

*На правах рукописи*



**Купреев Вадим Эдуардович**

**ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ КАК ОСНОВА АНАЛИЗА  
РАЗНООБРАЗИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ  
ПСАММОФИТНОЙ ТРАВЯНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
ЮЖНОГО НЕЧЕРНОЗЕМЬЯ РОССИИ**

1.5.9. Ботаника

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Брянск – 2025

Работа выполнена на кафедре биологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»

**Научный руководитель:** Семенищников Юрий Алексеевич  
доктор биологических наук

**Официальные оппоненты:** Ямалов Сергей Маратович  
доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории флоры и растительности Федерального государственного бюджетного учреждения науки Южно-Уральского ботанического сада-института Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

**Чередниченко Оксана Владимировна**  
кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и географии растений биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова»

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет», г. Воронеж

Защита состоится «13» марта 2026 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета 24.2.479.01, созданного на базе ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий» по адресу: 450008, г. Уфа, ул. К. Маркса, 12.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», адрес сайта: <http://www.uust.ru>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 202\_\_ г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
к. б. н.



Григориади Анна Сергеевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Инвентаризация и описание регионального разнообразия растительности – важнейшая задача научно обоснованной системы современного хозяйства и охраны природы. Изучение и сохранение растительного покрова – основа стратегии рационального использования природных ресурсов на любом уровне, что отмечено в национальных приоритетах России (Экологическая..., 2002; Стратегия..., 2014; Стратегия и План..., 2014; Плугатарь и др., 2020), программах, соглашениях и конвенциях, имеющих международное значение (Розенберг и др., 2021).

Южное Нечерноземье России (ЮНР) представляет собой природный регион, хорошо изученный в флористическом и геоботаническом отношении. Отдельная составляющая фитоценотического разнообразия этого региона – псаммофитная травяная растительность, которая является важным звеном в сукцессионном преобразовании растительного покрова на песчаных субстратах. Несмотря на значительное количество научных работ по данной тематике, необходимы инвентаризация разнообразия псаммофитных травяных сообществ и выявление экологических особенностей их местообитаний на разных этапах восстановления растительности, моделирование динамических процессов и экологических изменений в ходе сукцессии, оценка роли и перспектив внедрения чужеродных видов в формировании спонтанной псаммофитной растительности и описание механизмов естественной рекультивации земель.

**Степень разработанности темы исследования.** Вопросы изучения разнообразия псаммофитной травяной растительности отражены в многочисленных литературных источниках разного времени. В России она изучена крайне фрагментарно. Исследования относятся к отдельным регионам северо-запада (в том числе приморские регионы), юго-запада и юга России, Поволжья, Южного Урала и юга Сибири, где представлены местообитания с песчаными субстратами. Наиболее детально эта растительность изучена в ЮНР, где ее исследования с начала 1990-х гг. проводились в Брянской области и на сопредельных территориях под руководством А. Д. Булохова (Булохов, 2001, Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009; Клюев, 2011; Кузьменко, 2014; Булохов и др., 2021; и др.).

**Цель работы** – инвентаризация на основе флористической классификации и анализ экологических закономерностей формирования псаммофитной травяной растительности ЮНР.

### **Задачи исследования.**

1. Разработать классификацию растительности с использованием подхода Ж. Браун-Бланке, с использованием статистических мер выявить региональные группы диагностических видов высших синтаксонов, охарактеризовать установленные единицы классификации и выполнить анализ их ценофлор.

2. Выполнить DCA-ординацию установленных синтаксонов для выявления ведущих абиотических факторов, формирующих разнообразие изучаемой растительности.

3. Выявить динамические состояния псаммофитной травяной растительности в синтаксономическом пространстве и дать их сравнительную эколого-флористическую характеристику.

4. Дать оценку природоохранной значимости изучаемой растительности.

**Научная новизна.** Разработана классификация растительности с использованием подхода Ж. Браун-Бланке, выявлены региональные группы диагностических видов высших синтаксонов. Выполнена DCA-ординация установленных синтаксонов и проведен анализ их ценофлор. Установлены динамические состояния псаммофитной травяной растительности в синтаксономическом пространстве. Дана оценка флористических инвазий и природоохранной значимости изучаемой растительности.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные данные могут быть использованы в экологическом моделировании растительного покрова. Сведения по фитоценолотическому и флористическому разнообразию псаммофитной травяной растительности будут включены в единую базу данных по ЮНР с целью обобщения в фундаментальной сводке по растительности России, выявления экологических и ботанико-географических особенностей растительных сообществ данного типа в этом регионе и в Восточной Европе. Результаты исследования используются в учебном процессе в БГУ при преподавании дисциплин: «Фитоценология и география растительности», «Экология популяций и сообществ».

**Методология и методы исследования.** Геоботаническое описание, флористическая классификация растительности (подход Ж. Браун-Бланке) для инвентаризации фитоценолотического разнообразия и синтаксономический анализ, ординация, анализ ценофлор в синтаксономическом пространстве. Методы создания геоботанических баз данных, картографирования, изучения динамики растительности и статистического анализа геоботанических данных.

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

1. Абиотические факторы, выявленные методом DCA-ординации на основе инструментальных измерений факторов среды и их оценки с помощью экологических шкал, на статистически значимом уровне определяют дифференциацию союзов псаммофитной травяной растительности, объединяющих 19 ассоциаций и входящие в них единицы класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis*.

2. По данным ботанико-географического и эколого-биологического анализа ценофлор союзов, псаммофитные травяные сообщества представляют ксерофитную интразональную растительность на градиенте от юга таёжной до широколиственнолесной зон.

3. Псаммофитная травяная растительность характеризуется сложной сукцессионной динамикой, которая реализуется в виде 3 стадий в местообитаниях 6 вариантов. Ценофлоры сообществ на выявленных стадиях сукцессии имеют различия на статистически значимом уровне по общему проективному покрытию, флористической насыщенности, выровненности обилия, а местообитания – по отдельным экологическим факторам.

**Личный вклад соискателя.** Автором определены цели и задачи работы, проведены экспедиционные исследования на территории 5 субъектов РФ. Все результаты, представленные в работе, получены лично соискателем или при его непосредственном участии в период с 2018 по 2024 гг. Выполнены геоботанические описания растительности, разработана её классификация, выполнены её

ординация и анализ ценофлор синтаксонов. Доля участия в подготовке и написании совместных публикаций пропорциональна числу авторов.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов и обоснованность защищаемых положений подтверждены большим массивом собранных и проанализированных полевых данных, применением современных методов обработки флористической и фитоценологической информации и статистических методов ее анализа. Материалы диссертации были представлены на 10 научных мероприятиях в России и за рубежом (Санкт-Петербург, 2018, 2022 гг.; Калуга, 2018 г., Звенигород, 2019 г.; Брянск, 2020, 2022 гг.; Гомель, 2020 г.; Ялта, 2021 г.; Заповедный, 2024 г.; Орёл, 2024 г.). Зарегистрирована база данных «Геоботанические описания псаммофитной травяной растительности юго-запада России», свидетельство о госрегистрации: RU 2025621487 от 02.04.2025.

**Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.** Работа выполнена при поддержке гранта РНФ №24-24-00167 «Моделирование динамики и разнообразие псаммофитной травяной растительности при естественной рекультивации песчаных земель на юго-западе России», Госконтрактов с Департаментом природных ресурсов и экологии Брянской области №16/20 от 19.05.2020, №03/21 от 13.04.2021, №05/23 от 21.03.2023 на тему «Выполнение НИР по мониторингу краснокнижных видов растений и животных в рамках ведения Красной книги Брянской области». Материалы исследования использованы при подготовке раздела по классу *Koelerio-Corynephoretea canescentis* в готовящейся к изданию фундаментальной сводке по растительности России (Плугатарь и др., 2020).

**Публикации.** Научные результаты по теме диссертации изложены в 17 публикациях, среди которых 4 статьи, опубликованных в научных изданиях из Перечня российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, 4 статьи в изданиях, включенных в международные базы данных Web of Science, Scopus, 3 статьи в изданиях, входящих в базу данных РИНЦ.

**Объём и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, списка цитированной литературы (442 наименования в отечественных и зарубежных изданиях) и 5 приложений. Работа изложена на 367 страницах машинописного текста и включает 43 иллюстрации (12 таблиц и 31 рисунок).

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю – д. б. н., профессору кафедры биологии БГУ Ю. А. Семенищенкову, профессору кафедры биологии – д. б. н. А. Д. Булохову и её сотрудникам – д. б. н., доценту Н. Н. Панасенко, к. б. н., доценту А. В. Харину за помощь и поддержку во время обучения в аспирантуре БГУ; д. б. н., вед. н. с. лаборатории экологии широколиственных лесов ФГБУН Институт лесоведения РАН Е. Э. Мучник (Московская обл.) за идентификацию лишайников и участие в совместных экспедиционных исследованиях; к. б. н., зам. начальника отдела мониторинга биоразнообразия ГБУ Калужской обл. «Дирекция парков» В. В. Телегановой (г. Калуга) за идентификацию мохообразных, организацию экспедиционных исследований и участие в них; к. б. н., зам. директора по экопросвещению

и туризму ГБУ Орловской обл. «Дирекция особо охраняемых природных территорий» М. Н. Абадоновой (Орловская обл.), д. б. н., зав. кафедрой биологии Тульского госуниверситета Е. М. Волковой (г. Тула), к. б. н., специалисту Брянского филиала ФГБУ «ФНИИЗЖ» А. В. Шапурко (г. Брянск) за участие в полевых исследованиях псаммофитной растительности; д. б. н. А. Г. Цурикову, профессору ГГУ им. Ф. Скорины (Республика Беларусь, г. Гомель) за идентификацию отдельных образцов лишайников.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Общие представления о псаммофитной травяной растительности и подходах к её изучению

В главе даётся обзор исследований псаммофитной травяной растительности Европы и России, где представлены местообитания с песчаными субстратами. Анализ многочисленных работ по теме исследования показывает фрагментарную изученность этой растительности на территории страны, за исключением ЮНР.

