

В. В. МАЗИНГ

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ВЕРХОВЫХ БОЛОТ
ВОСТОЧНОЙ ЭСТОНИИ И ИХ ДИНАМИКА

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Diss. Tart.
307957

В. В. МАЗИНГ

**РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ВЕРХОВЫХ БОЛОТ
ВОСТОЧНОЙ ЭСТОНИИ И ИХ ДИНАМИКА**

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Диссертация выполнена при кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета.

Диссертация состоит из 12 глав: I — Обзор истории и основных направлений изучения растительности верховых болот, II — Методика и материалы, III — Развитие болот, IV — Верховые болота как среда обитания для растений, V — Состав и экологическая характеристика флоры болот, VI — О теоретических основах классификации растительных сообществ верховых болот, VII — Обзор растительных сообществ верховых болот, VIII — Сезонные и разногодные изменения, IX — Процессы и факторы фитоценологического порядка, влияющие на развитие растительных сообществ, X — Изменение растительных сообществ в связи с развитием микрорельефа, XI — Изменения растительных сообществ под влиянием внешних факторов, XII — Растительные ресурсы верховых болот. Общий объем диссертации — 480 страниц машинописного текста. Список цитированной литературы состоит из 388 наименований работ на эстонском, русском и иностранных языках. В приложении к диссертации приводится 18 сводных таблиц анализов растительных сообществ, 55 иллюстраций (карты, схемы и фотографии) и 10 рисунков ювенильных растений верховых болот.

Защита назначена Ученым советом естественно-математического факультета Тартуского государственного университета на 25 июня . . . 1958 года.

Дата отправления автореферата . 25 мая 1958 г.

D

Ученый секретарь



425838

ВВЕДЕНИЕ

Уже начиная с первого научного описания растительного сообщества торфяника Линнеем (1751), исследователей-ботаников интересовали вопросы динамики растительности верховых болот. И даже до возникновения ботанической номенклатуры первые известные нам исследователи болот (в Ирландии в XVI столетии) ставили уже вопрос об изменениях их растительности с течением времени. Таким образом, на верховых болотах изучались смены растительности задолго до выработки учения о сукцессиях. Как классический объект изучения развития растительности они не утратили своего значения и в настоящее время.

Научной основой современных представлений о сменах растительности верховых болот и их причинах являются работы И. Г. Таифильева в России и К. Вебера в Германии. Дальнейшими исследованиями был выяснен своеобразный характер растительных сообществ верховых болот и главнейшие направления смен их растительности. Особенно крупный вклад в изучение динамики растительности верховых болот внесли ученые Советского Союза — В. Н. Сукачев, Р. И. Аболин, В. С. Доктуровский, Д. А. Герасимов, В. В. Кудряшов, И. Д. Богдановская-Гиенэф, Н. Я. Кац, С. Н. Тюремнов, Е. А. Галкина и др.

Несмотря на относительно хорошую изученность флоры и растительности Эстонии (работы Т. Липпмаа, К. Эйхвальда и многих других), растительность наших верховых болот была до последнего времени слабо изучена. После И. Клинге, читавшего в Дерпте (ныне Тарту) впервые в России курс болотоведения, динамику растительности верховых болот рассматривали в своих трудах П. Томсон, Э. Маркус, И. Паасио и в меньшей мере другие.

Цель настоящей диссертационной работы — дать описание растительных сообществ верховых болот восточной части Эстонской ССР и охарактеризовать их измене-

ния во времени под влиянием различных факторов.

Исследования проводились автором в течение 1951—1957 годов на болотных массивах Восточной Эстонии, относящейся по Н. Я. Кацу (1948) к Ладожско-Ильменско-Западнодвинской провинции олиготрофных грядово-мочежинных торфяников. Более продолжительные и полустационарные исследования проводились на болотной системе Эндла (Йыгеваский район) и на верховых массивах Тяхтвере (вблизи г. Тарту) и Улика (Ряпинаский район).

Маршрутными исследованиями собран материал еще с десяти верховых болот. Использовались также аэрофотоснимки 37 массивов. Для сравнения изучались некоторые верховые болота Западной Эстонии.

В целях описания растительных сообществ верховых болот сделано 430 анализов однометровых площадок, 524 анализа четырехметровых площадок, около 20 профилей через различные части массивов и ряд точных картировок растительного покрова в масштабе 1 : 50 и 1 : 200. В изучаемых сообществах определялись степень освещения, уровень стояния воды, характер верхних слоев торфа и (лабораторно) кислотность (pH_{KCl}) и зольность торфа. Особое внимание уделялось изучению семенного возобновления и межвидовых соотношений в фитоценозах.

Фенологические наблюдения велись в течение пяти лет.

Для установления смен растительных сообществ использовались прямые и косвенные методы. Кратковременные изменения растительности (вследствие пожаров и изменения водного режима) изучались на постоянных пробных участках.

Первичная систематизация анализов растительных сообществ проводилась по социационно-аналитическому методу; на основании эдификаторов и доминантов отдельных ярусов выделялись социации. Позднее социации объединялись по фитоценотическим и экологическим признакам в ассоциации. Большая часть анализов обрабатывалась по методам Л. Г. Раменского (ориентировка по рядам) и по методу корреляций Р. Туомикоски. Целью параллельного применения различных методов систематизации анализов было получение более объективных результатов при выделении основной единицы растительности — ассоциации.

РАЗВИТИЕ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ В ПОСЛЕЛЕДНИКОВЫЙ ПЕРИОД

По данным пыльцевых анализов развитие болот в пределах т. н. Возвышенной Эстонии началось уже в субарктический период. Образование мощных толщ сфагнового торфа связано с влажным климатом атлантического периода, в течение которого прирост торфяников достигал в среднем 0,7 м в тысячелетие. Прирост олиготрофных торфов в сравнительно сухой суббореальный период снизился до 0,3 м, а в субатлантический период достиг наибольшей величины — в среднем 1,0 м в тысячелетие. Верхние 35 см рыхлого сфагнового торфа и очеса образовались (как показало определение прироста растущих торфяников по глубине корневой шейки сосны) в древесно-сфагновых ценозах в течение последних 40—50 лет. Учитывая рыхлость молодых торфов, вертикальный прирост торфяников в современный период не является особенно значительным.

