

УДК 582.323:581.9

АНАЛИЗ АРЕАЛОВ ВИДОВ ГРУППЫ *SPHAGNUM RECURVUM* P. V. SENSU LATO НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ И ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

С. Ю. Попов

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Россия

S. angustifolium, *S. fallax*, *S. flexuosum* относятся к группе видов *Sphagnum recurvum* P. V. sensu lato. Ранее в эту же группу включался и *S. balticum*. Анализ ареалов этих четырех видов на территории Восточно-Европейской равнины и Восточной Фенноскандии (ВЕРВФ) показывает, что при наличии значительного сходства в их географическом распространении имеются и специфические черты для каждого вида. Наибольшим сходством обладают ареалы *Sphagnum fallax* и *S. angustifolium*, которые распространены с высоким обилием по всей лесной зоне, но последний вид встречается в тундре значительно более обильно. На юге *S. fallax* может заходить дальше в степную зону, чем *S. angustifolium*. Ареал *S. flexuosum* по большей части также охватывает лесную зону. В тундре этот вид практически не встречается. Максимум его распространения приходится на западную часть ВЕРВФ – прибалтийские регионы юга лесной зоны. Границы ареалов этих трех видов полностью определяются распределением значений климатических факторов, таких как влажность воздуха, количество осадков и температуры вегетационного периода. Границы ареала *S. balticum* параллельны границам распространения Валдайского оледенения и зоны максимального распространения болот. Максимум его распространения приходится на северную часть лесной зоны и тундру. За распределение этого вида в географическом пространстве отвечают не только климатические факторы, но и наличие ледниковых форм в ландшафтах.

Ключевые слова: биогеография; ареалы видов; сфагнум; климатические факторы; ареалогический анализ.

S. Yu. Popov. ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION RANGES OF THE SPHAGNUM RECURVUM COMPLEX SPECIES IN THE EAST EUROPEAN PLAIN AND EASTERN FENNOSCANDIA

Sphagnum angustifolium, *S. fallax*, *S. flexuosum* belong to the *Sphagnum recurvum* complex. Previously, *S. balticum* had been included in this group, too. The species distribution ranges across the East European Plain and Eastern Fennoscandia were analyzed. The main results of the analysis are as follows. There is a significant overlap between the spatial ranges of the 4 studied species, but at the same time their ranges have some specific characteristics. Thus, *Sphagnum fallax* and *S. angustifolium* are distributed throughout the Forest zone with a high abundance, but *S. angustifolium* is far more abundant in the Tundra zone, while *S. fallax* has a low abundance in this zone. At the same time, the latter species has penetrated much farther south than *S. angustifolium*. *S. flexuosum* also occurs in most of the Forest zone, but at a moderate or low abundance. This species is almost absent from the Tundra zone. Its abundance is the highest in the region

around the Baltic Sea, in the south of Forest zone. The geographical patterns of these three species are governed by climatic factors, such as relative humidity, precipitation and temperature during the growing season. The boundaries of the *S. balticum* range run parallel to the borders of the Last Glacial Maximum and the zone of maximum mire spread. The distribution of this species is also highly correlated with the values of climatic variables. Thus, the geographic pattern of *S. balticum* depends of the variation of both climatic and landscape factors. The maximum abundance of this species is observed in the Tundra Zone and in the north of the Forest zone. So, the greatest similarity is observed for the ranges of *S. angustifolium* and *S. fallax*, whereas those of *S. balticum* and *S. flexuosum* differ the most from the others, and are more specific.

Key words: biogeography; species distribution range; Sphagnum; climatic factors; arealogical analysis.

Введение

Группа видов *Sphagnum recurvum* P. B. sensu lato относится к подроду Cuspidata рода Sphagnum [Shaw et al., 2010]. В нее входят *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens. и *S. flexuosum* Dozy&Molk [Garret, 2015]. Ранее в эту группу включался также и *Sphagnum balticum* [Савич-Любицкая, 1952]. Виды считаются близкими, а при их разграничении встречаются определенные трудности. Исследования, проведенные разными авторами с использованием методов таксономического и биохимического анализа, не внесли в этот вопрос существенной ясности, поскольку благодаря им было выявлено существование внутривидовой генетической вариабельности между разными популяциями и морфологической пластичности видов, как ответ на изменение экологических условий и образование конвергентных форм между видами [Слука, 1966; Daniels, 1985; Flatberg, 1991, 1992; S astad, Flatberg, 1994; S astad, 1999; S astad et al., 1999]. Однако A. Garret [2015] было установлено наличие четких отличий между тремя видами методом ДНК-анализа. Таким образом, на настоящий момент вопрос таксономического статуса этой группы можно считать решенным.

Хорошо известна и экология этих четырех видов. Все они встречаются на верховых и переходных болотах, на заболоченных вырубках, гарях и в лесах. *Sphagnum angustifolium* и *S. balticum* являются олиготрофными видами и образуют ковры на верховых болотах и в заболоченных пушицево-сфагновых сосняках и ельниках. *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum* являются видами мезотрофных переходных болот и осоково-сфагновых сосняков и ельников [Смоляницкий, 1977; Максимов, 1982; Ивченко, 2013; Смагин и др., 2017; Попов, Федосов, 2017]. В некоторых местообитаниях *S. fallax*, *S. flexuosum* и *S. angustifolium* могут формировать одновидовые или смешанные ковры

[Vitt et al., 1975; Clymo, Hayward, 1982; Rochefort et al., 1990; Vitt, Chee, 1990; Flatberg, 1991, 1992; Vitt, 2000; Rydin et al., 2006].