### Глава 2. Природные условия района исследования

В главе дается подробная характеристика природных условий региона, который расположен в пределах Брянской, Калужской, Курской, Орловской, Смоленской и Тульской областей России; для анализа использованы геоботанические описания из Московской обл. и бассейна р. Западная Двина в Смоленской обл.

Климат района исследования умеренный континентальный с умеренно-мягкой зимой и тёплым летом (Климатические..., 2023) и соответствует Dfb-типу (Kottek et al., 2006): снежный, полностью влажный с тёплым летом.

По физико-географическому районированию Нечерноземного центра (Карта..., 1960; Физико-географическое..., 1963), территория ЮНР лежит в пределах Днепровско-Деснинской провинции, юго-западной части Смоленско-Московской провинции, центральной и западной частей Средне-Русской провинции широколиственных лесов (Карта..., 1960).

По ботанико-географическому районированию (Растительность..., 1980; Семенищенков, 2018), в пределах района исследования проходят границы Валдайско-Онежской (Североевропейская таежная провинция, Евразийская таежная область), Полесской и Среднерусской (Восточноевропейская широколиственнолесная провинция, Европейская широколиственнолесная область) подпровинций. Зональной растительностью в северо-западной и северной частях являются широколиственные леса с участием ели и еловые леса неморального состава; в юго-восточной и восточной частях – широколиственные леса без участия ели.

Естественные местообитания с песчаными субстратами представлены на задровых равнинах, песчаных террасах крупных рек, где господствуют сосновые леса союза *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libb. 1933) W. Mat. 1962 nom. conserv. propos., на месте этих лесов после сплошных рубок сосны с уничтожением живого наземного покрова, на незатапливаемых или краткосаливаемых песчаных гривах в речных поймах, на распаханых, вскрытых, насыпанных при строительстве песках, по песчаным карьерам, на вырубках под линиями электропередачи, по старым заброшенным песчаным автодорогам и железнодорожным насыпям, на зарастающих залежах и пастбищах с песчаными и супесчаными почвами.

### Глава 3. Материалы и методы исследования

**Сбор геоботанических материалов.** Автором была проведена унификация методики исследования растительности, выполнены подбор картографического материала по исследуемому региону, определение его территориальных границ, планирование экспедиционных маршрутов. На основе анализа доступных космоснимков, находящихся в открытом доступе (<https://www.bing.com/maps/>; <https://www.google.ru/maps/>; <https://yandex.ru/maps/>), топографических карт субъектов РФ масштаба 1:100000 и 1:200000, литературных данных с географической привязкой опубликованных геоботанических описаний были выявлены местообитания с песчаными субстратами. Было проведено геоботаническое и экологическое описание растительных сообществ в выявленных местонахождениях. Все доступные геоботанические описания были обобщены в виде электронной пополняемой базы данных в программе Juice (Tichý, 2002).

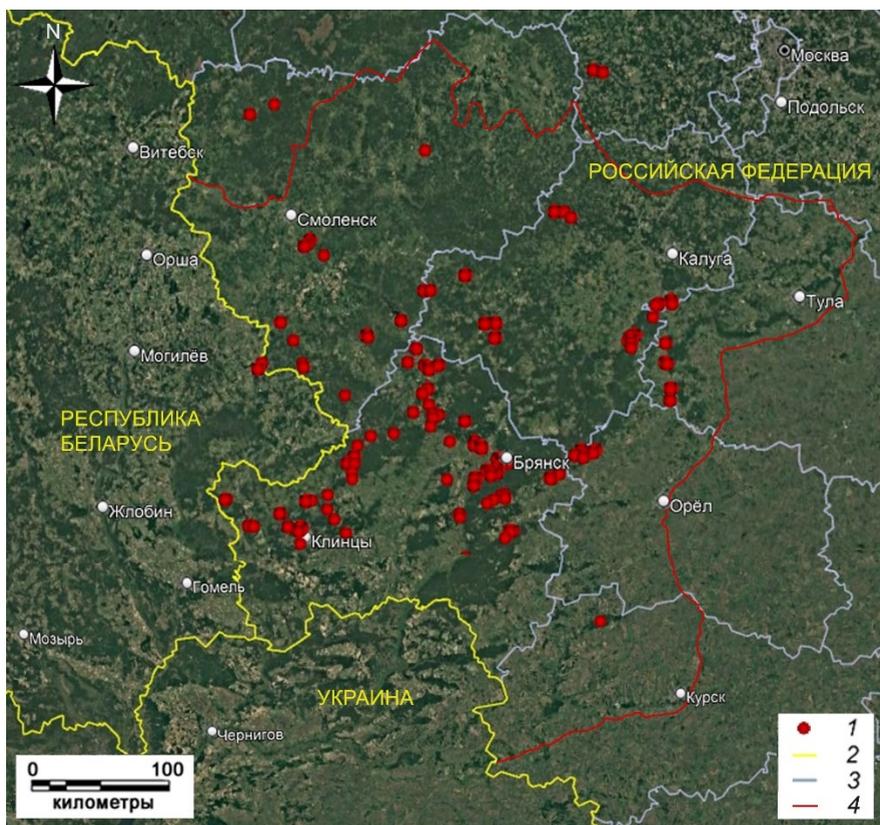


Рис. 1. Район исследования и локализация геоботанических описаний в базе данных по псаммофитной травяной растительности ЮНР. Обозначения: 1 – пункты описаний, 2 – государственные границы, 3 – границы субъектов Российской Федерации, 4 – граница района исследования. Картографическая основа: <https://www.google.ru/maps/>, WGS84.

База включает 711 описаний, выполненных на площади  $10 \times 10$  м ( $100 \text{ м}^2$ ) в однородных по рельефу местообитаниях с песчаными субстратами в Брянской (456 описаний), Калужской (102), Курской (13), Московской (8), Орловской (31), Смоленской (55), Тульской (44) областях; из них 90 – на 17 карьерах и прилегающих к ним территориях в Брянской, Калужской, Смоленской и Тульской областях. Исследования проведены на территории ООПТ федерального значения: национальных парков «Орловское полесье» (Орловская обл.), «Угра» (Калужская обл.), биосферного резервата «Неруссо-Деснянское Полесье», заказника «Клетнянский» (Брянская обл.) и ООПТ регионального значения. Лично автором и при его участии выполнены 345 описаний.

Названия сосудистых растений даны по базе «Plants of the World...» (<https://powo.science.kew.org/>). Названия мохообразных приведены по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), лишайников – согласно обновляемой сводке (Westberg et al., 2021). Все определённые образцы сосудистых растений, лишайников и мохообразных хранятся в Гербарии БГУ (BRSU).

В местах геоботанических описаний выполнен отбор проб песка в соответствии с ГОСТ 23740-79 для последующего гранулометрического анализа на основе модуля крупности песка (ГОСТ 8736-2014). Определение pH и минерализации водной вытяжки верхней корнеобитаемой части субстрата проведено в соответствии с ГОСТ 26423-85 с помощью кондуктометра Hanna HI 98129.

**Классификация растительности** разработана на основе подхода Ж. Браун-Бланке. Для новых синтаксонов было проведено эколого-флористическое сравнение с известными синтаксонами из России и Европы. Принадлежность ассоциаций высшим единицам (классам, порядкам, союзам) указана в соответствии с современной иерархической системой флористической классификации растительности Европы (Mucina et al., 2016). К неранговым единицам – «сообществам» в составе класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis* отнесены, как правило, пионерные и маловидовые или флористически неполночленные сообщества на начальных стадиях сукцессии и монодоминантные фитоценозы, сформировавшиеся после антропогенного нарушения псаммофитной растительности. Кластерный анализ ценофлор проведён в программе PC-ORD 5.0 (McCune, Mefford, 2006). Выполнена ревизия всех указанных в литературе для района исследования синтаксонов псаммофитной травяной растительности. Выявлены и исправлены синтаксономические ошибки в соответствии с Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021).

Для синтаксонов рангов порядков и союзов установлены региональные комбинации диагностических таксонов. Для этого для всех таксонов в соответствующих выборках описаний были определены постоянство и верность с использованием статистического  $\phi$ -коэффициента (Chytrý et al., 2002) в программе Juice. Виды с постоянством более 20% в выборках и значением  $\phi$ -коэффициента более 20 ( $p < 0.01$ ) рассматривались как дифференцирующие. Из них были составлены диагностические комбинации; некоторые виды не были отнесены к ним по причинам, которые поясняются в тексте.

Характеризующие таблицы синтаксонов приведены в Приложении 1; синоптические таблицы союзов – в Приложении 2; картосхемы распространения сообществ синтаксонов, выполненные с использованием программы MapInfo Professional v. 2021.1, – в Приложении 3.

Экологические режимы местообитаний по ведущим экологическим факторам определены с использованием шкал Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1992) и Е. Ландольта (Landolt, 1977). Достоверность различий значений факторов для ценофлор установлена критерием Краскера-Уоллиса в программе Statistica 10.0. DCA-ординация растительности (бестрендовый анализ соответствий) проведена с использованием программного пакета R 4.5.2 (<https://www.r-project.org/>), интегрированного с программой Juice. Расчёт корреляции векторов экологических факторов, видового богатства сообществ и осей ординации на основе коэффициента Кендалла выполнен в программе PC-ORD 5.0.