Различия в физико-географических условиях для развития болот между восточной и западной частями территории Эстонской ССР обусловили возникновение двух региональных типов болотных массивов. В работах Х. Гамса, И. Паасио, Н. Я. Каца и С. Н. Тюремнова проводится граница между областями распространения этих типов в северо-южном направлении через республику. Эта граница хорошо совпадает с западной границей Возвышенной Эстонии и с основным фитогеографическим рубежом в Эстонии по Т. Липпмаа. Граница болотных областей параллельна границе климатических провинций, а также границе основных почвенных районов Эстонской ССР.

Восточноэстонские верховые болота отличаются правильной слабовыпуклой формой, закономерным «зональным» распределением на них микроландшафтов, а также значительной облесенностью краевых частей и озерковых

комплексов. В видовом составе флоры характерно обилие хамедафне и почти полное отсутствие пухоноса дернистого.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РАСТЕНИЙ НА ВЕРХОВЫХ БОЛОТАХ

Водный режим имеет наибольшее значение как прямодействующий фактор и как причина многих своеобразных черт болотной среды. Нижние слои торфа находятся постоянно в насыщенном водой состоянии, зато верхние слои сфагнового субстрата подвержены значительным сезонным колебаниям увлажнения в зависимости от уровня стояния вод и высоты капиллярного поднятия в очесе. Сильно увлажненные участки, мочажины и понижения периодически затопляются. Значительно колеблется также коэффициент фильтрации, показывая различную степень подвижности вод.

Аэрация и режим азотно-минерального питания растений зависят в значительной степени от глубины и подвижности грунтовых вод. Слаборазложившийся сфагновый очёс отличается сильной кислотностью ($\text{pH} = 2,7—4,5$) и крайне низким содержанием зольных элементов (зольность колеблется от 1,32 до 4,48%), особенно кальция и железа. Азот содержится в труднодоступной для усвоения форме. При значительном снижении грунтовых вод условия питания растений улучшаются.

Тепловой режим обусловлен неодинаковой и часто чрезмерной увлажненностью и, вследствие этого, неоднородной теплопроводностью в различных слоях торфа. На верховых болотах наблюдаются в бездождевой период сильные суточные и сезонные колебания температуры почвы. Вегетационный период укорочен. В кочках кристаллы льда сохраняются весной продолжительное время.

Световой режим верховых болот характеризуется незначительным затенением со стороны верхних ярусов и часто полным отсутствием последних. Наиболее низкие показатели освещенности на поверхности мохового покрова наблюдались под густой пушицей.

ВИДОВОЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

Под фитоценозами верховых болот подразумеваются в настоящей работе только сообщества олиготрофных растений на центральных частях и склонах верховых болотных массивов.

Водоросли. В анализах альгофлоры сфагнового покрова было найдено 28 видов синезеленых, 15 видов диатомовых, не менее 39 видов зеленых и один вид багряных водорослей (разножгутиковые и евгленовые водоросли не определялись). Только в озерках найдено 23 вида, только в мочажинах и в межкочьях 23 вида, только на кочках — 1 вид; все другие виды встречались в различных условиях увлажнения. Наиболее часто встречаются: *Navicula subtilissima* из диатомовых, *Penium silvae-nigrae* var. *paralellum*, *Oocystis asymmetrica* и *Cosmarium palangula* из зеленых водорослей.

Грибы на верховых болотах специально не изучались. Из порядка *Agaricales* зарегистрировано 16 видов.

Лишайники представлены на исследованных верховых болотах 51 видом, из них 27 видов приурочены к торфяному или сфагновому субстрату, а 24 вида — эпифиты, растущие главным образом на сосне и березе. Напочвенные виды растут преимущественно на угнетенном или мертвом сфагновом покрове (*Cladonia squamosa*, *Cl. chlorophaea*, *C. rangiferina*, *C. silvatica*, *C. mitis*, *C. alpestris* или на горелых участках (виды *Biatora*, *Cladonia cyanipes*, *C. cognata*, *C. fimbriata* и др.) Среди лишайников нет стенотопных, только на верховых болотах произрастающих видов; зато имеется ряд специфических болотных форм видов *Cladonia squamosa*, *C. ceno-tea*, *C. uncialis* и др.

Печеночных мхов установлено 12 видов. Печеночники произрастают на коре деревьев и гниющей древесине (виды *Ptilidium*, *Cephalozia connivens*, *Calypogeia Neesia-pa* и др.), на обнаженном торфе, на гарях или на сфагновом покрове (*Mylia anomala* и *Microlepidozia setacea* на кочках, особенно на *Sphagnum fuscum*; *Gymnocolea inflata* и *Cladopodiella fluitans* в мочажинах); последняя группа является наиболее характерной для верховых болот.

Сфагновые мхи имеют в растительности верховых болот особое значение, образуя нижний ярус растительных сообществ и субстрат для других растений. Обнаружено 16 видов, из них в наиболее массовом количестве встречаются *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. rubellum*, *S. angustifolium* и *S. balticum*. С наиболее олиготрофными условиями связаны *S. balticum*, *S. fuscum*, *S. rubellum* и *S. tenellum*.

Настоящие листовенные мхи представлены 21 видом. Кроме типичных для верховых болот *Polytrichum strictum* (особенно обильно на горях) и *Dicranum Bergeri*, здесь встречается более десяти лесных видов, связанных с соснами и растущих преимущественно в осушенных облесенных частях болот (*Pleurozium Schreberi*, *Dicranum undulatum*, *Pohlia nutans* и др.), небольшими дерновинками произрастают некоторые более мезотрофные виды (напр. *Aulacomnium palustre*), виды растущие на помёте, на пожарищах и др.

Папоротникообразные (2 вида) встречаются на верховых болотах редко и только в местах с улучшенным минеральным питанием.

Из **голосеменных** только сосна приспособилась к верховым болотам и растет здесь в виде четырех более или менее угнетенных болотных форм. Ель еще более сильно угнетена.

Покрытосеменные образуют наиболее существенную и характерную часть флоры верховых болот. Основу состава всех растительных сообществ составляют 17 постоянно и обильно встречающихся видов (см. табл. 2). К ним можно добавить еще 16 видов, встречающихся на верховых болотах редко (напр., осока вздутая, марьяник луговой) или только в краевой части (напр., тростник обыкновенный, осока круглая, черника), узкораспространенных (напр., пухонос дернистый, осока малоцветная, береза карликовая) или вообще очень редких (напр., росянка промежуточная и обратно-яйцевидная). Из этих 33 видов произрастают все же исключительно на верховых болотах только 3 вида (морозка, клюква мелкоплодная и хамедафне).