Несмотря на наличие многочисленных работ по биохимии, таксономии и экологии этих видов, для них еще ни разу не проводилось ареалогического анализа. Поэтому целью настоящей работы является моделирование ареалов видов комплекса *Sphagnum recurvum* s. l. и изучение закономерностей их распространения в связи с пространственным изменением климатических факторов на территории Восточно-Европейской равнины и Восточной Фенноскандии (ВЕРВФ). К этим трем видам мы добавили еще *Sphagnum balticum*, поскольку он ранее также включался в группу *S. recurvum* s. l. [Савич-Любицкая, 1952], в связи с чем было бы интересно сравнить модельные ареалы всех четырех видов. Другими словами, настоящая работа призвана восполнить пробел в биогеографии перечисленных видов. Анализ распространения видов с учетом действия в пространстве независимых факторов, таких как климатические, позволяет определить и экологическую нишу в смысле Дж. Гриннела [Grinnel, 1991] и выявить климатический оптимум и пессимум видов.

Методы

Восточно-Европейская равнина является, несомненно, целостной в географическом смысле, однако границы ее, как и всякой естественной страны, несколько размыты. В настоящей работе границы исследуемой территории определяются следующим образом. В качестве основы были выбраны карты природных зон С. Ф. Курнаева [1973], Т. Аhti с соавторами [Ahti et al., 1968] и политическая карта Восточной Европы. С востока территория ВЕРВФ ограничена нами границей между Уральской и Западно-Сибирской провинциями растительности [по: Курнаев, 1973], между

Уралом и Каспийским морем – границей РФ и Казахстана; южная граница проведена по южной границе степной (Краснодарский край) и полупустынной (Закавказье) зон; западные границы ВЕРВФ в настоящей работе полностью определяются западной границей бывшего СССР от Черного до Балтийского моря и западной границей Финляндии.

Точки изучения бриофлор накладывались по координатам на карту в ArcGis. В атрибутивной таблице точечного слоя для каждого вида в каждой точке указывалась его встречаемость, определенная по 6-балльной шкале:

0 – отсутствие вида (**absent**);

1 – единично (1–2 встречи) (**very rare**),

2 – редко (3–7 встреч) (**rare**),

3 – спорадически (более 7 встреч, но не повсеместно) (**sporadic**),

4 – часто (обычный вид, но иногда отсутствующий в подходящих фитоценозах) (**frequency**),

5 – широко распространен (обычный и фитоценотически активный вид в районе работ) (**common, widespread**).

По этой шкале для каждого вида строились непрерывные покрытия методом кригинга [Демьянов, Савельева, 2010] с разрешением 10 км в 1 пикселе. Верификация непрерывных покрытий осуществлялась методом кросс-валидации в программе SAGA GIS. Показателем качества кросс-валидации в геостатистике является коэффициент детерминации (R^2) [Демьянов, Савельева, 2010]. Значения этого показателя для непрерывных покрытий всех изучаемых видов составили от 0,959 до 0,997. Методы геостатистики, применяемые для создания и верификации непрерывных покрытий, описаны в работах [Демьянов, Савельева, 2010; Савельев и др., 2012]. Подробно методы создания карт распространения видов сфагновых мхов на основе точечного слоя рассматриваются нами в ранее опубликованной статье [Попов, 2017]. Для создания непрерывных покрытий была использована выборка из 177 точек. Литературные источники с аннотированными списками локальных бриофлор, использованные при создании слоя точек, перечислены нами в предыдущих работах [Попов, 2016, 2018; Попов, 2017].

Для проведения анализа зависимости распространения видов от климатических факторов были выбраны переменные, рекомендуемые для решения задач распространения биологических объектов в рамках программ WorldClim и BioClim [BIOCLIM..., 2009]. Всего в анализ включено 43 климатических переменных (табл. 1). Приводимые показатели рассчитаны авторами программы BioClim на основе

данных мировой сети метеорологических станций [Hijmans et al., 2005]

По каждому из параметров базы BioClim также составлялись непрерывные грид-покрытия с разрешением 10 км в 1 пикселе. Непрерывные покрытия встречаемости видов переклассифицировались в программе ArcGis в целочисленные покрытия для составления карт распространения видов.

Кроме того, было проанализировано распределение видов в связи с распределением и неклиматических факторов, таких как растительные зоны [Ahti et al., 1968; Курнаев, 1973], лесистость ВЕРВФ и покрытие озерами, болотами. Также принят во внимание исторический фактор (границы Валдайского оледенения). Все эти факторы являются качественными. Среди неклиматических факторов, которые могут быть выражены количественно, подобраны две характеристики рельефа – абсолютная высота над уровнем моря и уклон поверхности (высота является характеристикой рельефа из набора данных WorldClim, поверхность уклонов была получена на основе непрерывной поверхности абсолютных высот в ArcGis) (рис. 1, В, Г). На территории ВЕРВФ диапазон высот колеблется от –33 до 1661 метра над уровнем моря. Значения уклонов варьируют от 0 до 21,8°.

Все GRID-покрытия составлены в азимутальной равновеликой проекции (главный меридиан 45° в. д., главная параллель 55° с. ш.). Всего было составлено 43 грид-покрытия для данных BioClim, 4 – для встречаемости выбранных видов, 2 – для характеристик рельефа. Все они были объединены в общую пространственную БД, из которой была получена реляционная таблица для проведения корреляционного анализа.

Все операции с пространственными объектами выполнены в программах ArcGIS, SAGA GIS и ERDAS, корреляционный анализ – в программе Statistica.