**Анализ ценофлоры.** Таксономический, эколого-биологический и ботанико-географический анализы ценофлоры выполнены методом спектров (по: Булохов, 2004) с использованием программы Indicator для MS Excel (Булохов, Семенищенков, 2006). Выявлены чужеродные виды в сообществах псаммофитной травяной растительности. Их верность синтаксоном определена с использованием  $\phi$ -коэффициента в программе Juice. Установлена активность изучаемых видов в ценофлорах синтаксонов по шкале: малоактивные (отмечены в ценофлоре до 1/3 синтаксонов – 1–13), активные (от 1/3 до 2/3 синтаксонов – 14–27), очень активные (более 2/3 синтаксонов – 28–43) (Купреев, Холенко, 2023).

**Анализ динамических состояний.** Для каждого сообщества определялось динамическое состояние по оригинальной методике, описанной в главе 6, с последующим общим анализом.

Дана **природоохранная оценка** растительности на основе встречаемости в сообществах редких в субъектах РФ в пределах района исследования видов растений, мхов и лишайников.

## Глава 4. Синтаксономия псаммофитной травяной растительности ЮНР

**4.1. Классификация растительности.** Псаммофитная травяная растительность ЮНР представлена 19 ассоциациями, 4 субассоциациями, 12 вариантами в составе 2 подсоюзов, 3 союзов, 2 порядков и 13 неранговыми сообществами класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941, объединяющего травяные сообщества на сухих песчаных почвах и субстратах с каменистыми обнажениями умеренного и бореального поясов Европы, островов Северной Атлантики и Гренландии (Mucina et al., 2016). Автором установлены 17 новых синтаксонов, в том числе 4 ассоциации, 2 субассоциации, 11 вариантов и 13 неранговых сообществ.

### Перечень синтаксонов псаммофитной травяной растительности ЮНР

Класс *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941

Порядок *Corynephoretalia canescentis* Klika 1934

Союз *Corynephorion canescentis* Klika 1931

Асс. *Agrostio vinealis-Corynephoretum canescentis* Bulokhov 2001

Варианты: *typica* [1], *Bassia laniflora* [2], *inops* [3]

Союз *Koelerion glaucae* Volk 1931

Асс. *Agrostio vinealis-Festucetum pseudovinae* Bulokhov 2017 [4]

- Acc. *Astragalo arenarii–Armerietum elongatae* Bulokhov 2001 [5]  
 Acc. *Diantho borbasii–Festucetum polesicae* Bulokhov et Petrenko 2017 [6]  
 Acc. *Koelerio glaucae–Agrostietum vinealis* Bulokhov 2013 [7]  
 Acc. *Koelerio glaucae–Plantaginetum arenariae* Bulokhov et Petrenko 2022  
 Варианты: *typica* [8], *inops* [9]  
 Acc. *Polytricho piliferi–Koelerietum glaucae* Bulokhov 2001  
 Варианты: *typica* [10], *Cladonia arbuscula* [11], *Dianthus arenarius* [12], *Jurinea cynaoides* [13], *Festuca polesica* [14]  
 Acc. *Verbasco lychithis–Chondriletum junceae* Bulokhov, Ivenkova et Panasenko 2020 [15]  
 Порядок *Trifolio arvensis–Festucetalia ovinae* Moravec 1967  
 Союз *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* Moravec 1967  
 Acc. *Achilleo nobilis–Festucetum trachyphyllae* Kupreev, Semenishchenkov et Volkova 2024 [16]  
 Acc. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris* Bulokhov in Bulokhov, Kupreev, Semenishchenkov et Kharin 2024  
 Субасс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris typicum* Bulokhov, Kupreev, Semenishchenkov et Kharin 2024  
 Варианты: *typica* [17], *Helichrysum arenarium* [18]  
 Субасс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris trifolietosum pratensis* Bulokhov, Kupreev, Semenishchenkov et Kharin 2024 [19]  
 Acc. *Berteroo incanae–Hieracietum umbellati* Kupreev, Semenishchenkov et Volkova 2024 [20]  
 Acc. *Helichryso arenarii–Poetum compressae* Semenishchenkov et Kupreev 2023 [21]  
 Acc. *Jasiono montanae–Festucetum ovinae* Klika 1941  
 Варианты: *typica* [22], *Trifolium arvense* [23]  
 Acc. *Jasiono montanae–Oenotheretum biennis* Kuzmenko 2017 [24]  
 Acc. *Jasiono montanae–Thymetum serpylli* Bulokhov 2019 [25]  
 Acc. *Sileno pratensis–Artemisietum campestris* Bulokhov 2022  
 Варианты: *typica* [26], *Rumex thyrsoiflorus* [27]  
 Acc. *Polytricho juniperini–Viscarietum vulgaris* Kupreev, Semenishchenkov et Volkova 2024 [28]  
 Acc. *Thymo ovati–Agrostidetum vinealis* Averinova in Poluyanov et Averinova 2012 nom. inval. [29]  
 Acc. *Veronico arvensis–Herniarietum glabrae* Kuzmenko 2017 [30]  
 Неранговые сообщества класса *Koelerio–Corynephoretea canescentis*: *Achillea millefolium*, *Anthyllis vulneraria*, *Artemisia campestris*, *Bromus tectorum*, *Calamagrostis epigejos*, *Calluna vulgaris*, *Carex hirta*, *Elytrigia repens*, *Erigeron canadensis*, *Festuca arundinacea*, *Lolium perenne*, *Polytrichum piliferum*, *Rumex acetosella*.

Дендрограмма флористического сходства синтаксонов на уровне варианта (ассоциации и субассоциации, для которых не установлены варианты, рассматриваются в качестве типичных вариантов этих синтаксонов) подтверждает правильность синтаксономических решений и демонстрирует дифференциацию 3 союзов псаммофитной травяной растительности: *Corynephorion canescentis* (I, синтаксоны 1–3), *Koelerion glaucae* (III, 4–15) и *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* (II, 16–30) (рис. 2). В соответствии с кластерным анализом союз *Corynephorion canescentis* оказался ближе по ценофлоре союзу *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* из другого порядка, однако в целом это сходство невысокое (рис. 2). На основании сравнительного анализа принято решение об объединении синтаксонов, ранее относившихся к союзам *Armerion elongatae* Pötsch 1962 (5) и *Koelerion glaucae* (4–15), в составе последнего в связи с высокой общностью

ценофлор и возникшими трудностями в флористической дифференциации и выборе региональных диагностических видов союза *Armerion elongatae*. Показательной является флористическая близость синтаксонов, описанных в антропогенных местообитаниях – на железнодорожных насыпях – асс. *Agrostis vinealis*–*Festucetum pseudovinae* (4) и *Verbasco lychiithis*–*Chondriletum junceaе* (15), которые формируют единую группу и имеют флористические черты антропогенной растительности. Подтверждается флористическая связь «обеднённых» вариантов (*inops*) с типичными вариантами своих ассоциаций (1 и 3, 8 и 9 соответственно).



Рис. 2. Дендрограмма флористического сходства синтаксонов (обозначения – в тексте) псаммофитной травяной растительности (индекс Сьеренсена, метод гибкой беты).

На основании сравнительного анализа составлены следующие региональные группы диагностических видов (д. в.) высших единиц классификации.

Порядок *Corynephoralia canescentis* Klika 1934 – травяная псаммофитная растительность атлантических и субатлантических регионов Западной, Центральной и Восточной Европы. Д. в.: *Agrostis vinealis* (II<sup>23.2</sup>), *Chamaecytisus ruthenicus* (II<sup>24.1</sup>), *Cladonia arbuscula* s. l. (II<sup>29.3</sup>), *Corynephorus canescens* (II<sup>32.1</sup>), *Jurinea cyanoides* (II<sup>32.8</sup>), *Koeleria glauca* (IV<sup>71.0</sup>), *Polytrichum piliferum* (IV<sup>37.4</sup>).

Союз *Corynephorion canescentis* Klika 1931 – травяные псаммофитные сообщества атлантического и субатлантического регионов Западной и Центральной Европы, а также западных субконтинентальных регионов Восточной Европы. Д. в.: *Agrostis vinealis* (III<sup>29.0</sup>), *Corynephorus canescens* (V<sup>93.2</sup>), *Polytrichum piliferum* (IV<sup>24.2</sup>), *Helichrysum arenarium* (V<sup>30.7</sup>), *Pilosella officinarum* (IV<sup>24.4</sup>), *Sedum acre* (III<sup>28.7</sup>).

Союз *Koelerion glaucae* Volk 1931 – травяные ксерофитные сообщества стабилизированных песков с нейтральной реакцией Центральной Европы и западных регионов Восточной Европы. Д. в.: *Chamaecytisus ruthenicus* (II<sup>33.3</sup>), *Cladonia arbuscula* s. l. (II<sup>24.2</sup>), *Dianthus borbasii* (II<sup>32.7</sup>), *Jurinea cyanoides* (II<sup>41.7</sup>), *Koeleria glauca* (V<sup>81.8</sup>).

