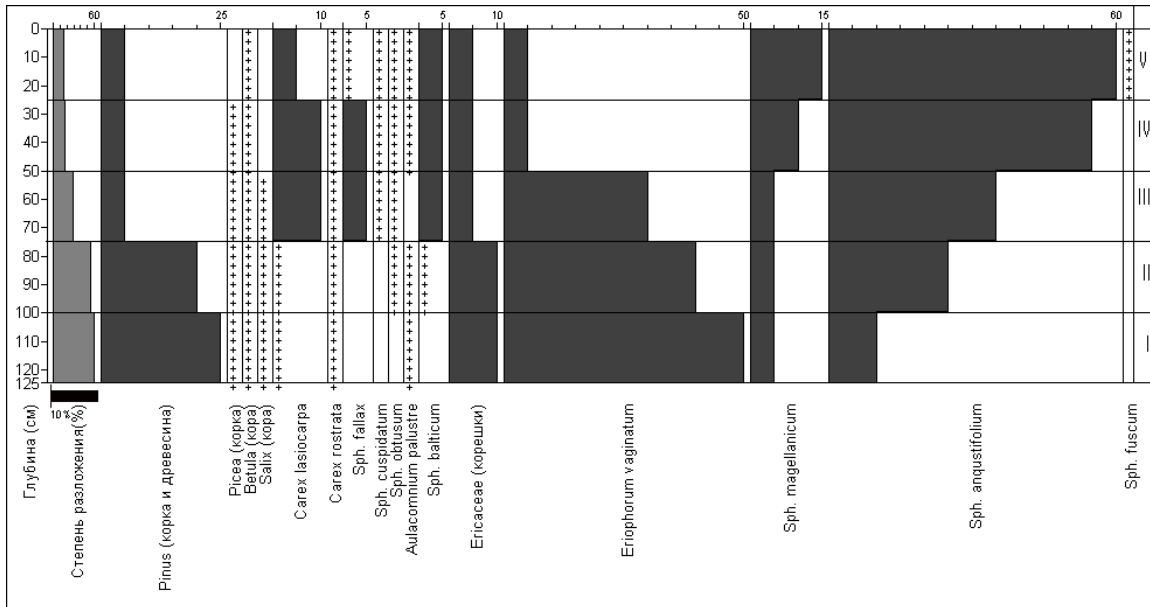


Рисунок 16. Торфяная диаграмма скважины № 5 (составлено автором)

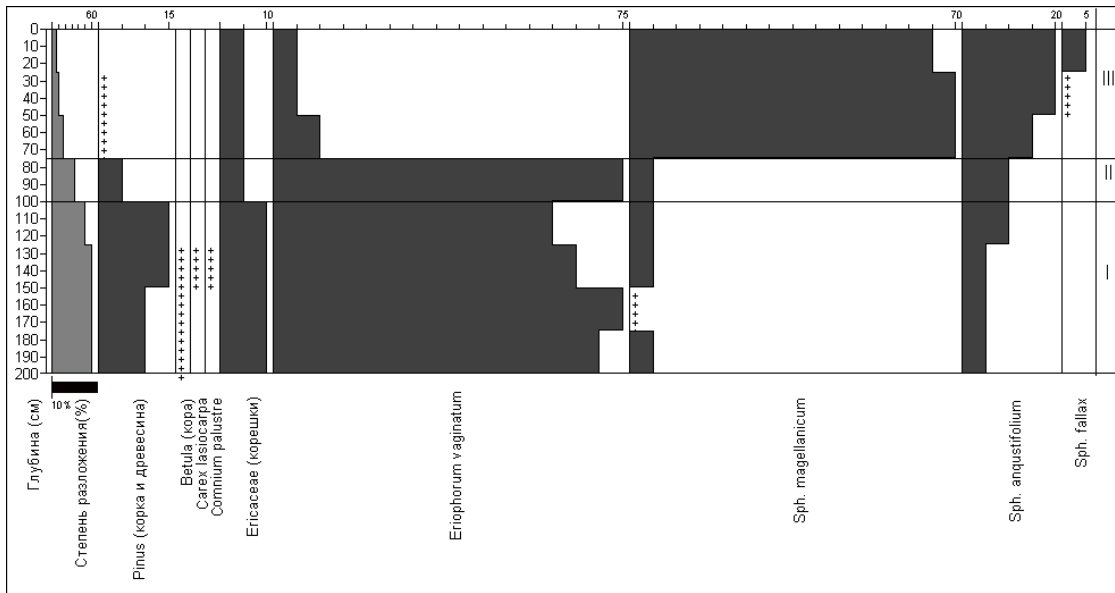


Рисунок 17. Торфяная диаграмма скважины № 6 (составлено автором)