Результаты и обсуждение

Общие закономерности пространственного изменения климатических факторов на территории исследований были изложены нами ранее [Попов, 2016]. Вкратце они заключаются в том, что западные регионы в течение вегетационного периода характеризуются значительно большим количеством осадков, чем центральные и восточные, что связано с закономерностями перемещения атлантических циклонов с запада на восток. В результате такие регионы, как запад Украины и Беларусь, Прибалтика,

Таблица 1. Переменные, использованные для анализа, из базы WorldClim и BioClim

Table 1. Variables used in the analysis from the database WorldClim and BioClim

Переменная Variables codes	Физический смысл Physical sense
tm 01–12	Среднемесячная температура, °С (январь–декабрь) Monthly temperature, °C (January to December)
pr 01–12	Месячная сумма осадков, мм (январь–декабрь) Monthly precipitation, mm (January to December)
reh 04–10	Относительная влажность воздуха, % (апрель–октябрь) Relative humidity, % (April to October)
pr_a	Годовая сумма осадков, мм Annual precipitation, mm
amt	Среднегодовая температура, °С Annual mean temperature, °C
pr_wtm	Сумма осадков наиболее влажного месяца, мм Precipitation of the wettest month, mm
pr_drm	Сумма осадков наиболее сухого месяца, мм Precipitation of the driest month, mm
pr_wtq	Сумма осадков наиболее влажной четверти года, мм Precipitation of the wettest quarter, mm
pr_drq	Сумма осадков наиболее сухой четверти года, мм Precipitation of the driest quarter, mm
pr_wmq	Сумма осадков наиболее теплой четверти года, мм Precipitation of the warmest quarter, mm
pr_clq	Сумма осадков наиболее холодной четверти года, мм Precipitation of the coldest quarter, mm
t_wtq	Средняя температура наиболее влажной четверти года, °С Mean temperature of the wettest quarter, °C
t_drq	Средняя температура наиболее сухой четверти года, °С Mean temperature of the driest quarter, °C
t_wmq	Средняя температура наиболее теплой четверти года, °С Mean temperature of the warmest quarter, °C
t_clq	Средняя температура наиболее холодной четверти года, °С Mean temperature of the coldest quarter, °C

Северо-Запад России, Карелия и Финляндия, являются наиболее увлажненными, особенно в течение осенне-летнего периода, т. е. в августе–октябре. Распределение летних температур связано с зональными закономерностями распределения инсоляции. Кроме того, характер увлажнения отдельных регионов повышается из-за присутствия крупных водоемов [Алисов, 1956] (рис. 2).

На территории ВЕРВФ площадь массового распространения болот в общем совпадает с границей максимального распространения Валдайского оледенения, а также захватывает флювиогляциальные ландшафты, которые были сформированы к югу от этого ледника. Это такие регионы, как Полесье (Беларусь, Брянская область России и Северная Украина), Мещера (большая низменность между Москвой и Нижним Новгородом), Северо-Восточная Россия (Республика Коми) (рис. 2, Б). Эта граница также хорошо соотносится с границей максимального распространения болот в европейской части СССР [Mazing et al., 1990].

Как показывает корреляционный анализ, встречаемость в локальных флорах всех видов группы *Sphagnum recurvum* s. l. имеет высокую положительную связь с осадками августа (pr08), сентября (pr09) и октября (pr10) (табл. 2). Это означает, что в пространстве они имеют максимальное распространение в регионах с высоким количеством осадков в осенне-летний период. Заметим, что именно на это время приходится второй пик вегетативной активности сфагнов за вегетационный период [Грабовик, Антипин, 1982]. Встречаемость большинства видов имеет высокую корреляцию со значениями относительной влажности воздуха (reh). По данным Worldclim, максимальная влажность воздуха на территории ВЕРВФ в теплое время года наблюдается в лесной и тундровой зонах и резко снижает свои значения начиная с юга лесостепной зоны, что связано с увеличением месячной и среднегодовой температур (рис. 2). Поэтому к югу изучаемые виды быстро уменьшают свое обилие, полностью исчезая на юге степной зоны или даже