Порядок *Trifolio arvensis–Festucetalia ovinae* Moravec 1967 – ксеро-мезофитная рудерализованная растительность бедных песчаных почв, сочетающая черты псаммофитной и сухолуговой растительности субконтинентальных регионов Европы. Д. в.: *Achillea millefolium* (IV<sup>50.7</sup>), *Agrostis capillaris* (III<sup>45.1</sup>), *Berteroa incana* (III<sup>20.0</sup>), *Festuca rubra* (II<sup>32.6</sup>), *Galium mollugo* (II<sup>34.2</sup>), *Hieracium umbellatum* (II<sup>24.6</sup>), *Hypericum perforatum* (II<sup>28.7</sup>), *Jasione montana* (III<sup>20.0</sup>), *Pilosella officinarum* (IV<sup>30.6</sup>), *Plantago lanceolata* (II<sup>34.1</sup>), *Poa angustifolia* (III<sup>39.8</sup>), *Potentilla argentea* (IV<sup>31.1</sup>), *Rumex thyrsiflorus* (II<sup>23.1</sup>), *Scleranthus perennis* (II<sup>20.0</sup>), *Trifolium arvense* (II<sup>20.0</sup>).

Союз *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* Moravec 1967 – бореомонтанные мезо-ксерофитные травяные сообщества на кремнистых слабообразованных скелетных почвах Центральной и Восточной Европы, Британских островов и Фенноскандии. Д. в.: *Achillea millefolium* (IV<sup>49.4</sup>), *Agrostis capillaris* (III<sup>45.2</sup>), *Berteroa incana* (III<sup>20.0</sup>), *Festuca rubra* (II<sup>24.3</sup>), *Galium mollugo* (II<sup>37.4</sup>), *Hieracium umbellatum* (II<sup>24.6</sup>), *Hypericum perforatum* (II<sup>25.0</sup>), *Jasione montana* (III<sup>20.0</sup>), *Pilosella officinarum* (IV<sup>20.0</sup>), *Plantago lanceolata* (II<sup>37.8</sup>), *Poa angustifolia* (III<sup>39.8</sup>), *Potentilla argentea* (IV<sup>26.8</sup>), *Trifolium arvense* (II<sup>20.0</sup>).

**4.2. Ординация растительности.** DCA-ординация выполнена на уровне вариантов. В автореферате приведена диаграмма DCA-ординации синтаксонов союза *Koelerion glaucae* (рис. 3); для союза *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* и неранговых сообществ они приведены в главе 4. Для союза *Corynephorion canescentis*, представленного единственной ассоциацией, ординация не проводилась. Параметры осей ординации приведены в главе 4.

**Союз *Koelerion glaucae*.** Синтаксоны союза эколого-флористически дифференцированы в разной степени; экологические пространства многих из них существенно перекрываются (рис. 3). В большой мере отличаются от других две ассоциации: *Agrostio vinealis–Festucetum pseudovinae* (1) и *Verbasco lychithis–Chondriletum junceae* (12), описанные на небольшом количестве описаний. Их ценофлоры сочетают черты классов *Koelerio–Corynephoretea canescentis* и *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951. Также в большой мере своеобразны варианты асс. *Koelerio glaucae–Plantaginetum arenariae* (5, 6), которые тоже известны из антропогенных местообитаний. В целом является проблемным вопрос отнесения антропогенно нарушенных сообществ и фитоценозов в антропогенных местообитаниях к известным союзам псаммофитной травяной растительности. Высокую эколого-флористическую общность имеют варианты асс. *Polytricho piliferi–Koelerietum glaucae* (7–11), что делает правомерным рассматривать их в пределах одной ассоциации. Ординация продемонстрировала эколого-флористическую близость к ним сообществ с участием *Armeria maritima* s. l. (2) в районе исследования. Ось DCA1 с наибольшей нагрузкой и длиной можно интерпретировать как комплексный градиент богатства минеральным азотом (значение коэффициента Кендала –  $K_k = 0.447$ ), влажности ( $K_k = 0.322$ ) и гранулированности ( $K_k = 0.361$ ) субстрата и континентальности ( $K_k = -0.212$ ). Ось DCA2 – освещённости ( $K_k = -0.341$ ) и коррелирует с градиентом видового богатства ( $K_k = -0.208$ ). Ось DCA3 – температуры ( $K_k = -0.350$ ) и кислотности субстрата ( $K_k = -0.227$ ). Все анализируемые факторы вносят вклад на статистически значимом уровне ( $p < 0.05$ ) в дифференциацию синтаксонов союза (табл. 4).

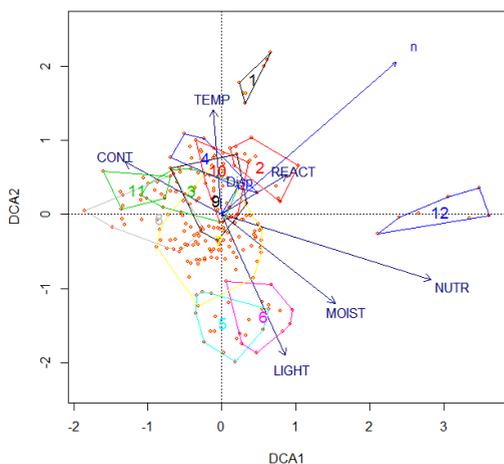


Рис. 3. Диаграмма DCA-ординации псаммофитных травяных сообществ союза *Koelerion glaucae*.

Обозначения синтаксонов:  
 1 – асс. *Agrostio vinealis*–*Festucetum pseudovinae*; 2 – асс. *Astragalo arenarii*–*Armerietum elongatae*; 3 – асс. *Diantho borbasii*–*Festucetum polesicae*; 4 – *Koelerio glaucae*–*Agrostietum vinealis*; 5, 6 – асс. *Koelerio glaucae*–*Plantagnetum arenariae*: 5 – вар. *typica*, 6 – вар. *inops*; 7–11 – асс. *Polytricho piliferi*–*Koelerietum glaucae*: 7 – вар. *typica*, 8 – вар. *Cladonia arbuscula*, 9 – вар. *Dianthus arenarius*, 10 – вар. *Jurinea cyanoides*, 11 – вар. *Festuca polesica*; 12 – *Verbasco lychithis*–*Chondrillellum junceaе*.

Обозначения векторов экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещённость, MOIST – влажность субстрата, NUTR – богатство субстрата минеральным азотом, REACT – кислотность субстрата, TEMP – температурное число (определены по шкалам Элленберга); Disp – гранулированность субстрата (по шкале Ландольта).

**Союз *Hyperico perforati*–*Scleranthion perennis*.** Факторы кислотности, богатства минеральным азотом и влажности, а также гранулированность субстрата вносят заметный вклад на статистически значимом уровне в дифференциацию синтаксонов союза (диаграмма в автореферате не приводится). В условиях наиболее бедных сухих и кислых субстратов формируются сообщества асс. *Jasiono montanae*–*Thymetum serpylli* и *Veronico arvensis*–*Herniarietum glabrae*, а также вар. *Trifolium arvense* асс. *Jasiono montanae*–*Festucetum ovinae*. Наибольших значений по данным факторам достигают некоторые сообщества асс. *Berteroo incanae*–*Hieracietum umbellati* на поздних этапах сукцессии. Следует отметить высокое своеобразие ценофлор асс. *Achilleo nobilis*–*Festucetum trachyphyllae*, *Jasiono montanae*–*Thymetum serpylli* и *Veronico arvensis*–*Herniarietum glabrae*, что в большой мере связано с локальностью выборок описаний этих синтаксонов. Ось DCA1 с наибольшей нагрузкой и длиной можно интерпретировать как градиент континентальности ( $K_k = 0.213$ ). Ось DCA2 – как комплексный градиент влажности ( $K_k = -0.0472$ ), кислотности ( $K_k = -0.388$ ), богатства минеральным азотом ( $K_k = -0.526$ ) и гранулированности ( $K_k = -0.378$ ) субстрата. Ось DCA3 – освещённости ( $K_k = -0.310$ ) и температуры ( $K_k = -0.218$ ).

**Неранговые сообщества.** На песках с реакцией близкой к нейтральной формируются пионерные маловидовые сообщества длиннокорневищных видов *Bromus tectorum*, *Carex hirta* и *Elytrigia repens*, а также отличающиеся своеобразием ценофлоры маловидовые сообщества рыхлодерновиных *Festuca arundinacea* и *Lolium perenne*. Наибольшей континентальностью ценофлор отличаются сообщества боровых пустошей *Calluna vulgaris*, что связано с присутствием ряда бореальных видов, характерных для сосновых лесов,

с одной стороны, и псаммофильных олиготрофов, более южных по происхождению (*Koeleria glauca*, *Jurinea cyanoides* и др.). Наиболее мезофитные условия характерны для местообитаний сообществ *Achillea millefolium* (1), *Anthyllis vulneraria* (2), *Artemisia campestre* (3). Интерпретация осей ординации вызывает трудности, так как некоторые неранговые сообщества объединяют достаточно разнородные как по происхождению, так и по флористическому составу фитоценозы, объединённые сходством доминантов. Единственный фактор, вектор которого на статистически значимом уровне коррелирует с одной из осей (DCA2) – фактор континентальности ( $K_k = -0.130$ ).

Анализ выборок значений баллов по всем 7 экологическим факторам, определённым по шкалам Элленберга и Ландольта (использованы данные по сосудистым растениям) с помощью Н-критерия Краскела-Уоллиса ( $p < 0.001$ ) показал достоверность различий местообитаний синтаксонов.

DCA-ординация с использованием определённых инструментальными методами физико-химических параметров субстрата проведена на уровне союзов псаммофитной травяной растительности на основе 189 геоботанических описаний, для которых эти параметры были определены (рис. 4).