Водная растительность озерков содержит 6 спорадически распространенных видов (напр. виды кубышки и кувшинки). На горях временно присоединяются еще некоторые виды. Кроме того, изредка встречаются отдель-

ные занесенные ветром или птицами растения, существующие на нетронутых пожарами и осушением верховых болотах очень непродолжительное время.

Таким образом, для флоры верховых болот характерно не наличие большого числа особых, свойственных ей форм, а узкий набор видов, образующий здесь все ценозы на огромных площадях и, как следствие своеобразия условий, почти полное отсутствие посторонних, т. н. «случайных» видов. Бедность флоры объясняется генетическими и экологическими причинами.

Полезных растений во флоре верховых болот немного. Огромные запасы сфагновых мхов имеют до сих пор очень ограниченное применение. Наибольшее хозяйственное значение имеют ценные ягодные растения — клюква обыкновенная и морошка, в меньшей мере брусника и голубика; наибольшие запасы их в краевых частях верховых массивов. Урожайность клюквы на верховых болотах достигает 1200 кг/га, урожайность других ягодников значительно меньше и подвержена сильным разногодным колебаниям. В народной медицине находят применение брусника, багульник, хамедафне и подбел, но лекарственные свойства последних мало изучены. Клюква и сосна имеют значение как витаминоносы.

Попытки обогатить местную флору верховых болот полезными видами (клюква крупноплодная, водяной рис) не дали положительных результатов.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ БОЛОТ

Изучение болотной растительности в различных странах в течение более чем столетнего периода привело к выделению целого ряда количественно и качественно различных категорий растительности, объективное существование которых в природе не вызывает сомнений: а) растительные сообщества или фитоценозы (в узком смысле), б) комплексы растительных сообществ, в) растительность простых болотных массивов, г) растительность болотных систем и д) растительность болотных районов и областей. Каждой из этих категорий свойственны определенные размеры, особые ведущие факторы развития, закономерности сложения и взаимосвязей с другими ком-

понентами болотного ландшафта; поэтому и их изучение требует специфических методов и их классификации — дифференцированного подхода. Из этого вытекает, что фитоценологическая классификация не может считаться единственной при описании болот; она пригодна и необходима только для систематизации единиц растительности низшего ранга — фитоценозов.

При выделении низших единиц растительности на основании эдификаторов и доминантов важнейших ярусов получается большое число мелких единиц (социаций в смысле Дю Рие или ассоциаций ряда советских авторов), которые фитоценологически и экологически довольно разноценны, так как комбинации доминантов не всегда и не в одинаковой степени отражают своеобразие ценоза. Таким образом, для выявления ассоциации как основной единицы классификации фитоценозов следует ряд близких социаций объединить на основании их фитоценологического и экологического сходства. Качественное различие ассоциаций выражается, прежде всего, в различных корреляциях между встречаемостью отдельных видов, синузий и ярусов, а также и во взаимоотношениях между растениями и средой. Поэтому для объективного установления ассоциаций наибольшее значение имеют методы, выработанные Л. Г. Раменским, и метод корреляций Р. Туомикоски.

Фитоценозы и единицы их классификации имеют кроме качественной характеристики, и определенные количественные показатели (размеры, встречаемость). Ассоциация имеет свойственные ей количественные показатели только в пределах определенного ареала своего распространения, где условия для ее развития наиболее благоприятны; вне этого ареала ассоциация встречается только фрагментарно. Поэтому при сравнительном изучении ассоциаций определение их количественных характеристик не менее важно, чем установление качественных различий. Каждая ассоциация обладает также своеобразными, но мало изученными характеристиками во времени (продолжительность формирования состава, предельный возраст, скорость восстановления после пожаров и т. д.).

Объединение близких ассоциаций в группы ассоциаций проведено на основании эколого-фитоценологического сходства.

Классификация комплексов растительных сообществ

основывается на единицах, являющихся составными частями комплексов. Выработана схема классификации основных комплексов фитоценозов на основании групп ассоциаций, их составляющих.

Значительный практический интерес представляет вопрос о соотношении единиц растительного покрова и единиц прикладной типологии болот. Геоботаническая классификация растительности является важной основой при построении хозяйственной типологии болот. Однако она все же не может полностью совпадать с последней, так как при выделении типов болот по хозяйственным признакам учитываются, кроме природных факторов, также различные технические и экономические условия. Типы болот (по применяемой в Эстонии типологии) соответствуют по объему в большинстве случаев комплексам растительных сообществ, а в отдельных случаях — группам ассоциаций геоботанической классификации.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Растительные сообщества верховых болот объединены по основным экологическим и фитоценологическим признакам в следующие 5 групп:

- А. Растительные сообщества озерков (т. е. небольших дистрофных вторичных водоемов) — одноярусные ценозы прикрепленных ко дну или плавающих растений.
- В. Растительные сообщества мочажин и понижений, очень гидрофильные, одно- или двухярусные ценозы с затопляемой ризосферой.
- С. Растительные сообщества кочек и гряд — менее влаголюбивые и не затопляемые ценозы, летом с пересыхающим с поверхности моховым ярусом.
- Д. Растительные сообщества болотных лесов — обычно трехярусные, наименее влаголюбивые ценозы, нижние ярусы которых развиваются в условиях затенения древесным ярусом.
- Е. Растительные сообщества гарей — ценозы с простой структурой, но относительно стабильные, возникшие вторично вследствие пожаров из сообществ групп С или Д.

В пределах каждой из этих групп выделены ассоциации, фрагменты ассоциаций (как местных, так и распространенных в соседних болотных областях), и заросли отдельных видов, без выработавшейся структуры. В пределах генетически неоднородных ассоциаций различаются варианты соответственно их различному происхождению.

Список важнейших ассоциаций приведен в табл. 1.

Таблица 1

Важнейшие ассоциации верховых болот

А. Ассоциации озерков.

A₁ Acc. *Sphagnum cuspidatum*

В. Ассоциации мочажин.

B₁ Acc. *Scheuchzeria palustris* — *Sphagna Cuspidata*

B₂ Acc. *Rhynchospora alba* — *Sphagnum balticum*

B₃ Acc. *Sphagnum balticum* — *Sphagnum rubellum*

B₄ Acc. *Sphagnum magellanicum*

С. Ассоциации кочек и гряд.