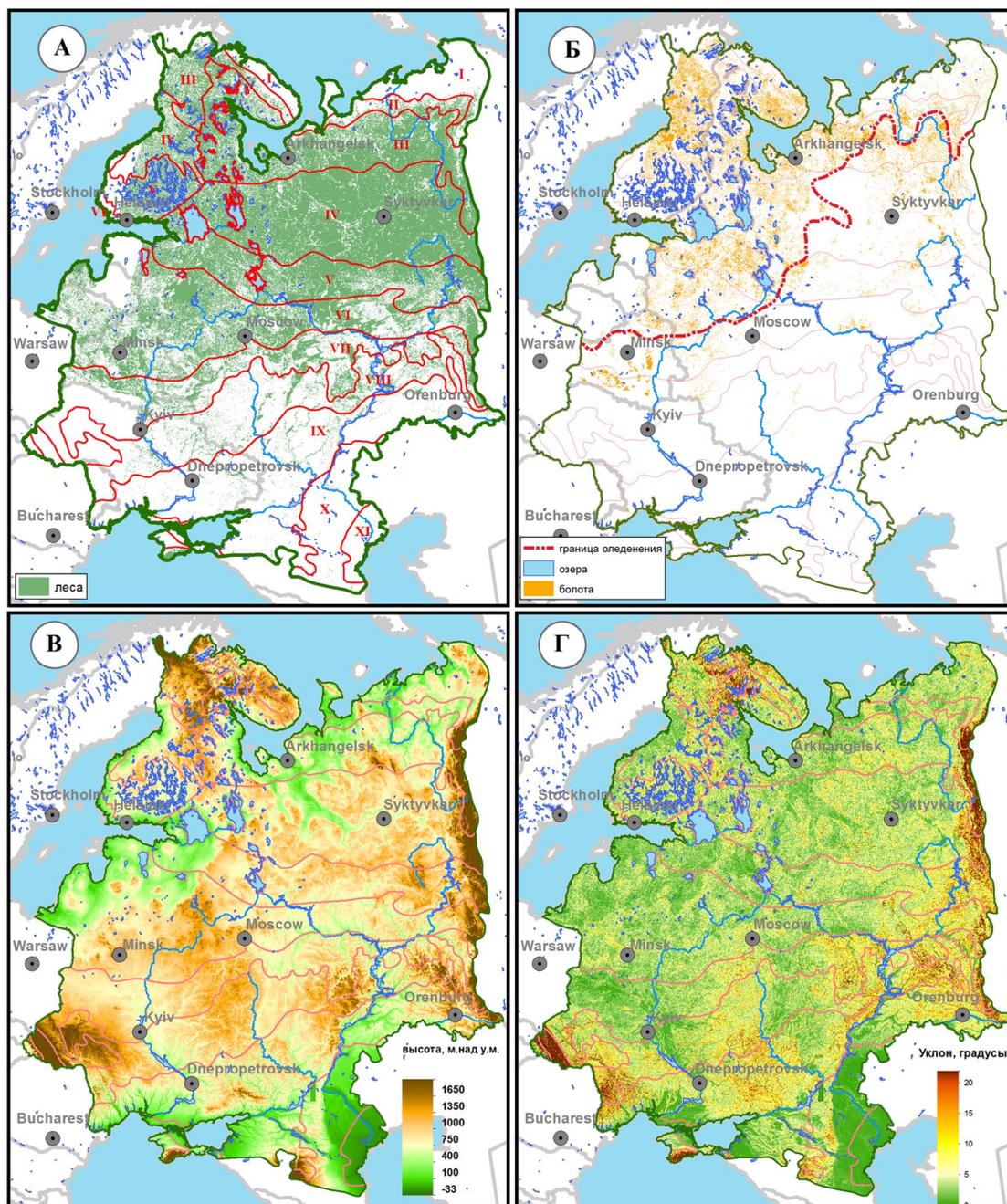


Рис. 1. Распределение неклиматических факторов на территории ВЕРВФ:

А – границы растительных зон и распространение лесов; Б – распространение больших озер и болот и граница максимального распространения Валдайского оледенения; В – абсолютные высоты над уровнем моря; Г – уклон поверхности. Растительные зоны: I – тундра; II – лесотундра; III – северная тайга; IV – средняя тайга; V – южная тайга; VI – смешанные леса; VII – широколиственные леса; VIII – лесостепь; IX – степь; X – полупустыня; XI – пустыня. Леса и болота, представляют собой векторные слои, полученные в результате оцифровки листов топокарт масштаба 1:500 000 Главного управления геодезии и картографии, изд. 1983 г. Не оцифрованы отдельные листы для юго-запада Финляндии, востока Латвии, Эстонии и запада Украины. Максимальная граница Валдайского оледенения дается по: [Квасов, 1974]

Fig. 1. Distribution of non-climatic factors on the territory of the East European Plain and Eastern Fennoscandia:

A – vegetation (plant) zones and distribution of forests are given after [Kurnaev, 1973] for the former USSR and [Ahti et al., 1968] for Finland; B – distribution of lakes, bogs and swamps and the boundary of the Last Glacial stadia; C – altitude, m above s. l.; D – slope, degrees.

Vegetation (plant) zones: I – tundra; II – forest-tundra; III – northern taiga; IV – middle taiga; V – southern taiga; VI – mixed forest; VII – broad-leaved forest; VIII – forest-steppe; IX – steppe; X – semidesert; XI – desert.

The forests and bogs and swamps are the digital layers obtained by using topographic maps sheets of the Main Department of Geodesy and Cartography, 1983 (scale 1:500 000). There are not enough sheets for south-western Finland, eastern Latvia, Estonia and western Ukraine on this Fig. The boundary of maximum Glaciation stage is given after [Kvasov, 1974]