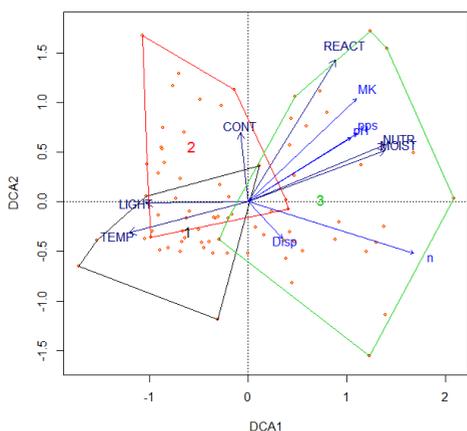


Рис. 4. DCA-ординация союзов псаммофитной травяной растительности.

Обозначения союзов: 1 – *Corynephorion canescentis*, 2 – *Koelerion glaucae*, 3 – *Hyperico perforati–Scleranthion perennis*. Обозначения векторов физико-химических показателей субстрата: МК – модуль крупности, ррт – минерализация водной вытяжки, мг/л; рН – рН водной вытяжки; остальные обозначения – те же что для рис. 3.

Сообщества союзов формируют экологический ряд на комплексном градиенте гранулированности, кислотности и минерализованности субстрата от союза *Corynephorion canescentis* (1) к союзу *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* (3). Сообщества союза *Corynephorion canescentis* (1) распространены в местообитаниях с наиболее мелкозернистым, кислым и наименее минерализованным субстратом. Показательно, что векторы его кислотности и минерализации, определённых инструментальными методами, в большой мере коррелируют с векторами влажности и богатства минеральным азотом, рассчитанным по шкалам Элленберга. Зависимость значений модуля крупности и гранулированности субстрата, рассчитанной по шкале Ландольдта, не выявлена на статистически значимом уровне.

Ось DCA1 можно интерпретировать как комплексный градиент влажности ( $K_k = 0.410$ ), богатства минеральным азотом (0.427), гранулированности ( $K_k = 0.538$ )

субстрата; вдоль данной оси очевиден градиент значений модуля крупности ( $K_k = 0.337$ ) и минерализации водной вытяжки субстрата ( $K_k = 0.305$ ). Вдоль данной оси закономерно изменяется видовое богатство сообществ ( $K_k = 0.453$ ). Ось DCA2 коррелирует с векторами кислотности субстрата, определённой по шкалам Элленберга ( $K_k = 0.547$ ) и pH водной вытяжки субстрата, определённой инструментально ( $K_k = 0.310$ ). Ось DCA3 интерпретировать не представляется возможным.

## Глава 5. Анализ ценофлоры псаммофитной травяной растительности

**5.1. Таксономический анализ.** При проведении анализа ценофлоры растительности рассматривается как совокупность таксонов ценофлор всех 43 синтаксонов ранга ассоциаций, субассоциаций, вариантов и неранговых сообществ.

В приведённых геоботанических описаниях фигурируют 355 видов сосудистых растений в составе 197 родов из 48 семейств. Из них 78 (22.0 %) – однодольные и 272 (76.6 %) – двудольные растения. Голосеменные и споровые растения немногочисленны – 1 (0.3 %) и 4 вида (1.1 %) соответственно. Такое распределение согласуется с данными по таксономическому разнообразию травяной растительности ЮНР и его отдельных регионов (Булохов, 2001; Семенищников, 2009).

Ведущими по количеству видов являются семейства: *Asteraceae* (57 видов – 16.1 %), *Poaceae* (57 – 16.1 %), *Fabaceae* (31 – 8.7 %), *Caryophyllaceae* (26 – 7.3 %), *Rosaceae* (23 – 6.5 %), *Scrophulariaceae* (21 – 5.9 %), *Salicaceae* (11 – 3.1 %), *Polygonaceae* (10 – 2.8 %), *Juncaceae* (10 – 2.8 %), *Apiaceae* (9 – 2.5 %). В составе 10 перечисленных семейств сосредоточено 71.8 % видов ценофлоры (255). Остальные семейства содержат по 1–9 видов (всего 100). Данные пропорции отличают сильно синантропизированные флоры (Шадрин, 2000; Панасенко, 2009), что связано с особенностями местообитаний псаммофитной травяной растительности: сухостью, термофильностью, бедностью и нередко уплотнением субстрата.

Выход на лидирующие позиции семейства *Fabaceae* указывает на определённую термофильность ценофлоры исследуемой растительности, формирующейся в открытых хорошо освещаемых и прогреваемых местообитаниях. Одновременно с этим существенно снижены позиции семейства *Superaceae*, характерного для северных флор (Малышев, 1972; Толмачев, 1974; Хохряков, 2000) и для ЮНР (Булохов, 2001). Перечисленные особенности сближают изучаемую ценофлору с урбанофлорами средней России (Панасенко, 2009).

В геоботанических описаниях указаны 19 видов мохообразных (15 родов). Наиболее значимые преимущественно «ксерофитные» семейства: *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Polytrichaceae*. Среди видов, имеющих наибольшую константность: *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, которые нередко выступают в качестве локальных доминантов в сообществах.

Существенно присутствие лишайников (36 видов, 5 родов), особенно рода *Cladonia* (27 видов). Значительно менее богаты видами еще 4 рода: *Peltigera* (3), *Cetraria* и *Placynthyella* (по 2), *Stereocaulon* (1). Показательным является высокое сходство эпигейной лишайнофлоры псаммофитной травяной растительности и сосновых лесов Брянской области, где выявлены 35 видов напочвенных лишайников из родов *Cladonia* (28 видов), *Peltigera* (3), *Placynthyella* (2), *Cetraria*

и *Trapeliopsis* (по 1) (Мучник и др., 2022). Большинство лишайников псаммофитных травяных сообществ – широко распространённые виды, обитающие на почве, моховых дерновинах, древесине или прикорневых частях деревьев в сосновых и смешанных лесах, на вырубках и пустошах, зарастающих сосной.

**5.2. Эколого-биологический анализ.** Для установления связи между флористическим составом сообществ и экологическими особенностями их местообитаний на уровне союзов проведён анализ спектров жизненных форм сосудистых растений К. Раункиера (Raunkier, 1934), И. Г. Серебрякова (1962) и экобиоморф (Лавренко, Свешникова, 1965). Подробное описание спектров дается в главе 5.

В ценофлорах всех союзов преобладающим типом жизненных форм по Раункиеру являются гемикриптофиты (54.1–65.9 %). Заметно уступают им, но имеют высокую константность, терофиты (14.9–20.2 %), активно распространяющиеся в пионерных сообществах и быстро проходящие жизненный цикл в экстремальных почвенно-грунтовых условиях песков.

В спектрах жизненных форм по И. Г. Серебрякову ведущую роль играют поликарпические стержнекорневые травы (19.4–23.8 %). Достаточно многочисленны монокарпические однолетники (13.5–19.7 %), а также поликарпические длиннокорневищные виды, которые активно расселяются в маловидовых сообществах и нередко формируют облик фитоценозов (11.1–13.8 %). Союз *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* отличает заметная доля короткорневищных видов растений (9.7 %). Обращает на себя внимание заметное присутствие термофильных суккулентов из семейства *Crassulaceae* в ценофлорах союзов *Corynephorion canescentis* (3.2 %) и *Koelerion glaucae* (2.7 %).

Ведущую роль в ценофлорах союзов играют виды мезоморфной экобиоморфы (43.2–52.6 %), максимальная доля которых в ценофлоре наиболее мезофитного союза *Hyperico perforati–Scleranthion perennis*. Большое количество ксероморфных видов хорошо диагностирует местообитания с песчаными субстратами. Наибольшую долю имеют виды этой экобиоморфы в ценофлоре союза *Corynephorion canescentis* (26.3 %). Разнообразны и переходные виды между двумя указанными выше типами: ксеро-мезоморфные (11.5–14.1 %) и мезо-ксероморфные (11.4–12.6 %).

**5.3. Ботанико-географический анализ.** В ценофлоре псаммофитной травяной растительности наиболее многочисленны евро-западноазиатского (24.2–28.1 %) и европейского (24.2–28.1 %) типов ареалов, что согласуется с географическим распространением сообществ. В ценофлорах союзов примерно на одном уровне с высокой константностью встречаются и виды евроазиатского типа ареала (15.6–16.7 %). Лидирующие позиции типов, объединяющих виды с широким распространением, связаны с интразональностью растительности.

Ведущую роль в ботанико-географическом спектре имеют виды полизонального флористического комплекса, которые характерны для интразональной травяной растительности юго-запада России (Булохов, 1992, 2001; Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009; Аверинова, 2010; и др.). Они представлены 7 типами. Наиболее многочисленны виды средиземноморско-бореальной группы, роль которых максимальна в ценофлоре союза *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* (30.4 %). Несколько менее представительны виды субсредиземноморско-температной группы (19.6–23.9 %). Количество видов других групп существенно

ниже (1.0–5.4 %). Такой состав спектра характерен и в целом для травяной растительности ЮНР (Булохов, 2001).

В формировании ценофлоры принимают участие виды 6 геоэлементов, что согласуется с её зональным положением (Булохов, 1992, 2001; Семенищенков, 2009). Хорошо характеризует ксерофитность местообитаний присутствие термофильных субпонтических (12.0–13.2 %) и понтических (2.9–4.9 %) видов. По сравнению с другими союзами, виды суббореального геоэлемента несколько более многочисленны в ценофлоре союза *Koelerion glaucae* (9.3 %), сообщества которого территориально обычно связаны с подтаёжными сосновыми лесами. Участие же бореальных видов, характерных для сосновых олиготрофных лесов, мало во всех ценофлорах. Также отмечена значительная доля свето- и теплолюбивых видов южносибирского геоэлемента в ценофлорах всех союзов (5.9–7.6 %).

Таким образом, ботанико-географический анализ характеризует изучаемую растительность как интразональную, а участие видов отдельных геоэлементов указывает на положение района исследования на градиенте от юга таёжной до широколиственнолесной зон.