C₁ Acc. *Calluna vulgaris* — *Sphagnum magellanicum*

C₂ Acc. *Calluna vulgaris* — *Sphagnum fuscum*

C₃ Acc. *Calluna vulgaris* — *Cladinae*

Д. Ассоциации болотных лесов.

D₁ Acc. *Pinus silvestris* — *Calluna vulgaris* — *Sphagnum*

D₂ Acc. *P. silvestris* — *Ledum palustre* — *Sphagnum*

D₃ Acc. *P. silvestris* — *Ledum palustre* — *Pleurozium Schreberi*

Е. Ассоциации гарей.

E₁ Acc. *Calluna vulgaris*

E₂ Acc. *Ledum palustre*

Описание ассоциаций в работе состоит из следующих разделов: синонимика и литературные источники, социации, экотоп, структура и видовой состав, возобновление и генезис. Анализы приведены в сводных таблицах в приложении к работе.

Роль важнейших видов в отдельных наиболее распространенных ассоциациях характеризуется в табл. 2 и 3. В этих таблицах сокращениями обозначены ценотипы: Э — эдификаторы, Д — доминанты отдельных социаций, С — сопутствующие виды, И — инваденты (вторженцы из соседних ценозов). Виды, встречающиеся в ассоциации редко и в незначительном количестве в таблице не приведены. Наличие в ассоциации только ювенильных экземпляров вида (ю) указано в таблице лишь для сосны и березы. Цифрами показаны классы константности (1 — до 20%, 2 — от 21 до 40% и т. д.) основных вариантов ассоциаций при анализах в 1 кв. м.

**Состав древесного и травяно-кустарничкового ярусов
ассоциаций верховых болот**

Группы ассоциаций:	А		В				С		D			E	
Ассоциации:	A ₁	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	C ₂	C ₃	D ₁	D ₂	D ₃	E ₁	E ₂	
<i>Pinus silvestris</i>	—	—	—	—	ю	Д	ю	Д	Э	Э	ю	ю	
<i>Betula pubescens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	С	С	ю	ю	
<i>Andromeda polifolia</i>	И	Д3	Д5	Д5	Д5	Д5	Д5	С5	С3	С4	С4	С3	
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	И2	И2	Д4	Д5	Д5	С3	С2	Э5	С5	
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	И	И1	И1	С2	Д2	Д3	С1	С5	Д4	Д5	С3	Д2	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	И1	И2	Д3	Д3	С4	С2	С3	С2	С1	
<i>Ledum palustre</i>	—	—	—	И1	И1	С4	С1	С4	Д5	Д5	С2	Э5	
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	—	—	—	С1	С1	С2	С3	С2	С1	—	С2	С1	
<i>O. quadripetalus</i>	И	И3	С4	С5	Д5	С4	С2	С4	С5	С2	С2	С1	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	С1	Д2	Д3	С4	Э5	
<i>V. vitis-idaea</i>	—	—	—	—	—	—	—	С2	С2	Д3	С4	Д5	
<i>Carex limosa</i>	Д	Д2	С1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Drosera anglica</i>	С	С2	С3	С2	С1	С1	—	—	—	—	—	—	
<i>D. rotundifolia</i>	—	С1	С2	С3	С3	С5	С3	С3	С1	—	С1	—	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	—	С1	С1	Д4	Д4	Д4	Д5	Д4	С4	С3	С4	С4	
<i>Rhynchospora alba</i>	—	Д2	Д5	С2	Д1	С1	—	—	—	—	—	—	
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	—	И1	И1	И2	Д5	С5	Д5	С5	С4	С4	С3	
<i>Scheuchzeria palustris</i>	Д	Д5	С4	С2	С2	—	—	—	—	—	—	—	

Таблица 3

Состав мохового яруса ассоциаций верховых болот

Группы ассоциаций:	А		В				С		D			E	
Ассоциации:	A ₁	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	C ₂	C ₃	D ₁	D ₂	D ₃	E ₁	E ₂	
<i>Aulacomnium palustre</i>	—	—	—	—	С1	—	—	С1	С1	С1	С1	С1	
<i>Dicranum Bergeri</i>	—	—	—	—	—	Д2	С2	—	—	—	—	—	
<i>D. undulatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	С2	С2	Д4	—	С1	
<i>Hylocomium proliferum</i>	—	—	—	—	—	—	—	С1	С1	Д3	—	С1	
<i>Pleurozium Schreberi</i>	—	—	—	—	—	—	—	С1	С2	Д5	С1	С2	
<i>Pohlia nutans</i>	—	—	—	—	—	—	—	С1	С1	С1	—	—	

Группы ассоциаций :	A					B					C		D			E	
Ассоциации :	A ₁	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	C ₂	C ₃	D ₁	D ₂	D ₃	E ₁	E ₂					
<i>Polytrichum strictum</i>	—	—	—	—	—	C1	C2	C1	C2	C1	D5	D5					
<i>Sphagnum acutifolium</i>	—	—	—	—	—	C1	C1	D1	C1	C1	C2	C2					
<i>S. angustifolium</i>	—	—	—	—	C1	C2	C2	Э4	D5	C3	C3	C2					
<i>S. balticum</i>	C	Э2	Э5	Э5	C3	C2	C1	C1	—	—	C1	—					
<i>S. cuspidatum</i>	Э	Э3	Э1	C1	—	—	—	—	—	—	—	—					
<i>S. Dusenii</i>	Э	Э1	Э1	—	—	—	—	—	—	—	—	—					
<i>S. fuscum</i>	—	—	—	C1	C1	Э5	C4	Э4	D2	C1	C3	C1					
<i>S. magellanicum</i>	C	C1	C2	C2	Э5	C3	C2	Э4	D5	C2	C2	C1					
<i>S. papillosum</i>	—	C1	Э1	C1	C1	—	—	—	—	—	—	—					
<i>S. rubellum</i>	—	—	C1	Э4	C2	C2	C1	—	—	—	—	—					
<i>S. tenellum</i>	—	C1	Э1	C1	—	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Cladonia alpestris</i>	+	—	—	—	—	C2	D4	—	—	—	C1	—					
<i>C. rangiferina</i>	—	—	—	C1	—	C2	D5	C1	C1	C2	C2	C1					
<i>C. squamosa</i>	—	—	C1	C1	—	C1	C1	—	—	—	—	—					
<i>C. silvatica</i> s. l.	—	—	—	—	—	C1	D3	C1	C1	C1	C2	C1					