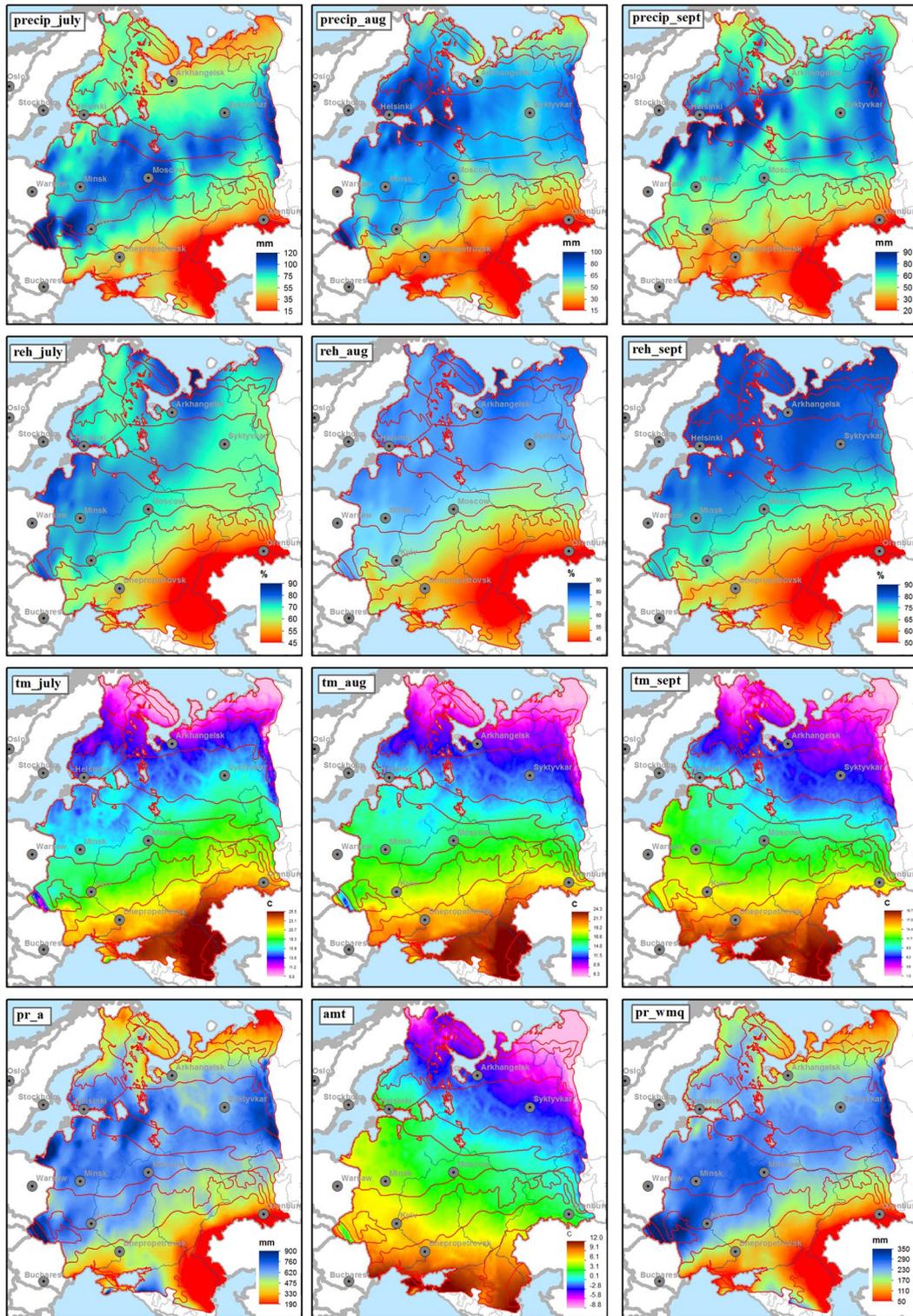


Рис. 2. Распределение значений некоторых климатических факторов на территории ВЕРВФ:

precip_july...sept – сумма осадков августа–сентября; **reh_july...sept** – относительная влажность воздуха в августе–сентябре; **tm_july...sept** – среднемесячная температура августа–сентября; **precip_a** – годовая сумма осадков; **amt** – среднегодовая температура; **precip_wmq** – сумма осадков наиболее теплой четверти года. Коричневыми линиями показаны границы природных зон по С. Ф. Курнаеву [1973]

Fig. 2. Distribution of the most important climatic variables on the territory of the East European Plain and Eastern Fennoscandia:

precip_july...sept – precipitation of August–September; **reh_july...sept** – relative humidity of August–September. **tm_july...sept** – monthly temperature of August–September; **precip_a** – annual precipitation; **amt** – annual mean temperature; **precip_wmq** – precipitation of the warmest quarter. The brown lines show the boundaries of the natural zones after [Kurnaev, 1973]

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмена между значениями климатических факторов, двух характеристик рельефа и встречаемостью видов

Table 2. The Spearman correlation coefficient between the values of climatic factors, two relief characteristics and species abundance

Фактор Factor	Вид Species			
	angusti- folium	balticum	fallax	flexuosum
pr_a	0,426	0,318	0,704	0,758
amt	-0,676	-0,620	-0,477	-0,186
pr01	-0,097	-0,186	0,109	0,235
pr02	-0,235	-0,271	-0,040	0,105
pr03	0,145	0,106	0,314	0,403
pr04	-0,003	-0,087	0,312	0,466
pr05	0,051	-0,071	0,400	0,498
pr06	0,093	-0,014	0,441	0,557
pr07	0,351	0,203	0,675	0,740
pr08	0,779	0,714	0,818	0,701
pr09	0,799	0,711	0,814	0,680
pr10	0,748	0,588	0,785	0,642
pr11	0,501	0,370	0,654	0,640
pr12	0,073	-0,011	0,295	0,392
pr_clq	-0,066	-0,133	0,165	0,310
pr_drm	0,057	0,009	0,220	0,324
pr_drq	-0,016	-0,052	0,224	0,370
pr_wmq	0,395	0,286	0,686	0,744
pr_wtm	0,374	0,275	0,661	0,702
pr_wtq	0,445	0,362	0,697	0,750
reh04	0,791	0,844	0,403	0,275
reh05	0,606	0,725	0,337	0,183
reh06	0,570	0,656	0,452	0,385
reh07	0,732	0,764	0,629	0,537

Фактор Factor	Вид Species			
	angusti- folium	balticum	fallax	flexuosum
reh08	0,865	0,898	0,629	0,501
reh09	0,882	0,904	0,651	0,591
reh10	0,849	0,801	0,677	0,396
t_clq	-0,425	-0,320	-0,314	-0,078
t_drq	-0,580	-0,513	-0,465	-0,203
t_wmq	-0,843	-0,849	-0,402	-0,321
t_wtq	-0,790	-0,825	-0,431	-0,268
tm01	-0,441	-0,335	-0,340	-0,094
tm02	-0,435	-0,348	-0,286	-0,037
tm03	-0,432	-0,473	-0,314	-0,035
tm04	-0,785	-0,757	-0,547	-0,251
tm05	-0,825	-0,818	-0,592	-0,309
tm06	-0,844	-0,848	-0,604	-0,325
tm07	-0,858	-0,886	-0,600	-0,338
tm08	-0,820	-0,819	-0,597	-0,314
tm09	-0,783	-0,755	-0,577	-0,283
tm10	-0,607	-0,540	-0,445	-0,167
tm11	-0,521	-0,436	-0,384	-0,126
tm12	-0,478	-0,381	-0,360	-0,112
Неклиматические факторы Non-climatic factors				
Высота Altitude	-0,013	-0,056	0,081	0,118
Уклон Slope	-0,071	-0,072	-0,074	-0,077

Примечание. Расшифровку обозначений см. в табл. 1; полужирным выделены значения r больше 0,5 по модулю, все значения в таблице значимы на уровне $p < 0,05$.