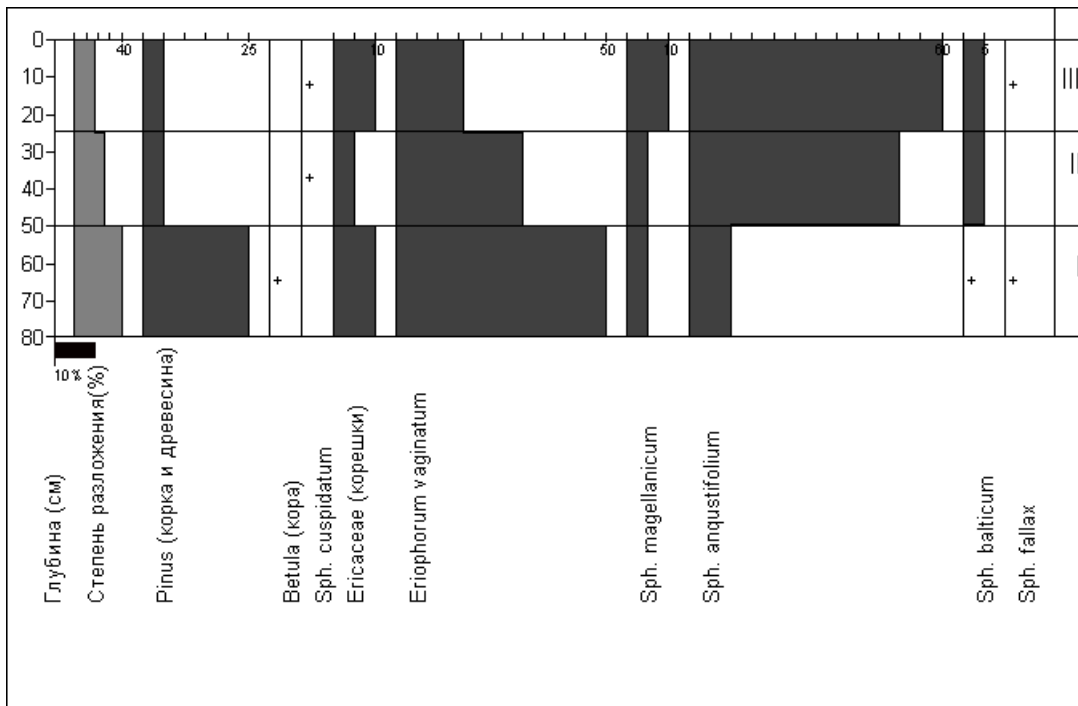


Рисунок 18. Торфяная диаграмма скважины № 7 (составлено автором)