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И ЕЕ РАЗНОГОДНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Сезонная динамика растительных сообществ верховых болот характеризуется следующими чертами: 1) небольшое число одновременно цветущих массовых видов, дающее возможность выделить соответствующие аспекты: аспект пушицы и хамедафне (в среднем вторая половина апреля — начало мая), аспект подбела и багульника (середина мая — конец июня), аспект без аспективно цветущих растений (июль), аспект вереска (конец июля и август); 2) незначительные физиономические различия облика растительных сообществ в отдельных аспектах (как следствие сравнительно большого числа зимнезеленых растений при незначительном общем числе видов и отсутствия однолетников); 3) сравнительно частое вторичное цветение осенью (особенно подбела, хамедафне) вследствие ранней закладки бутонов на следующий год;

4) длительный период распространения семян у большинства видов (вересковые, вороника, росянки); 5) отсутствие резких колебаний в динамике накопления органических веществ и опадания мертвых частей растений в течение вегетационного периода.

Разногодние изменения в жизни растительных сообществ проявляются: 1) в сдвигах фенологических дат (наиболее значительные — до одного месяца — для ранневесенних явлений у насекомоопыляемых растений), 2) в различиях успешности прохождения отдельных фенофаз или всего годичного цикла, 3) в различиях степени реализации возможностей возобновления. Наибольшие разногодние колебания численности цветущих побегов наблюдались у пушицы, в урожайности плодов — у моршки. Разногодние различия мало влияют на развитие и смены сообществ.

ПРОЦЕССЫ И ФАКТОРЫ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОРЯДКА, ВЛИЯЮЩИЕ НА СТРУКТУРУ И РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ

Различия в способностях к расселению у отдельных видов

Способность заселения вновь возникающих ценозов или освободившихся от растений участков зависит главным образом от величины семенной продукции и способов распространения семян и других диаспор. Из факторов, влияющих на семенную продукцию, изучалось влияние метеорологических условий (заморозков) и опыляющей фауны. При помощи изоляции цветков установлена зависимость продукции семян клюквы, подбела, хамедафне и вереска от опыляющих цветки пчелиных и бабочек.

Урожайность семян на единицу площади хорошо соответствует способам расселения соответствующих видов и, в связи с этим, обеспеченности попадания семян в подходящие для прорастания условия. Наиболее низкая урожайность семян наблюдается у мочажинных растений — гидрохоров, семена которых часто остаются в пределах озерков и мочажин (осока топяная, шейхцерия). С другой стороны, наибольшую урожайность имеют анемохоры, мелкие семена которых разносятся ветром в самые разнообразные условия (вереск, багульник, росянки). На основании коэффициента парусности, наиболее эффек-

тивно расселяющимися анемохорами являются пушица, вагульник и росянки (парусность более 250 см²/г).

Чрезвычайно медленно распространяются и расширяют свой ареал хамедафне и пухонос дернистый, не обладающие хорошими способами расселения. Также морошка, клюква мелкоплодная и растения озерков (кувшинки, кубышки) не встречаются во всех подходящих для них ценозах вследствие крайне случайного расселения их птицами (журавль, утки и др.).

Процесс возобновления и типы популяций

На основании характера возобновления можно важнейших представителей травяно-кустарничкового яруса верховых болот разделить на следующие группы:

1) Травы и кустарнички успешно возобновляющиеся вегетативно при помощи длинных ветвистых корневищ, с незначительным семенным возобновлением, которое часто у них отсутствует. Сюда относятся: шейхцерия, осока топяная, морошка, брусника, подбел.

2) Кустарнички, возобновляющиеся вегетативно при помощи ветвистых надземных побегов. В этой группе имеется целый ряд переходов от кустарничков с чрезвычайно эффективным вегетативным возобновлением (вследствие длинных тонких стеляющихся побегов) при почти полном отсутствии семенного возобновления (виды клюквы, вороника) до видов с ограниченными способностями вегетативного разрастания при обильном семенном возобновлении (вереск, багульник, в меньшей мере хамедафне и голубика). К этой же группе примыкает береза карликовая.

3) Короткокорневищные болотные травы с интенсивным семенным возобновлением (пушица влагилищная, очеретник белый).

4) Многолетние мелкие травы, у которых вегетативное размножение почти отсутствует, но семенное возобновление зато хорошо развито (виды росянок).

При почти полном отсутствии однолетних трав (кроме изредка встречающегося марьянника лугового) на верховых болотах преобладают виды со значительной продолжительностью жизни особей. У последних даже очень редкое, при известных благоприятных обстоятельствах возникающее семенное возобновление может гарантиро-

вать сохранение вида. Очагами семенного возобновления являются участки с мертвым или угнетенным сфагновым покровом, гари и места, «унавоженные» экскрементами птиц. На живом плотном сфагновом покрове встречаются обычно только всходы отдельных видов (росянок, пушицы). Медленное и неодновременное прорастание и длительное сохранение всхожести семян являются для некоторых видов (вороника, клюква) полезными свойствами, обеспечивающими семенное возобновление при наступлении благоприятных условий (напр., после пожаров). Таким образом, несмотря на часто встречающийся регрессивный тип популяций, виды верховых болот возобновляются и сохраняются в ценозах в течение столетий.

Внутриарусные взаимоотношения

Наиболее сильная конкуренция наблюдается в сплошном **моховом ярусе**. Сильной конкурентной способностью отличается *Sphagnum magellanicum*, нарастающий на живой сфагновый покров других видов (*S. balticum*, *S. tenellum*). *S. acutifolium* сильно разрастается при возобновлении сфагнового покрова, вытесняя *Polytrichum strictum* и др. Последний может победить в борьбе со сфагнами только на гарях, а также на муравейниках, где сфагны муравьями измельчаются, а жесткие стебли политрихума временно освобождаются от конкуренции.

Травяно-кустарничковый ярус слагается из двух (в мочажинах и на низких кочках) или трёх (на крупных кочках и в лесных ценозах) подъярусов. В большинстве случаев в сомкнутых ярусах преобладает верхняя смыкаемость (в смысле Б. А. Быкова) растений (напр. у морошки, хамедафне) или группы раскидистых кустарничков чередуются с группами плотнокустистых растений, основная биомасса которых размещается на уровне мохового покрова. Сравнение различных показателей жизнеспособности растений в моно- и полидоминантных ценозах показывает, что в последних морошка и подбел страдают от межвидовой конкуренции в наибольшей степени. Косвенным доказательством напряженной межвидовой конкуренции является здесь сравнительно большое число инвадентов, т. е. растений, избегающих конкуренции путём вторжения в соседние, менее заселенные ценозы,

напр. побеги подбела, хамедафне и других растений по берегам озерков выходят даже в воду.