Note. For codes designation see Table 1: values of $r > 0.5$ in absolute value are given in bold type. All values in the table are statistically significant at $p < 0.05$.

севернее (рис. 4). С этим связаны высокие отрицательные значения коэффициента корреляции между значениями встречаемости и месячными температурами (tm5 – tm9) вегетационного периода (табл. 2). На севере, в тундре, встречаемость большинства видов уменьшается, но не столь резко, как на южном пределе распространения. Видимо, несмотря на холодное лето, они все-таки находят здесь достаточно влаги для того, чтобы успешно расти. С характеристиками рельефа – абсолютной высотой и уклоном – никакой связи не наблюдается (табл. 2). Из табл. 2 также видно, что из рассматриваемых четырех видов *S. flexuosum* отличается от трех других тем, что его распространение не связано с изменением температурных факторов, а зависит только от факторов влажности.

Рассмотрим, какие закономерности географического распределения характерны для отдельных видов.

Sphagnum angustifolium. Этот вид широко распространен на изучаемой территории (рис. 3). Максимальный балл по шкале встречаемости составляет 5. Он произрастает как в заболоченных лесах, так и на болотах. Поэтому его ареал связан с лесной зоной и тундрой, где эти местообитания распространены повсеместно. К югу от лесной зоны *S. angustifolium* уменьшает свое обилие, а в степи и лесостепи совсем пропадает. Наибольшего распространения этот вид достигает в северной и средней тайге (табл. 3). Он произрастает во всех растительных зонах от тундры до степи (рис. 4; табл. 3). Зона его наибольшей встречаемости (**com**) занимает 36,0 % от всей площади ВЕР-

Таблица 3. Площади зон встречаемости по природным зонам для *S. angustifolium*, км²

Table 3. Zones of abundance of *S. angustifolium* by the vegetation zones, km²

Зоны Zones	abs	vr	r	sp	fr	com	Всего Total
Тундра Tundra					178726,6	13031,6	191758,2
Лесотундра Forest-tundra					26214,1	75877,8	102091,9
Северная тайга Northern taiga			13797,5	5723,8	33311,8	497894,7	550727,7
Средняя тайга Middle taiga			25920,5	45882,6	106922,8	569293,7	748019,6
Южная тайга Southern taiga		310,1	95484,5	31452,3	112843,0	299884,0	539973,8
Хвойно-широколиственные леса Mixed forest		42,7	73509,8	137175,7	276374,5	327221,6	814324,3
Широколиственные леса Broad-leaved forest	45818,8	89789,0	216928,0	157381,0	7233,6		517150,5
Лесостепь Forest-steppe	196915,8	238335,9	84731,6	2719,7			522702,9
Степь Steppe	637565,3	71017,4					708582,7
Полупустыня Semidesert	204760,0						204760,0
Пустыня Desert	54863,8						54863,8
Всего Total	1139923,7	399495,1	510371,9	380335,0	741626,3	1783203,4	4954955,4
% от общей площади % from total	23,0	8,1	10,3	7,7	15,0	36,0	100,0

ВФ. Зона полного отсутствия – 23,0 % (табл. 3). Таким образом, ареал вида охватывает 77,0 % площади ВЕРВФ, поэтому *S. angustifolium* можно считать здесь обычным и широко распространенным видом.

Как видно из табл. 4, для успешного произрастания *S. angustifolium* требуется не менее 500 мм годовых осадков (amt), кроме зоны тундр, где меньшее количество осадков компенсируется высокой влажностью воздуха при низких температурах (табл. 4). В течение вегетационного периода этот вид нуждается во влажности воздуха не менее 60 %, а в районах массового его распространения (зоны **fr** и **com**) она превышает 70 % и даже приближается к 90 %. Температур свыше +20 °С в течение всего лета вид не переносит, а нуждается в умеренных или даже достаточно низких температурах (в тундре) (табл. 4).

Южная граница ареала этого вида (южная граница зоны **vr**) проходит в субширотном направлении и примерно параллельна границам природных зон. Граница же зоны максимального распространения (**com**) проходит по диагонали к меридианам, за счет того, что в Предуралье, характеризующемся континен-

тальным климатом [Алисов, 1956], *S. angustifolium* не имеет повсеместного распространения. Наилучшим образом граница зоны **com** соотносится с границей максимального распространения болот (рис. 1), изотермой июля +17 °С и распределением влажности воздуха в июле–сентябре (табл. 2; рис. 2).

Sphagnum fallax. Распространен от тундры до лесостепи (рис. 3). Максимальный балл по шкале встречаемости составляет 5. На юге степной зоны этот вид отсутствует, за исключением района нижнего течения Днепра, где он встречается на болотах борových террас рек [Бойко, 2009]. Максимального своего обилия (**com**) *S. fallax* достигает в лесной зоне и с несколько меньшим обилием (**fr**) выходит в лесотундру и лесостепь, но слабо здесь представлен по площади (табл. 5; рис. 3). На зону максимального распространения вида приходится чуть менее половины площади ВЕРВФ (43,7 %) (табл. 5). Это свидетельствует, что на данной территории *S. fallax* находит оптимальные условия для произрастания. Отсутствует этот вид только на 13,4 % площади, т. е. его ареал охватывает 86,6 % площади ВЕРВФ. Таким образом, *S. fallax* является наиболее обычным и широко распространенным видом.