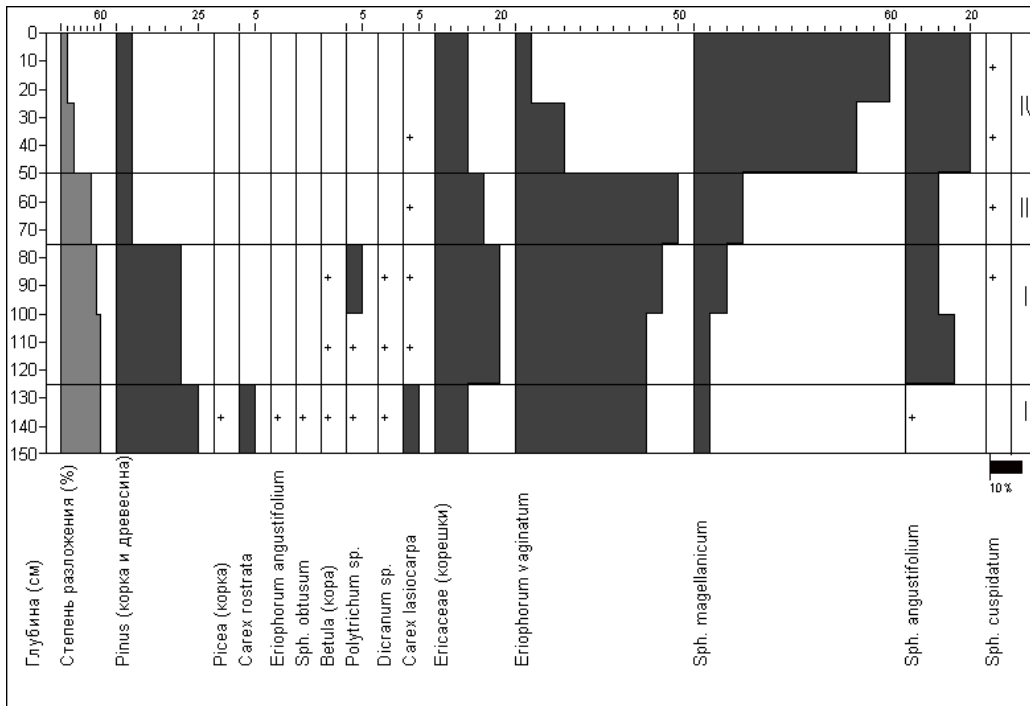


Рисунок 19. Торфяная диаграмма скважины №8 (составлено автором)

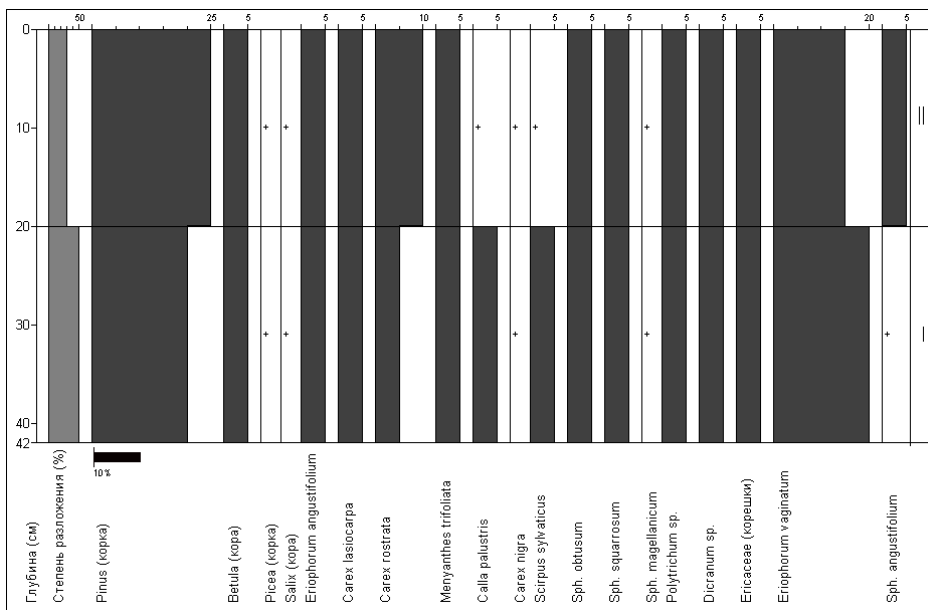


Рисунок 20. Торфяная диаграмма скважины №9 (составлено автором)