#### 5.4. Анализ данных о распространении и натурализации чужеродных видов.

В ценофлорах 93% установленных синтаксонов отмечены 17 чужеродных инвазионных видов растений. К категории *очень активных* относятся *Oenothera biennis* (присутствует в ценофлорах 35 синтаксонов) и *Erigeron canadensis* (32), они широко распространены в местообитаниях с песчаными субстратами. Единственный вид является *активным*: *Erigeron annuus* (27). Все остальные – *малоактивные*.

На статистически значимом уровне верность тому или иному синтаксону проявляют лишь 8 видов. Из них *Bromus tectorum* (V<sup>77.0</sup>), *Erigeron canadensis* (V<sup>27.0</sup>), *Lolium perenne* (3<sup>82.0</sup>) – верные виды одноимённых монодоминантных неранговых сообществ. Кроме того, *Erigeron canadensis* (V<sup>27.0</sup>) активно заселяет пески в долинах рек и на зандровых равнинах, где формируются пионерные сообщества асс. *Agrostio vinealis–Corynephorum canescens*. *Festuca trachyphylla* (V<sup>97.0</sup>) – верный вид ассоциации залежной травяной растительности *Achilleo nobilis–Festucetum trachyphyllae*; *Oenothera biennis* – асс. *Jasiono montanae–Oenotheretum biennis* (V<sup>20</sup>), и, хотя отмечен в ценофлоре 81% синтаксонов, не является для остальных верным на статистически значимом уровне. *Bidens frondosa* (II<sup>37.0</sup>), *Eragrostis albensis* (II<sup>35.0</sup>) и *Xanthium albinum* (II<sup>50.0</sup>) являются верными для неранговых сообществ *Elytrigia repens*, которые формируются на периодически увлажняемых долинных песках, что соответствует экологическим предпочтениям перечисленных видов. Фактически некоторые такие сообщества являются переходными к классу *Bidentetea tripartitae* Tx. et al. ex von Rochow 1951.

Наименьшим разнообразием инвазионных видов характеризуются синтаксоны: асс. *Astragalo arenarii–Armerietum elongatae* (1 вид), асс. *Agrostio vinealis–Festucetum pseudovinae* (1), однако их ценообразователи имеют неясный инвазионный статус. Совершенно не отмечены инвазионные виды в сообществах следующих синтаксонов: асс. *Jasiono montanae–Festucetum ovinae*, вар. *Trifolium arvense*; асс. *Jasiono montanae–Thymetum serpylli*; асс. *Veronico arvensis–Herniarietum glabrae*. Отчасти это может быть объяснено локальными выборками описаний, выполненных в большей мере однородных экологических условиях в отсутствии современных антропогенных нарушений.

Картосхемы обнаруженных местонахождений чужеродных видов в изучаемых сообществах приведены в Приложении 4.

**5.5. Фитосоциологический анализ.** Ценофлора союза *Corynephorion canescentis* отличается наибольшим участием псаммофильных олиготрофных видов класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis*, многие из которых являются характерными для преобладающих среди растительности союза пионерных сообществ и постепенно выпадают в ходе сукцессии. Их количество несколько меньше в ценофлоре союза *Koelerion glaucae*, фитоценозы которого формируются в более широком спектре местообитаний разных динамических состояний, и существенно сокращается в ценофлоре наиболее мезофитного союза *Hyperico perforati-Scleranthion perennis*. В составе последнего значительная доля сообществ на поздних стадиях сукцессии, сопровождающихся мезофитизацией местообитаний; в ценофлоре возрастает участие мезофильных луговых (класс *Molinio-Arrhenatheretea*) и опушечных (класс *Trifolio-Geranietea sanguinei*) видов, которые населяют более мезофитные субстраты, обычно на более поздних стадиях сукцессии. Присутствие видов нарушенных местообитаний класса *Artemisietea vulgaris*, индицирующих открытые хорошо освещаемые и прогреваемые местообитания, как правило, с нарушениями субстрата, также максимально в ценофлоре союза *Corynephorion canescentis*.

#### **Глава 6. Динамические состояния псаммофитной травяной растительности**

На основе сравнительного анализа геоботанических описаний и натуральных наблюдений, проведённых в 2018–2024 гг. составлена шкала динамических состояний псаммофитной травяной растительности в ЮНР. Главные критерии для их выделения: величина общего проективного покрытия, наличие возобновления древесных пород (*Pinus sylvestris* и *Betula pendula*) и жизненные формы пионерных видов, заселяющих первичный субстрат или субстрат после нарушения.

В местообитаниях 6 типов, в которых реализуются сукцессии 6 вариантов (А – злаковый ксерофитный, В – мохово-лишайниковый ксерофитный, С – кустарничковый ксерофитный, D – разнотравно-злаковый ксеро-мезофитный, Е – разнотравно-злаковый мезофитный, F – разнотравный залежный ксерофитный) выделены 5 стадий сукцессии (обозначены арабскими цифрами), завершающейся восстановлением древесных сообществ. На каждой из стадий в перечисленных местообитаниях формируются определённые динамические состояния растительности, которые обозначены в виде шифра: 1А, 1В и т. д. Выявлены динамические состояния, которые соответствуют сообществам установленных ассоциаций псаммофитной травяной растительности (табл.).

Наибольшее количество динамических состояний отмечено для ассоциаций *Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis*, *Diantho borbasii-Festucetum polesicae*, *Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae*, *Jasiono montanae-Festucetum ovinae*. Их сообщества формируются в широком спектре местообитаний, а диагностические черты этих ассоциаций сохраняются в течение нескольких стадий сукцессии. Большим набором динамических состояний характеризуются также неранговые сообщества *Artemisia campestris* и *Calamagrostis epigejos*. Они объединяют разные по генезису, но сходные по доминированию отдельных видов, морфологии и флористическому составу преимущественно вторичные и антропогенные сообщества в местообитаниях разного типа. Единственное динамическое состояние выявлено для асс. *Polytricho juniperini-Viscarietum vulgaris* и *Veronico arvensis-Herniarietum glabrae*, которые

фактически представляют недолговременные стадии сукцессии на залежах, а также асс. *Thymo ovati*–*Agrostidetum vinealis*, известную из единственного местонахождения.

На рис. 5 изображена обобщенная схема начальных стадий сукцессии на примере варианта F на залежи с разнотравно-ястребинковыми сообществами асс. *Berteroo incanae*–*Hieracietum umbellati*. Серыми стрелками показаны процессы, ведущие к смене динамических состояний или их характеристик, стрелкой со штриховкой – переход к динамическому состоянию, не выявленному в массиве анализируемых описаний. Сукцессия реализуется по модели толерантности и идёт в направлении формирования мозаичных сообществ ксеро-мезофитных злаково-разнотравных лугов (наличие дернины) из многолетних псаммофильных олиготрофов и ксеро-мезофитных луговых видов с разным участием мхов и лишайников, с отдельными невысокими деревьями *Pinus sylvestris* (при внедрении сосны на ранних стадиях сукцессии) или *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* (если эти виды внедряются в сообщества позднее) а затем – сосняка разнотравного олиготрофного (в первом случае) или сосняка с березой разнотравного олиготрофного (во втором), который затем преобразуется в сосняк.

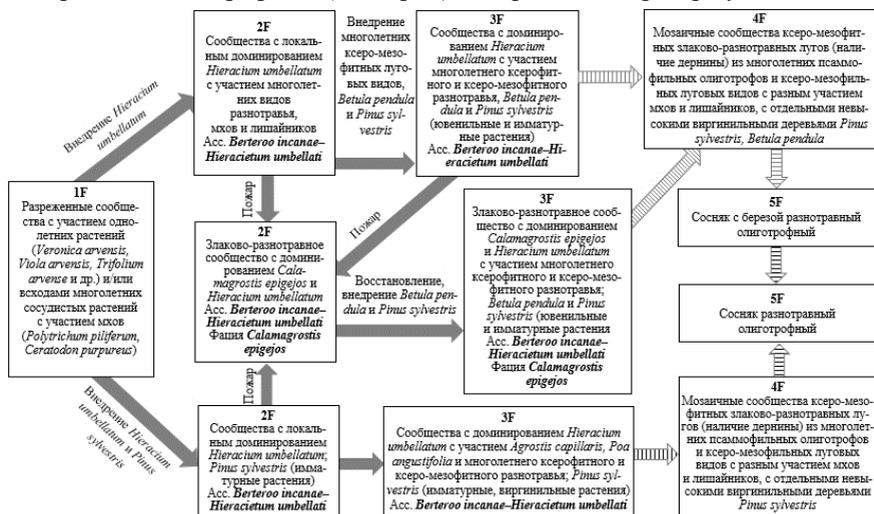


Рис. 5. Схема сукцессии для варианта F с асс. *Berteroo incanae*–*Hieracietum umbellati*.

На каждой стадии возможно возникновение дополнительных динамических состояний, не отраженных на схеме: выпас или выгатывание, как правило, замедляют переход от одной стадии сукцессии к другой, внедрение чужеродных видов может приводить к формированию неюфитных сообществ и др. Схемы сукцессии для остальных вариантов приведены в главе 6.

В пределах каждого типа местообитаний (А–F) было проведено сравнение ценофлор выборок, соответствующих 1, 2 и 3 стадиям сукцессии (сообщества на 4 стадии выявлены не были; древесные сообщества на 5 стадии в нашей работе не изучались) и выявлены следующие закономерности.