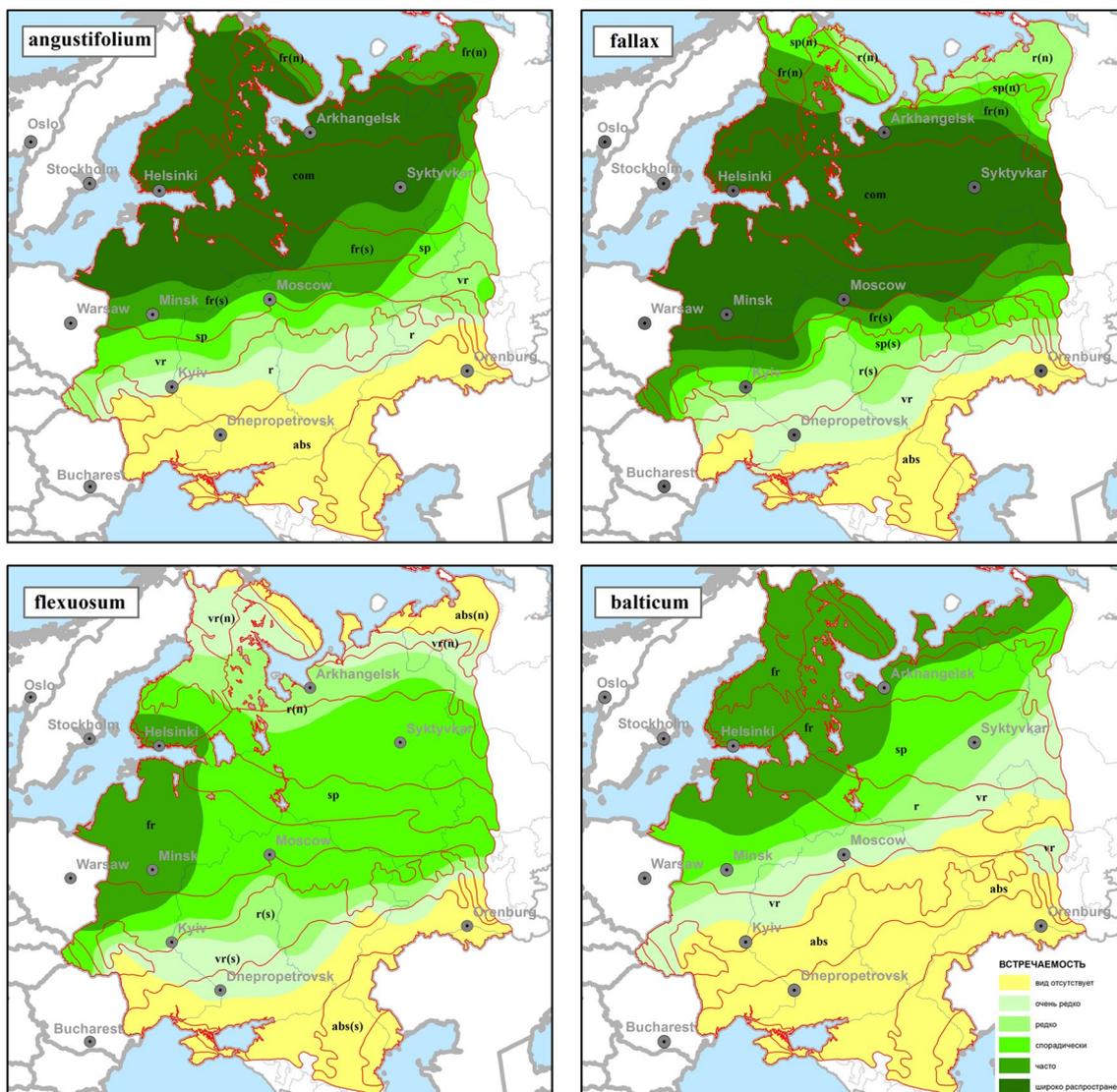


Рис. 3. Модельные ареалы четырех видов подрода Cuspidata:

abs – вид отсутствует; **vr** – очень редко; **r** – редко; **sp** – спорадически; **fr** – часто; **com** – очень часто. В скобках буквами **n** и **s** указаны южная или северная часть той или иной зоны

Fig. 3. Model areas of four species of the subgenus Cuspidata:

abs – species is absent; **vr** – very rare; **r** – rare; **sp** – sporadic; **fr** – frequent; **com** – common. The letters **(n)** and **(s)** indicate the northern or southern part of the areas of occurrence

Так же как и *S. angustifolium*, *S. fallax* на юге исчезает из покрова в тех регионах, где годовая сумма осадков не превышает 500 мм. На севере это значение может быть ниже, но обязательно должно быть скомпенсировано высокой влажностью воздуха (70–90 %) (табл. 6). В районах наибольшего распространения влажность воздуха в летние месяцы составляет 70–80 %. Так же как и предыдущий вид, *S. fallax* ограничен в своем распространении температурами летних месяцев выше +20 °C.