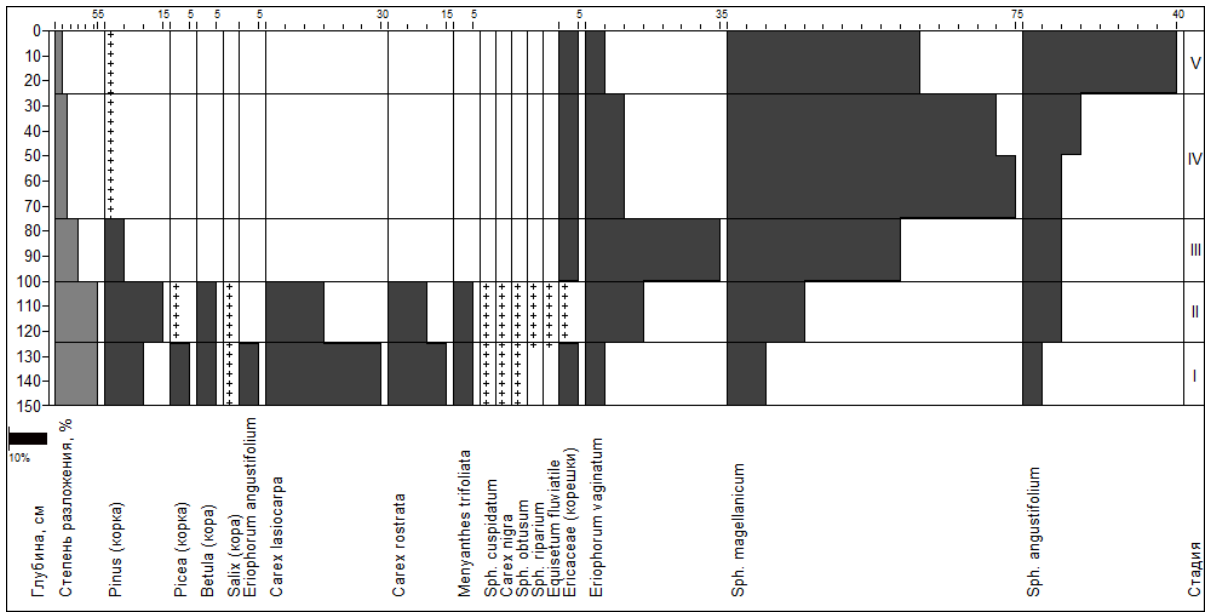


Рисунок 21. Торфяная диаграмма скважины №10 (Галанина и др., 2021)

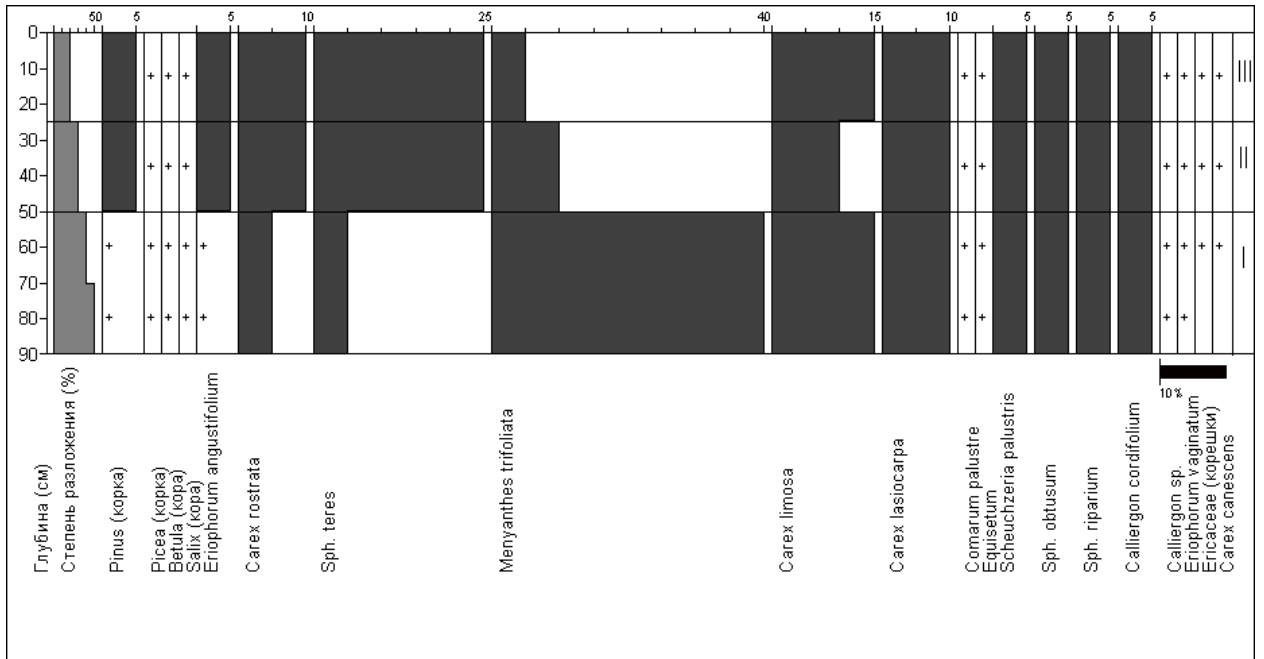


Рисунок 22. Торфяная диаграмма скважины №11 (составлено автором)