Общее проективное покрытие возрастает в сообществах от 1 стадии к 3 в выборках вариантов А, В и F (различия достоверны на статистически значимом

уровне,  $p < 0.05$ ). Флористическая насыщенность (видовое богатство на площадке 100 м<sup>2</sup>) на статистически значимом уровне возрастает в сообществах вариантов А и F. Применительно к варианту А это согласуется с представлением о постепенном заселении первичного субстрата путем заноса диаспор с увеличением флористического разнообразия. В случае варианта F заселение залежей с возрастанием флористической насыщенности происходит как за счёт заноса диаспор, так и из банка семян и вегетативных зачатков, существовавших ранее в субстрате. В остальных вариантах описанная зависимость очевидна, но не может быть статистически подтверждена.

Во всех анализируемых вариантах (А, В, F) отмечено увеличение выровненности обилия видов, определённой с помощью индекса Шеннона-Уивера от 1 стадии сукцессии к 3. Это согласуется с механизмом постепенного возрастания проективного покрытия в местообитаниях этих вариантов, при котором на основе разрозненных разноразмерных группировок растений (низкая выровненность) последовательно создается сомкнутый травяной и/или мохово-лишайниковый покров (более высокая выровненность).

Таблица

Динамические состояния сообществ синтаксонов

| Синтаксоны  | Динамические состояния                 |
|---|--|
| Асс. <i>Agrostio vinealis-Corynephorum canescentis</i>  | 1А, 2А, 3А, 1В, 2В, 3В                 |
| Асс. <i>Agrostio vinealis-Festucetum pseudovinae</i>    | (1А), 2А                               |
| Асс. <i>Astragalo arenarii-Armerietum elongatae</i>     | (1А), 2А, 2В                           |
| Асс. <i>Diantho borbasii-Festucetum polesicae</i>       | 1А, 2А, 1В, 2В, 3В, 2С                 |
| Асс. <i>Koelerio glaucae-Agrostietum vinealis</i>       | (1В), 2В, 3В                           |
| Асс. <i>Koelerio glaucae-Plantaginetum arenariae</i>    | 1А, 2А                                 |
| Асс. <i>Polytricho piliferi-Koelerietum glaucae</i>     | 1А, 2А, 3А, 1В, 2В, 3В                 |
| Асс. <i>Verbascio lychithis-Chondrilletojum junceae</i> | (1А), 2А                               |
| Асс. <i>Achilleo nobilis-Festucetum trachyphyllae</i>   | 2F, 3F                                 |
| Асс. <i>Artemisio campestris-Agrostietum capillaris</i> | 2А, 2Е, 1F, 2F                         |
| Асс. <i>Berteroo incanae-Hieracietum umbellati</i>      | 2F, 3F                                 |
| Асс. <i>Helichryso arenarii-Poetum compressae</i>       | 1Е, 2Е                                 |
| Асс. <i>Jasiono montanae-Festucetum ovinae</i>          | (1А), 2А, 3А, 1В, 2В, 3В, (1F), 2F, 3F |
| Асс. <i>Jasiono montanae-Oenotheretum biennis</i>       | 1Е, 2F                                 |
| Асс. <i>Jasiono montanae-Thymetum serpylli</i>          | (1А), 2А                               |
| Асс. <i>Sileno pratensis-Artemisietum campestris</i>    | 2В, 2F                                 |
| Асс. <i>Polytricho juniperini-Viscarietum vulgaris</i>  | 2F                                     |
| Асс. <i>Thymo ovati-Agrostidetum vinealis</i>           | 2F                                     |
| Асс. <i>Veronico arvensis-Herniarietum glabrae</i>      | 2F                                     |
| Сообщества <i>Achillea millefolium</i>                  | 2F, 3F                                 |
| Сообщества <i>Anthyllis vulneraria</i>                  | 1Е, 2Е                                 |
| Сообщества <i>Artemisia campestris</i>                  | (1А), 2А, 3А, 1Е, 2Е, (1F), 2F         |
| Сообщества <i>Bromus tectorum</i>                       | 1А, 1D                                 |
| Сообщества <i>Calamagrostis epigejos</i>                | 2А, 3А, 2В, 3В, 1D, 2D, 1Е, 2Е, 2F     |
| Сообщества <i>Calluna vulgaris</i>                      | (1С), 2С, 3С, (4С)                     |
| Сообщества <i>Carex hirta</i>                           | 1D, 2D                                 |
| Сообщества <i>Elytrigia repens</i>                      | 1D, 2D                                 |
| Сообщества <i>Erigeron canadensis</i>                   | 1А, 1В, 1D, 2D                         |
| Сообщества <i>Festuca arundinacea</i>                   | (1D), 2D                               |
| Сообщества <i>Lolium perenne</i>                        | (1D), 2D                               |
| Сообщества <i>Polytrichum piliferum</i>                 | 2В, 3В, 2Е, 2F                         |
| Сообщества <i>Rumex acetosella</i>                      | 1В, 2В, 1F, 2F                         |

Примечание: в скобках – возможные динамические состояния, которые не были выявлены среди анализируемых геоботанических описаний.

Анализ изменения богатства субстрата минеральным азотом, рассчитанного по шкалам Элленберга, от 1 к 3 стадии сукцессии показал, что эти различия недостоверны во всех случаях (варианты А, В, F). Такая же ситуация и в отношении кислотности субстрата. Это можно объяснить, высокой общностью ценофлор выборок описаний в пределах всех анализируемых вариантов с подавляющим преобладанием олиготрофных псаммофильных видов, имеющих решающее значение при формировании среднего балла по данным экологическим факторам. Различия по влажности субстрата невелики (в пределах одного балла) и достоверны только для варианта F, то есть влажность субстрата на залежах закономерно возрастает к 3 стадии сукцессии. Это может быть связано с уменьшением испарения с повышением общего проективного покрытия, использованием развивающимися корневыми системами воды из более глубоких горизонтов субстрата, его структурирование, способствующее задержанию влаги, формирование дернины с влагоудерживающими свойствами и т. д.

Выявлены общие закономерности изменения спектров жизненных форм по И. Г. Серебрякову в выборках геоботанических описаний на разных стадиях сукцессии: 1) в качестве пионерных видов, формирующих сообщества на начальной стадии сукцессии, могут выступать виды разных жизненных форм; 2) при реализации сукцессии от 1 стадии к 3 в выборках сообществ всех вариантов снижается доля монокарпических однолетников; 3) общее разнообразие типов жизненных форм увеличивается от 1 к 3 стадии. Закономерности для каждого варианта подробно описаны в главе 6.

### **Глава 7. Природоохранный оценка псаммофитной травяной растительности**

В псаммофитных травяных сообществах ЮНР выявлены 32 вида сосудистых растений, мхов и лишайников, внесённых в красные книги субъектов РФ или утвержденные списки региональных красных книг в регионе: *Achillea nobilis*, *Allium angulosum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Aristolochia clematidis*, *Armeria maritima* s. l., *Astragalus arenarius*, *A. danicus*, *Calluna vulgaris*, *Dianthus arenarius*, *D. borbasii*, *D. fischeri*, *Festuca polesica*, *Helianthemum nummularium*, *Helichrysum arenarium*, *Jovibarba globifera*, *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*, *Lycopodium clavatum*, *Sagina nodosa*, *Scabiosa ochroleuca*, *Sempervivum ruthenicum*, *Silene borysthena*, *Thymus serpyllum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Niphotrichum canescens*, *Cetraria islandica*, *C. subrangiformis*, *C. subulata*, *C. turgida*, *C. uncialis*, *Peltigera malacea*. Большинство этих редких видов реализуют свои фитоценологические связи в сообществах олиготрофных сосновых лесов и на их опушках.

Обнаружены ранее не известные местонахождения следующих видов, внесённых в региональные красные книги. В Смоленской обл. (Перечень..., 2012): *Armeria maritima* s. l. (Рославльский р-н), *Astragalus arenarius* (Шумячский р-н), *Astragalus danicus* (Рославльский, Шумячский районы); в Брянской обл. (Красная книга..., 2016; Приказ..., 2024): *Cetraria islandica* (Брянский, Суражский, Трубчевский районы), *Cladonia turgida* (Брянский р-н), *Peltigera malacea* (Брянский р-н).

Картосхемы выявленных местонахождений редких видов растений и лишайников в изучаемых сообществах приведены в Приложении 5.

В целом изучаемая растительность имеет невысокое значение с позиций сохранения редких таксонов. Несмотря на присутствие в сообществах редких

и нуждающихся в охране таксонов, организация их охраны в местообитаниях с песчаными субстратами, нередко представляющим ранние стадии сукцессии, затруднительна. Такие местообитания обычно существуют небольшое время, и в будущем состав и структура сообществ могут существенно измениться.

В районе исследования сообщества охраняются в 5 ООПТ федерального значения: ГПБЗ «Брянский лес» и биосферный резерват «Неруссо-Деснянское Полесье», национальные парки «Орловское полесье», «Угра», заказник федерального значения «Клетнянский», а также многочисленных ООПТ регионального уровня. На основании проведённых исследований в Шумячском р-не Смоленской обл. выявлены нуждающиеся в охране природные комплексы, включающие растительные сообщества псаммофитной травяной растительности. Эта территория занимает участок поймы и песчаную террасу р. Сож. у д. Холмы. Координаты центра: 53.813694 с. ш., 31.787277 в. д. На террасе реки представлены сообщества асс. *Agrostio vinealis-Corynephorum canescens* у северо-восточной границы своего распространения. В этих сообществах помимо редкого в регионе вида-эдикатора *Corynephorus canescens* отмечен занесённый в Красную книгу Смоленской обл. (Перечень..., 2012) вид *Astragalus arenarius*. В составе неранговых сообществ *Calluna vulgaris* отмечен занесённый в Красную книгу Смоленской обл. вид *Astragalus danicus*. Кроме того, в пойме р. Сож в сообществах гигро-мезофитных лугов отмечена крупная ценопопуляция редкого в регионе вида *Gladiolus imbricatus*, насчитывающая сотни особей. Данные природные комплексы могут быть обеспечены территориальной охраной в составе памятника природы регионального значения.