Древесный ярус разреженный, и в нем внутриярусные взаимоотношения не играют важной роли.

Межъярусные взаимоотношения

Моховой ярус из сфагновых мхов — сильных эдификаторов, создающих своеобразную среду для других растений, оказывает сильное влияние на состав и жизнеспособность других ярусов. Сфагновый покров является предпочитаемым субстратом только для видов клюквы и росянок, в известной мере также для подбела и морошки, для всех других растений сфагновые мхи создают крайне тяжелые условия существования из-за непрерывного прироста и создания рыхлой почвы с очень своеобразным водным и азотноминеральным режимом. Наиболее сильное угнетающее влияние на другие растения имеют не виды со значительным линейным приростом (*S. balticum*, *S. cuspidatum*, в среднем 2—3 см в год), а виды с наибольшим приростом массы (*S. fuscum*, *S. rubellum*), образующие чрезвычайно плотные дерновинки.

Большое значение в развитии ценозов верховых болот имеет часто наблюдаемое явление дегенерации сфагнового покрова вследствие изменений водного режима и других еще не выясненных причин.

Травяно-кустарничковый ярус влияет на моховой ярус главным образом путем затенения (обуславливая этим понижение прироста сфагнов) и приноса сухих листьев и других мертвых частей растений (до 100 г/м² в год).

Древесный ярус, даже несомкнутый, вызывает изменения в других ярусах своим затенением и влиянием на почву. Под деревьями прирост сфагнов задерживается, появляются виды листовых мхов и лишайников, существующие за счет опада, стволы становятся субстратом для лишайников-эпифитов, образуются воронки вокруг стволов — места произрастания печеночников и всходов других растений. Деревья имеют более широкую сферу влияния, так как концентрируют и снова раздают питательные вещества на площади, многократно превышающей проекцию их крон.

Таким образом, возникновение древесного яруса не

только обогащает видовой состав ценозов, но и усложняет и изменяет ход обмена веществ в ценозах.

Биогеоценологический анализ сообществ показывает, что, в отличие от горизонтально замещающих синузий, вертикальные структурные части ценоза (ярусы, пологи) связаны более тесными взаимоотношениями.

ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ МИКРОРЕЛЬЕФА

Микроландшафт (в смысле Е. А. Галкиной) верхового болота состоит обычно из структурных частей — форм микро рельефа (или, короче, микроформ), каковы например, кочки, гряды, мочажины, озерки и т. д. Растительность отдельных микроформ развивается в тесной взаимной зависимости, но по свойственным ей закономерностям. Общее направление ее развития определяется в наибольшей мере водным режимом микроландшафта.

Развитие растительности кочек

Ход развития самых распространенных, с ф а г н о в ы х кочек можно разделить на 3 основные фазы: 1) фаза голых сфагновых кочек, развитие которых определяется прежде всего приростом и густотой сфагновых мхов; 2) фаза более крупных кустарничково-сфагновых кочек, во время которой присоединяется влияние кустарничков и пушицы, образующих «скелет» кочки; 3) фаза древесно-сфагновых кочек, т. е. фаза заселения кочек сосной; последняя задерживает рост сфагнов под своей кроной и кочка приобретает форму кругового валика, разделяющегося впоследствии на новые кочки. Дальнейшее развитие кочек зависит в значительной степени от продолжительности жизни, жизненного состояния и возобновления кустарничков и сосны.

Со временем кочки могут, расширяясь, соединяться, образуя валы (гряды), или распадаться на части.

С каждой стадией развития кочек все сильнее действуют также факторы, ограничивающие рост или даже приостанавливающие дальнейшее развитие положительных микроформ (дегенерация сфагнов, затенение их растениями верхних ярусов, лимитирующее действие

ограниченного капиллярного поднятия воды и т. д.). Таким образом, рост кочек создает и причины их разрушения.

Развитию пушицевых кочек содействуют факторы, задерживающие рост сфагновых мхов: пожары, водная эрозия, сильные колебания уровня воды и др.

Политриховые (на муравейниках), дикрановые (под соснами) и другие типы кочек не имеют в развитии растительности существенного значения.

Развитие растительности мочажин и озерков

Развитие растительности в отрицательных формах микрорельефа принципиально отличается от в значительной степени эндодинамичного развития кочек.

Возникновение мочажин и озерков происходит на определенной стадии развития болотного массива и не является прямым следствием «саморазвития» какого-нибудь растительного сообщества в отдельности, как это считали некоторые болотоведы.

По преобладающим ассоциациям, видовому составу и форме можно выделить следующие типы мочажин: 1) молодые пушицевые мочажины с неясными очертаниями, 2) молодые шейхцериевые мочажины блюдцеобразной формы, 3) старые шейхцериевые мочажины ваннообразной формы, 4) озеркообразные мочажины с небольшой водной поверхностью, покрытой сфагнами, 5) водорослевые мочажины, покрытые пленкой водорослей или илом, 6) очеретниковые мочажины, 7) старые пушицевые мочажины с крупными кочками пушицы.

Изучение переходов во времени одних типов в другие привело нас к выводу, что при повышении уровня воды, происходит образование мочажин (и из них озерков) в простейшем случае в порядке следующей смены типов: 1→2→(3)→4. При понижении уровня вод мочажины и неглубокие озерки зарастают сфагнами, шейхцерией и пушицей (сукцессия 4→3→7) или, при дегенерации сфагнового покрова, очеретником и пушицей (4→5→6→7). Так как водный режим болот подвержен постоянно небольшим климатически обусловленным колебаниям вокруг «среднего» состояния, то всегда происходят и переходы одних типов мочажин в другие.

Озерки более стабильны и менее разнообразны, чем

мочажины. Глубина озерков не превышает 2,5—3 метров. Так как дно их не углубляется, а, наоборот, заполняется, можно предполагать, что самые глубокие из них возникли в атлантический период. Небольшие колебания уровня воды на глубокие озерки почти не влияют, и зарастания их, судя по отвесным берегам, как правило, не происходит.