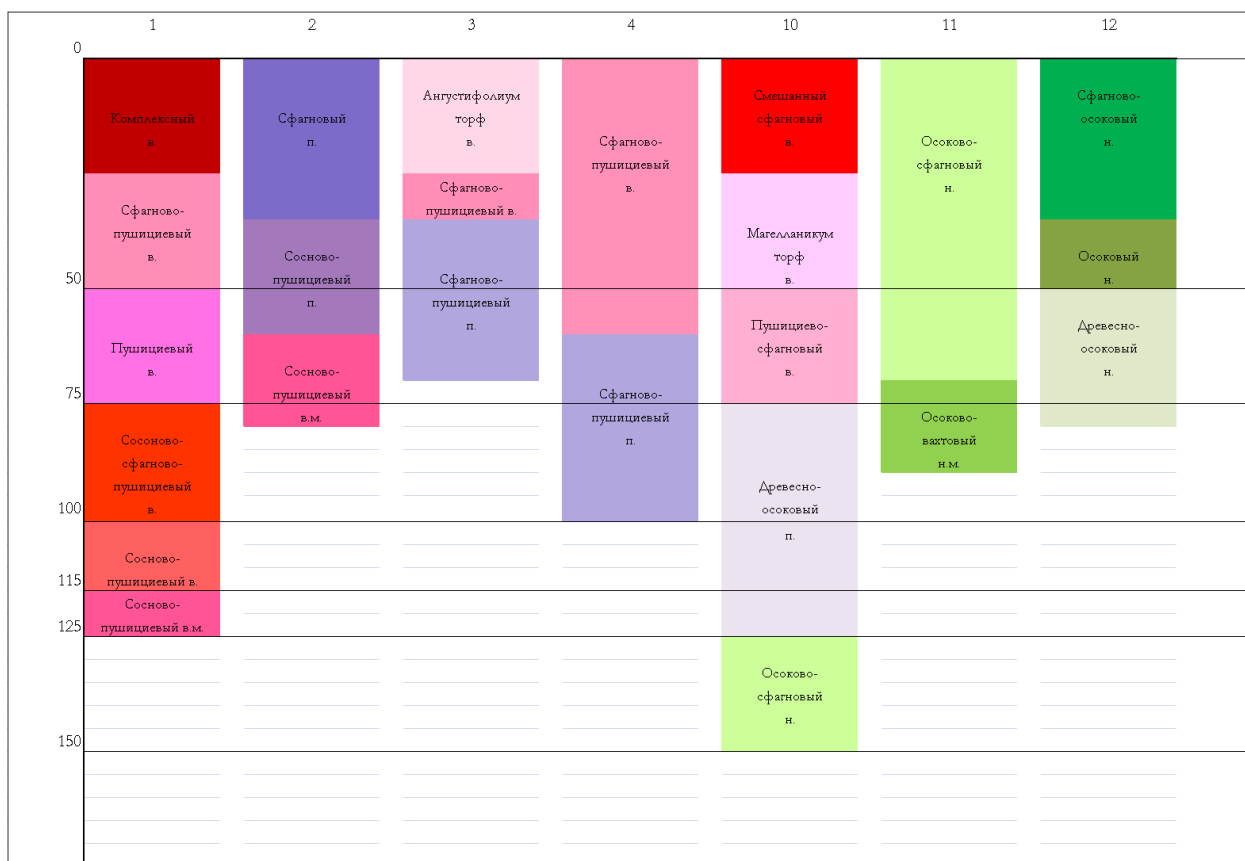


Рисунок 25. Сквжины торфа (южный участок)