### Выводы

1. В результате проведённых исследований автором создана база данных, включающая 711 геоботанических описаний псаммофитной травяной растительности, выполненных в Брянской (456 описаний), Калужской (102), Курской (13), Московской (8), Орловской (31), Смоленской (55), Тульской (44) областях. Лично автором и при его участии выполнены 345 описаний.

2. Псаммофитная травяная растительность изучаемого региона относится к классу *Koelerio-Corynephoretea canescens*. Подход Ж. Браун-Бланке позволил отразить её высокое разнообразие, которое включает 19 ассоциаций, 4 субассоциаций, 12 вариантов в составе 2 подсоюзов, 3 союзов, 2 порядков и 13 неранговых сообществ. Дифференциация установленных синтаксонов и основные экологические тренды местообитаний подтверждаются методом ДСА-ординации на комплексной основе инструментальных измерений факторов среды и их оценки с помощью экологических шкал.

3. Сравнительный синтаксономический анализ позволил сделать вывод о неправомерности отнесения сообществ с участием *Armeria maritima* s. l. в районе исследования к союзу *Armerion elongatae* и рассматривать их в составе союза *Koelerion glaucae*.

4. Составленные региональные комбинации диагностических видов высших единиц классификации могут быть использованы для выявления синтаксонов изучаемого класса в изучаемом регионе.

5. Эколого-биологический и ботанико-географический анализ ценофлор на уровне союзов позволяет охарактеризовать изучаемую растительность как ксерофитную и интразональную на градиенте от юга таёжной к широколиственнолесной зоне.

6. Использование оригинальной методики продемонстрировало наличие разных динамических состояний в пределах установленных синтаксонов. Псаммофитные травяные сообщества относятся к 3 стадиям сукцессии в местообитаниях 6 вариантов. Ценофлоры выборок сообществ на выявленных стадиях имеют различия на статистически значимом уровне по общему проективному покрытию, флористической насыщенности, выровненности обилия, а местообитания – по отдельным экологическим факторам.

7. В местообитаниях с песчаными субстратами наблюдается инвазия чужеродных видов и формирование неофитных сообществ. В ценофлорах 93 % установленных синтаксонов отмечены 17 инвазионных видов растений.

8. Изучаемая растительность имеет невысокое значение с позиций сохранения редких таксонов. В псаммофитных травяных сообществах реализуют свои фитоценопотические связи 32 вида сосудистых растений, мхов и лишайников, охраняемых или нуждающихся в мониторинге в субъектах РФ в районе исследования.

### Список публикаций по теме диссертации

**Публикации в научных изданиях из российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук**

1. **Купреев, В. Э.** Обзор синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России / **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А. // Растительность России. – 2022. – № 45. – С. 39–73. DOI: 10.31111/vegus/2022.4539
2. **Купреев, В. Э.** О разнообразии инвазионных видов в псаммофитных травяных сообществах на юго-западе России / **Купреев В.Э.**, Холенко М.С. // Разнообразие растительного мира. – 2023. – № 3 (18). – С. 76–81. DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-76-81
3. Булохов, А.Д. Об ассоциации разнотравно-мелкозлаковых псаммофитных лугов с доминированием *Agrostis capillaris* L. в Южном Нечерноземье России / Булохов А.Д., **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А., Харин А.В. // Разнообразие растительного мира. – 2024. – № 1 (20). – С. 46–61. DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-46-61
4. Мучник, Е. Э. О разнообразии лишайников псаммофитных травяных сообществ в Южном Нечерноземье России / Мучник Е.Э., **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А. // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2023. – № 62. – С. 53–78. DOI: 10.17223/19988591/62/3

### Публикации в изданиях, включенных в международные базы данных Web of Science, Scopus

5. **Купреев, В.Э.** Новые ассоциации флористической классификации для псаммофитной травяной растительности на залежах в Южном Нечерноземье России / **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А., Волкова Е.М. // Ботанический журнал. – 2024. – Т. 109, № 9. – С. 849–875. DOI: 10.31857/S0006813624090024
6. Семенищенков, Ю.А. Редкие псаммофитные травяные сообщества с участием *Festuca polesica* в Республике Беларусь и в Юго-Западном Нечерноземье России / Семенищенков Ю.А., Куликова Е.Я., **Купреев В.Э.**, Добыш К.В. // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107, № 3. – С. 247–268. DOI 10.31857/S0006813622010070
7. **Kupreev, V. E.** Ecological and Floristic Features of Pioneer Grass Vegetation on Automorphic Sandy Soils as a Pine-Forest Recovery Phase in the Southern Part of the Nonchernozem Zone of Russia / **Kupreev V.E.**, Semenishchenkov Yu.A., Teleganova V.V., Muchnik E.E. // Contemporary Problems of Ecology. – 2020. – Vol. 13, №. 1. – P. 20–35. DOI: 10.1134/S1995425520010059
8. **Kupreev, V.E.** Phytocoenotic Connections of the Invasive Species *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina (Poaceae) in the Secondary Range in Tula Oblast / **Kupreev V.E.**, Semenishchenkov Yu.A., Volkova E.M. // Russian Journal of Biological Invasions. – 2024. – Vol. 15. №. 3. – P. 364–378. DOI: 10.1134/S2075111724700255

### Публикации в изданиях, входящих в РИНЦ

9. Булохов, А. Д. Находки редких видов сосудистых растений и лишайников в Брянской области в 2018–2021 гг / Булохов А.Д., Панасенко Н.Н., Семенищенков Ю.А., Харин А.В., **Купреев В.Э.** // Разнообразие растительного мира. – 2021. – № 3 (10). – С. 37–45. DOI: 10.22281/2686-9713-2021-3-37-45.
10. **Купреев, В.Э.** Псаммофитная травяная растительность как этап естественной рекультивации карьеров по добыче песка в Южном Нечерноземье России: разнообразие и экология / **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А., Игнатичев Г.М., Родикова Е.Г. // Учёные записки Брянского гос. ун-та. – 2024. – № 3 (35). – С. 11–25.
11. Семенищенков, Ю.А. О новой ассоциации рудерально-псаммофитной травяной растительности в Южном Нечерноземье России / Семенищенков Ю.А., **Купреев В.Э.** // Учёные записки Брянского гос. ун-та. – 2023. – № 1 (29). – С. 24–30.

### Публикации в прочих изданиях и сборниках научных конференций

12. **Купреев, В.Э.** Ботанико-географическое своеобразие псаммофитных травяных сообществ с восстановлением сосны в Южном Нечерноземье России / **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А. // Актуальные вопросы биогеографии: мат. междунар. конф. (Санкт-Петербург, Россия, 9–12 октября 2018 г.). – СПб., 2018. – С. 218–221.
13. **Купреев, В.Э.** Фитоценологическое разнообразие псаммофитных травяных сообществ с естественным возобновлением сосны в Южном Нечерноземье России / **Купреев В.Э.** // Всероссийская конф. «Современная наука о растительности», посвященная 90-летию кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (г. Москва, Звенигородская биостанция МГУ, 10–13(14) октября 2019 г.). – М., 2019. – С. 75–76.
14. **Купреев, В.Э.** Некоторые закономерности флористического разнообразия псаммофитных травяных сообществ на ранних этапах их формирования / **Купреев В.Э.** // Геоботанические исследования естественных экосистем: проблемы и пути их решения»: междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию со дня рождения известного белорусского геоботаника Сапегина Леонида Михайловича (Гомель, 26.11.2020). – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2020. – С. 50–53.
15. **Купреев, В.Э.** Анализ экологического разнообразия псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России / **Купреев В.Э.**, Семенищенков Ю.А. // Российская геоботаника: итоги и перспективы (к 100-летию Отдела геоботаники БИН): Мат. конф., Санкт-Петербург, 26–30 сентября 2022 года. – СПб.: БИН РАН, 2022. – С. 67–69.
16. **Купреев, В.Э.** Сукцессионные и ботанико-географические особенности некоторых новых ассоциаций псаммофитной травяной растительности в Южном Нечерноземье России / **Купреев В.Э.** // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2024: Мат. межрегиональной науч. конф., Курская обл., Курский р-н, пос. Заповедный, 20 апреля 2024 года. – Курск, 2024. – С. 108–110.
17. Семенищенков, Ю.А. Псаммофитные травяные сообщества с восстановлением сосны в национальном парке «Угра»: синтаксономия и особенности флоры / Семенищенков Ю. А., Телеганова В. В., Мучник Е.Э., **Купреев В. Э.** // Природа и история Поггорья: мат. науч.-практ. конф. (г. Калуга, 22–23 ноября 2018 г.). Вып. 9. – М.: ООО «Сам Полиграфист», 2018. – С. 39–46.

Купреев Вадим Эдуардович

Флористическая классификация как основа анализа разнообразия и экологических особенностей псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России

1.5.9. Ботаника

Автореферат диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Подписано в печать 22.12.2025. Формат 60 x 80 1/16

Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. п. л. 1.5. Тираж 100 экз. Заказ № 7

РИСО Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, 241036, Брянск, ул. Бежицкая, 20  
Отпечатано в типографии ИП Худовец Р. Г. 242700, Брянская область, г. Жуковка, ул. Вербная, д. 11