Более мелководные озерки связаны переходными стадиями с мочажинами. У них наблюдается любопытное явление периодического всплывания дна, связанное вероятно с газовым режимом.

Кроме озерков и мочажин, расположение которых на массиве объясняется закономерностями развития гидрографической сети, имеются и образования, возникновение которых вызвано другими причинами. В отдельных случаях причиной образования мочажин или даже небольших озер служили пожары (глубокое выгорание торфа). Также трещины по берегам озер после понижения уровня воды могут быть причиной образования мочажин.

Развитие растительности микроландшафтов

Развитие растительности микроландшафтов является результатом развития растительности слагающих их микроформ под влиянием водного режима и других внешних факторов.

Развитие отдельных типов микроформ протекает в неодинаковой зависимости от ведущих факторов (водный режим, влияние пожаров) и с различной скоростью. Некоторые микроформы (напр., глубокие озерки) вообще весьма стабильны. Поэтому и свойства (признаки) микроландшафтов в целом обладают различной устойчивостью и имеют неодинаковый возраст. Например, ориентация микроформ (особенно озерков) — признак чрезвычайно стабильный, зато степень облесенности гряд, соотношение гряд и мочажин может в течение десятилетий в зависимости от колебаний влажности неоднократно изменяться.

Неодинаковое развитие отдельных частей микроландшафтов следует иметь в виду при их описании, классификации, а также при дешифровании гидрологических условий по аэрофотоснимкам.

Кроме вышерассмотренных вторичных элементов

структуры микроландшафтов, местами имеют значение также первичные элементы (остаточные озера).

Изучение хода развития микроландшафтов требует комплексного подхода, так как здесь проявляются не только закономерности, изучаемые геоботаникой.

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

(ЭКЗОДИНАМИЧЕСКИЕ СМЕНЫ)

Смены растительности под влиянием изменения водного режима

Изменение водного режима может быть причиной обратимых (временных) или необратимых смен растительности. Временные изменения возникают под влиянием метеорологических условий года, или как следствие сплошных рубок в сфагновых сосняках. Медленные необратимые изменения являются последствием изменения условий стока или вековых климатических колебаний. Быстрые изменения водного режима вызываются осушительными работами, пожарами или эрозионными процессами после продолжительных дождей.

При медленных изменениях водного режима характер смены растительности мало зависит от прямой причины этого процесса. Распределяя сообщества в экологический ряд в отношении влажности (главным образом на основании степени гидрофильности доминантов мохового яруса), удастся проследить важнейшие изменения в структуре и составе сообществ при сдвигах водного режима. Так как кроме водного режима, наибольшее влияние на растительность имеют световой режим и трофность почвы, то процесс смены был рассмотрен нами отдельно для 1) лесных (затененных и более богатых) и 2) безлесных, сильно угнетенных сфагнами сообществ.

Изменение климата в течение последних пятидесятишестидесяти лет в сторону потепления явилось причиной понижения грунтовых вод, смены влаголюбивых сообществ менее влаголюбивыми и покрытия некоторых открытых болот разреженным древостоем из сосны.

При осушительных работах происходят те же изменения в более быстрых темпах, но имеются и качественные

различия. Если растительный покров даже и останется нетронутым, развитие отдельных ценозов зависит уже не от положения их на развивающемся болотном массиве со свойственной ему гидрографической сетью, а от расположения их относительно канав. Вблизи канав происходит от прямых воздействий (перемещение почвы, действие воды), а также и от косвенных факторов (оседание торфа, просыхание почвы) значительные изменения среды, обуславливающие возникновение совершенно новых растительных группировок.

Смена растительности при осушении облесенных верховых болот выражается в замещении сфагновых мхов лесными мхами (*Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum* и др.), в уменьшении встречаемости пушицы, клюквы и в увеличении встречаемости брусники и черники при незначительных изменениях доминантов кустарничкового яруса. Со временем верховое болото покрывается сосняком V, а местами и IV класса бонитета.

Осушение глубоководных открытых (безлесных) верховых торфяников не всегда приводит к облесению болота, а иногда образуются вересково-лишайниковые пустоши, на которых лес сам собой не появляется, и где даже лесные культуры удаются лишь после внесения значительных доз удобрений или после обработки и сельскохозяйственного использования почвы.

Изучение отдельных стадий смен растительности при осушении дает возможность использовать растительные сообщества и отдельные виды (напр., клюкву, сфагновые мхи) в качестве индикаторов условий увлажнения и эффективности проведенных мелиоративных мероприятий.

Смены растительности под влиянием изменений богатства почвы

Улучшение условий питания может быть обусловлено 1) превращением имеющихся в почве питательных веществ в более доступные для растений формы (в процессе усиленного разложения торфа) и 2) заносом минеральных веществ из соседних более «богатых» биогеоценозов. Без вмешательства человека трофогенные сукцессии имеют на верховых болотах пространственно и во времени очень ограниченное значение, и в основном связаны с рассмотренными выше изменениями водного режима.

На улучшенное минеральное питание указывают некоторые мезотрофные и мезо-олиготрофные виды (*Sphagnum apiculatum*, *Aulacomnium palustre*, *Mniobryum albicans* и др.) и определенные изменения жизненности болотных видов.

Наиболее сильное влияние на богатство почвы имеют пожары (см. ниже).

Сильное влияние, но на очень ограниченной площади оказывают минеральные вещества, приносимые птицами, особенно крупными или колониально гнездящимися видами. На островах в озерах, где в течение 6 лет гнездятся серебристые чайки, заметно улучшился рост сосен и появились растения-нитрофилы (напр. иван-чай). Значительный прирост отдельных крупных сосен объясняется и в некоторых других местах на болоте тем же фактором.

Влияние пожаров на растительность

Пожары на верховых болотах в сухие периоды — весьма обычное явление. Поэтому трудно найти болотный массив, где не было бы следов прежних пожаров. Пожары — важнейший фактор, влияющий на развитие растительности верховых болот.

Восстановление растительности после пожара изучалось на горях различной давности (1, 2, 3, 4, 5, 10, 15, 20 и более 25 лет).

В первые годы после пожара наблюдается чрезвычайно интенсивный рост и обильное плодоношение пушицы и подбела; появляются растения пожарщиц — некоторые мхи и иван-чай.