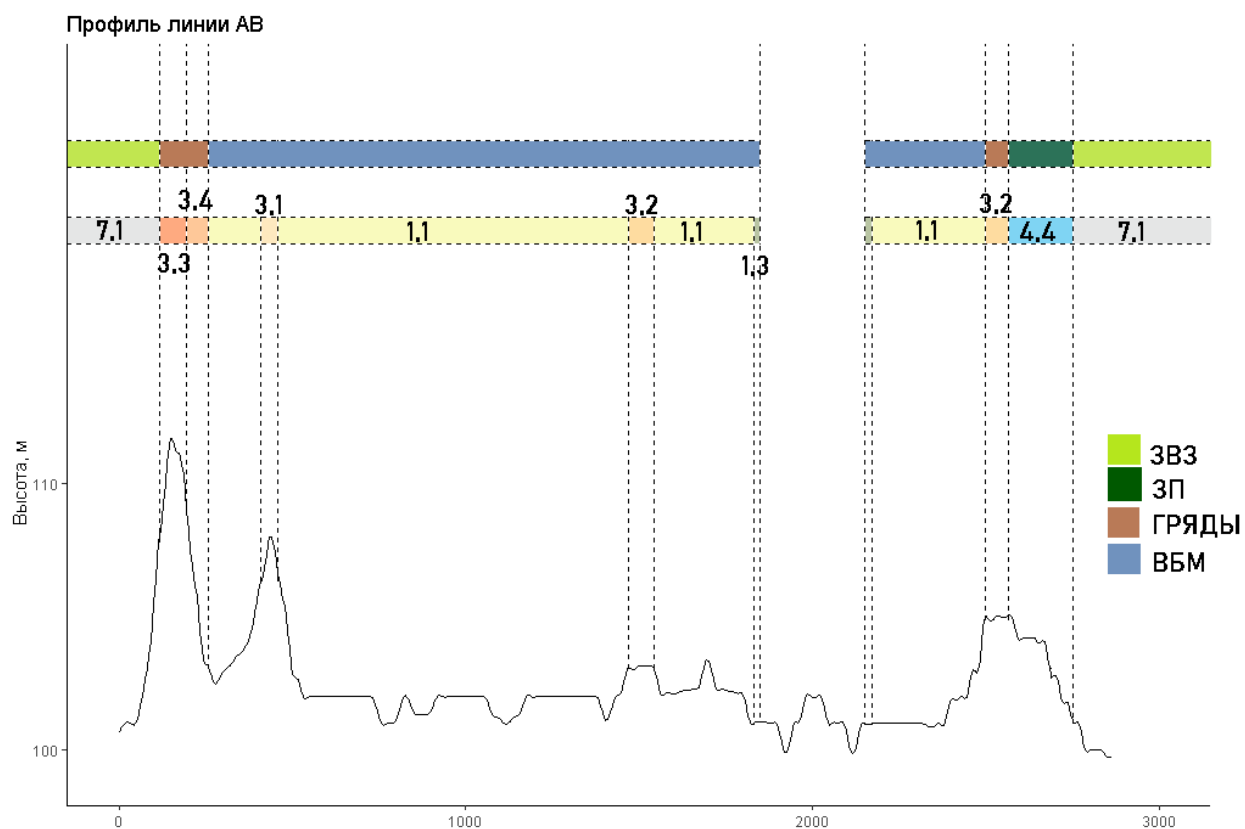


Рисунок 26. Геоботанический профиль линии АВ, ключевой участок «Утешковское болото» (составлено автором)

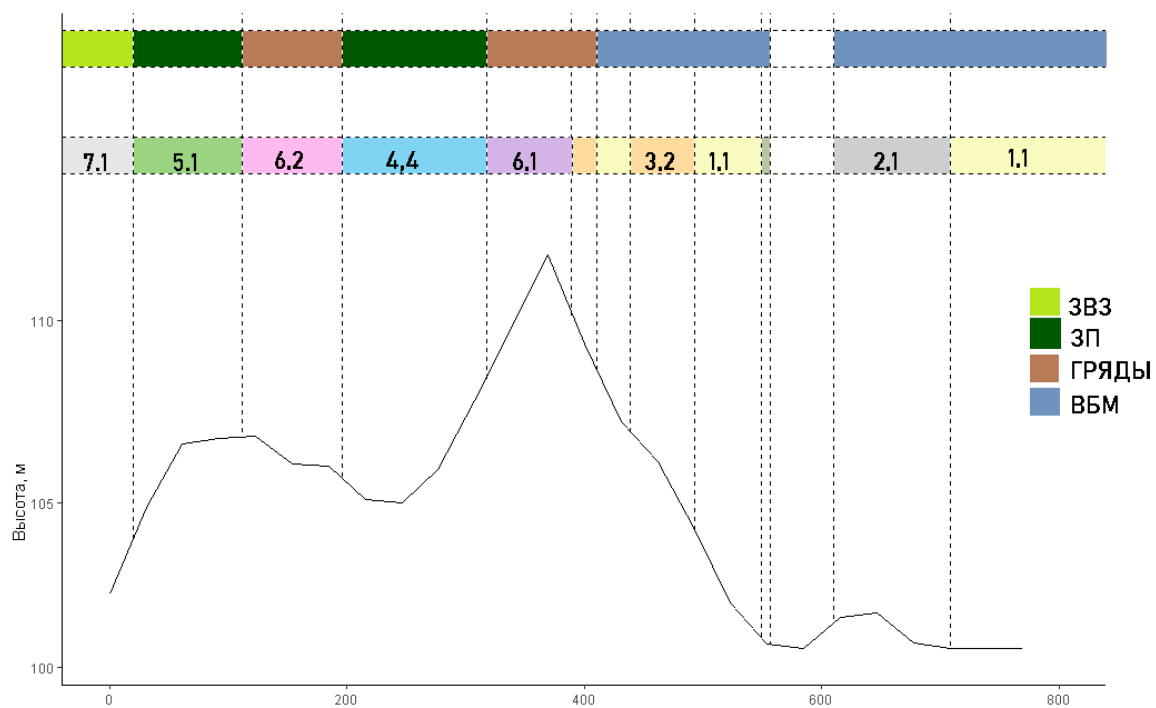


Рисунок 27. Геоботанический профиль линии CD, ключевой участок «Утешковское болото» (составлено автором)

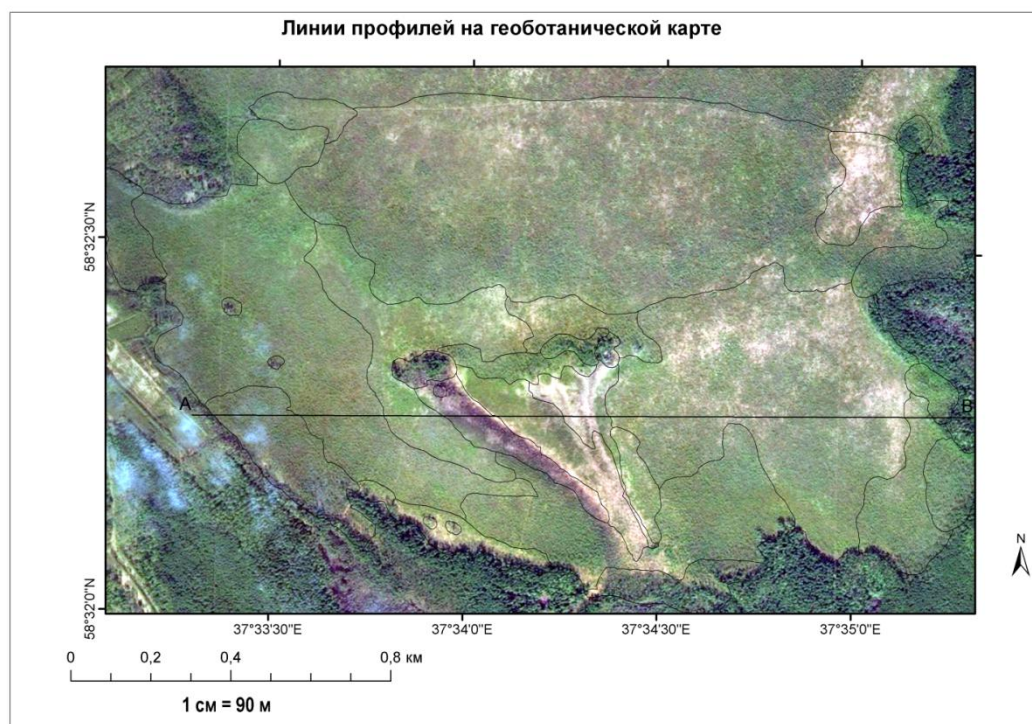


Рисунок 28. Линия профиля на снимке (ключевой участок "Большой мох")