Следующая стадия (4—5 лет спустя после пожара) характеризуется сплошным покровом выросшего из семян вереска и (на окраинах) хорошим ростом и плодоношением кустарничков — багульника, хамедафне и голубики. Следует продолжительный период стабилизации растительного покрова, хотя следы пожара (обеднение видового состава, сухостой сосны, обилие березы пушистой и вереска и др.) сохраняются еще в течение 3—4 десятилетий. Особенно значительные изменения наблюдаются в моховом ярусе: растения пожарщиц исчезают через 2—3 года; их сменяет покров из политрихума *Polytrichum strictum*, или на более уплотненной почве — из лишай-

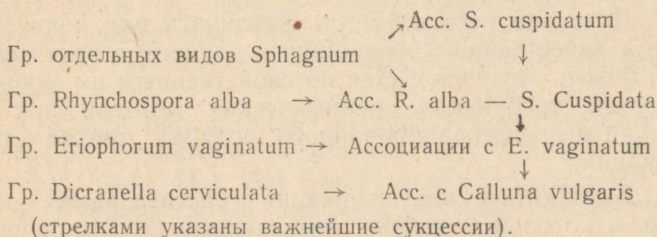
ников. При более влажных условиях восстанавливается сфагновый покров, состоящий вначале главным образом из *Sphagnum acutifolium* и *S. magellanicum*.

Признаки, свидетельствующие о прежних пожарах, встречаются даже в сообществах, считаемых обычно первичными и хорошо выработавшимися (напр. асс. *Calluna vulgaris* — *Sphagnum fuscum*). Детальное исследование последствий пожаров дает возможность более точно расшифровать происхождение и генезис отдельных ценозов.

Изменения растительности в местах разработок торфа и на дорогах по болоту

Ручной способ добычи торфа оставил на болотах многочисленные торфяные карьеры в различных стадиях зарастания, очень затрудняющие дальнейшее использование этих болот.

На дне торфяных карьеров образуются следующие олиготрофные группировки (в порядке уменьшающейся влажности почвы):



Между карьерами (на бровках) преобладают ассоциации осушенных торфяников с сосной и березой пушистой; при нарушенной растительности доминируют политрихум и морощка. Растений, не свойственных верховым болотам, вблизи старых торфяных карьеров очень мало. Большое число таких «чужих» элементов (напр., иванчай, щавель малый, виды кипрея и крестовника и др.) скопляется вокруг сараев для сушки торфа и по дорогам, вследствие применения гужевого транспорта.

На тропах и зимних дорогах, используемых даже с давних пор, неболотные виды появляются только временно и скоро исчезают, не оказывая влияния на естественную растительность. На дорогах по неглубоким тор-

фяникам число занесенных (главным образом лошадью) растений значительно больше.

* * *

Все смены, вызванные вышеописанными факторами, имеют не только качественные, но и количественные различия. По интенсивности произведенных изменений первое место принадлежит осушению, обуславливающему сильные необратимые изменения в растительности. Временные (обратимые) изменения различны также по продолжительности и по площади своего распространения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В выполненной работе проведен анализ видового состава растительности верховых болот и выяснена роль отдельных групп растений в сложении растительного покрова этих болот. Для хозяйственно ценных растений дана общая оценка их запасов.

2. Доказана необходимость различать ряд количественно и качественно отличающихся элементов растительности болот, развивающихся по свойственным им закономерностям, требующих специфических методов при их изучении и дифференцированного подхода при их классификации.

3. Выработана классификация растительных сообществ, в которой социации (выделенные по доминантам отдельных ярусов) объединены на основании эколого-фитоценологических признаков в ассоциации, а последние — в группы ассоциаций. Дается описание 13 наиболее распространенных на болотах восточной части Эстонской ССР ассоциаций.

4. Описана динамика растительности верховых болот во времени, начиная с сезонных изменений и кончая вековыми изменениями в зависимости от колебаний климата. На основании анализа важнейших процессов и факторов, обуславливающих развитие растительных сообществ (процесс распространения и возобновления, межвидовые соотношения, влияние животных в биоценозе, развитие микрорельефа, влияние изменений водного режима и азотно-минерального питания, влияние пожаров и дея-

тельности человека), дана оценка их роли в динамике растительности верховых болот.

5. Изучение характера изменений растительности под влиянием различных факторов дало возможность выявить ряд признаков в растительных сообществах (особенно в их видовом составе), которые могут быть использованы в качестве индикаторов условий среды и показателей изменения последних в прошлом.

* * *

Методика и основные результаты исследования растительных сообществ верховых болот и их динамики опубликованы в следующих работах автора:

1. О методах изучения и использования растительности в качестве индикатора влияния осушения и других изменений среды. Юбилейный сборник Общества естествоиспытателей, Эст. гос. изд., Таллин, 1953, стр. 50—80 (на эстонском языке с резюме на русском языке).

2. О размножении и распространении растений верховых болот при помощи семян. Ежегодник Общества естествоиспытателей 1955, т. 48, Эст. гос. изд., Таллин, 1955, стр. 141—161 (на эст. языке с резюме на русском языке).

3. Опыт определения степени осушения болотных лесов по характеру растительности. Труды Института Леса, т. XXXI, Изд. АН СССР, 1955, стр. 142—148.

4. Руководство к геоботаническому исследованию болот (совместно с Х. Трассе). Брошюра, изд. Общ. Естествоиспытателей, Тарту, 1955, 82 стр. (на эстонском языке с резюме на русском языке).

5. Из исследований болотного ландшафта Эндла. Серия статей в Ежегоднике Общества естествоиспытателей 1957, т. 50, Эст. гос. изд., Таллин, стр. 31—36; 91—93 и 97—114. (на эст. языке с резюме на русском языке).

6. Развитие болот с точки зрения геоботаники и ландшафтоведения. Тартуский государственный университет. Научная сессия, посвященная 40-ой годовщине Великой Октябрьской социалистической революции. Тезисы докладов. Тарту. 1957. стр. 54—55 (на эстонском языке).

7. Объяснение одной особенности верховых болот. Журнал «Ээсти Лоодус» № 2, 1958 (на эстонском языке).

Редактор Х. Трасс

Сдано в набор 6. V 58. Подписано в печать 13. V 58. Формат 54×84^{1/16}. Физ. печ. л. 1,75. Условн. печ. л. 1,43. Учетно-изд. л. 1,6. Тираж 150 экз. МВ-03814. Заказ 1121. Бесплатно.

Типография «Пионер», г. Тарту, Кастани 38.

Бесплатно.

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 00535677 1