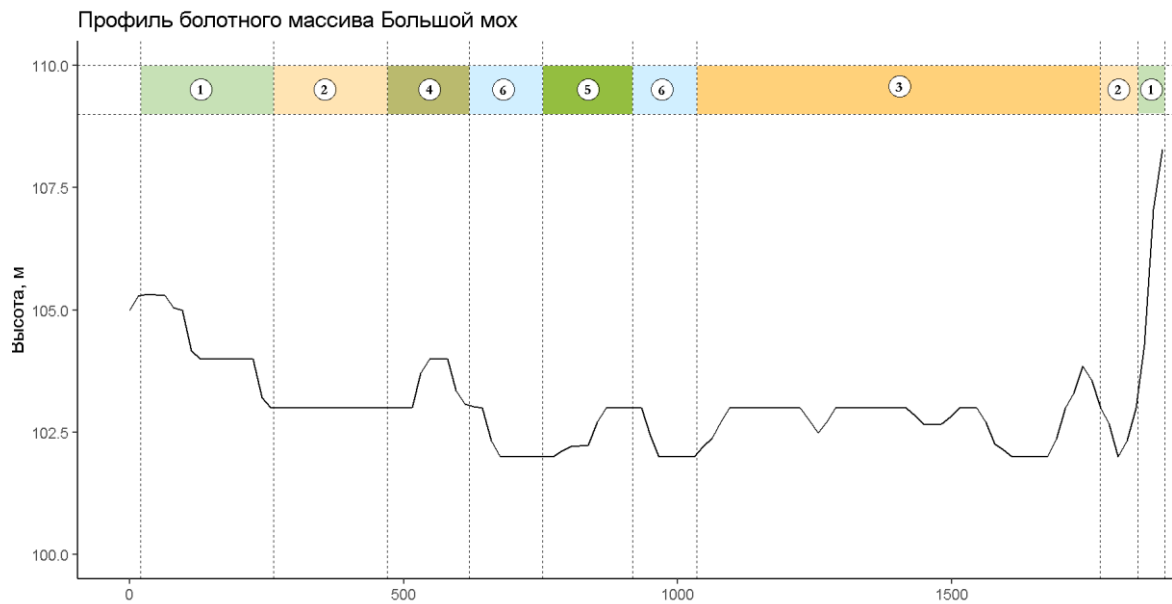


Рисунок 29. Геоботанический профиль линии АВ, ключевой участок "Большой мох" (составлено автором)

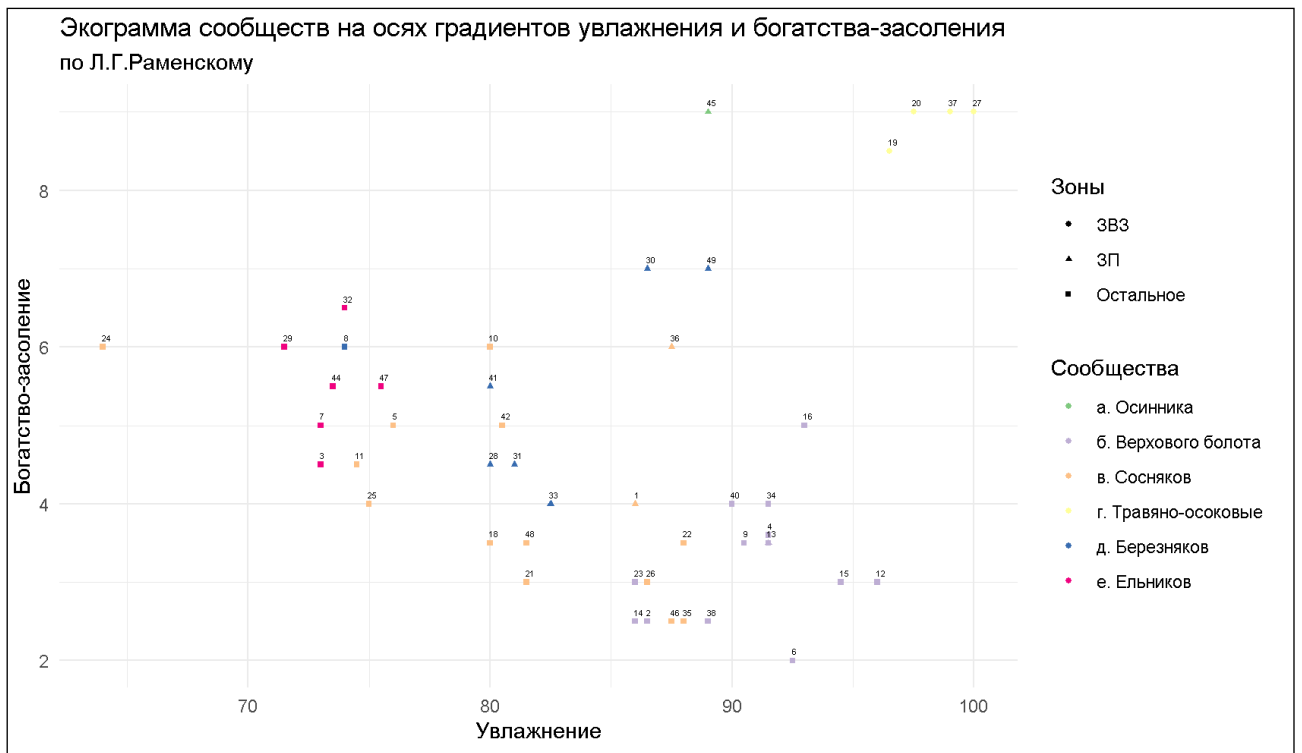


Рисунок 30. Экограмма сообществ на осях увлажнения и богатства-засоления по Л.Г.Раменскому (составлено автором)