Границы всех зон встречаемости *S. fallax* в целом параллельны границам природных зон (рис. 3). Максимум распространения вида

лежит в пределах лесной зоны. Регион южного Предуралья с его более континентальным климатом является в этом смысле некоторым исключением. В отличие от *S. angustifolium* *S. fallax* заходит дальше на юг – по Днепру область его распространения доходит до Черного моря. Однако в степной зоне он крайне редок. На севере ВЕРВФ *S. fallax* полностью не исчезает, но становится значительно более редким, в отличие от *S. angustifolium*, который в тундрах является достаточно частым видом (рис. 3). Границы всех зон распространения *S. fallax* наилучшим образом соответствуют распределению летних осадков и влажности

Таблица 4. Средние значения климатических факторов по зонам встречаемости *S. angustifolium*

Table 4. Mean values of climatic factors by zones of abundance of *S. angustifolium*

Фактор Factor	Зоны встречаемости Zones of abundance							В целом Total
	abs	vr	r	sp	fr (s)	com	fr (n)	
amt	8,1	5,4	3,8	4,2	2,8	1,5	-5,4	3,7
pr05	41,5	46,3	51,4	50,8	50,2	44,1	34,9	45,3
pr06	53,1	63,5	70,1	70,9	67,4	59,7	46,0	60,9
pr07	50,7	70,5	80,7	82,0	81,1	71,9	56,7	69,1
pr08	40,7	56,1	67,1	68,2	68,2	73,9	61,8	62,6
pr09	36,0	47,9	56,5	57,7	60,5	63,7	58,9	54,3
pr10	31,2	43,9	50,2	51,5	56,1	57,8	46,2	48,7
pr_a	462,4	559,4	614,2	612,4	609,5	591,3	453,9	560,5
reh05	57,7	56,6	60,6	63,0	64,5	68,1	78,4	63,5
reh06	59,7	62,0	66,1	67,5	68,2	68,8	71,8	65,8
reh07	59,3	64,6	69,6	71,1	72,2	73,3	72,8	68,7
reh08	59,0	64,2	71,6	73,4	75,6	78,7	80,7	71,6
reh09	63,8	68,5	75,2	77,8	80,4	83,4	84,8	76,1
reh10	74,4	78,0	82,3	84,0	86,1	88,3	95,1	83,3
tm05	16,2	14,5	12,4	12,4	10,3	7,6	-1,4	11,0
tm06	20,0	18,0	16,4	16,2	14,7	13,0	7,1	15,6
tm07	22,1	19,7	18,4	18,1	17,0	15,8	12,8	18,0
tm08	20,9	18,4	16,4	16,3	15,0	13,6	9,6	16,2
tm09	15,6	13,0	11,2	11,1	9,7	8,5	4,6	11,0
tm10	8,2	5,6	4,0	4,4	3,1	2,3	-4,5	4,1

Таблица 5. Площади зон встречаемости по природным зонам для *S. fallax*, км²

Table 5. Zones of abundance of *S. fallax* by the vegetation zones, km²

Зоны Zones	abs	vr	r	sp	fr	com	Всего Total
Тундра Tundra			182464,5	9293,7			191758,2
Лесотундра Forest-tundra			35846,0	65137,0	1108,9		102091,9
Северная тайга Northern taiga			3320,3	159679,8	191601,0	196126,6	550727,7
Средняя тайга Middle taiga					18965,4	729054,2	748019,6
Южная тайга Southern taiga				276,9	81430,2	458266,8	539973,8
Хвойно-широколиственные леса Mixed forest				38261,0	82828,2	693235,1	814324,3
Широколиственные леса Broad-leaved forest	10366,3	16857,8	64826,3	156461,6	184097,0	84541,5	517150,5
Лесостепь Forest-steppe	14300,8	162006,7	222548,2	111193,1	12654,2		522702,9
Степь Steppe	382352,8	281432,1	44759,5	38,4			708582,7
Полупустыня Semidesert	201904,7	2855,3					204760
Пустыня Desert	54863,8						54863,8
Всего Total	663788,4	463151,9	553764,7	540341,4	572684,8	2161224,1	4954955,4
% от общей площади % from total	13,4	9,3	11,2	10,9	11,6	43,6	100

Таблица 6. Средние значения климатических факторов по зонам встречаемости *S. fallax*

Table 6. Mean values of climatic factors by zones of abundance of *S. fallax*

Фактор Factor	Зоны встречаемости Zones of abundance									В целом Total
	abs	vr	r (s)	sp (s)	fr (s)	com	fr (n)	sp (n)	r (n)	
amt	8,7	7,0	5,6	4,6	4,5	2,7	-1,0	-2,1	-4,1	3,7
pr05	38,9	44,3	46,9	47,9	52,5	48,5	39,2	35,9	33,4	45,3
pr06	48,2	58,5	63,5	67,1	72,8	65,1	55,2	50,6	45,3	60,9
pr07	43,6	58,9	71,5	76,5	81,6	78,1	64,9	63,0	54,8	69,1
pr08	36,1	46,3	56,1	61,4	67,6	73,7	69,1	65,4	60,9	62,6
pr09	32,8	40,4	47,6	52,5	56,1	63,6	60,5	58,4	56,2	54,3
pr10	28,6	35,4	43,1	48,0	49,4	58,1	53,9	49,9	47,0	48,7
pr_a	418,1	515,1	566,0	583,0	611,3	620,6	542,1	501,9	447,2	560,5
reh05	56,9	57,4	57,7	59,3	62,2	65,4	69,8	73,2	78,8	63,5
reh06	57,8	61,1	62,8	65,1	67,5	68,1	67,8	69,8	73,6	65,8
reh07	56,5	62,1	65,4	68,4	70,6	72,6	72,0	73,0	75,0	68,7
reh08	56,7	61,1	64,8	69,2	72,3	77,0	79,0	79,6	81,6	71,6
reh09	61,8	65,6	69,0	72,7	76,0	81,8	84,1	83,9	85,1	76,1
reh10	73,1	75,7	78,4	80,6	82,3	87,0	89,4	90,1	92,9	83,3
tm05	16,7	15,5	14,5	13,6	12,9	9,8	4,3	2,3	-0,7	11,0
tm06	20,8	19,1	18,0	17,2	16,6	14,5	11,0	9,3	7,0	15,6
tm07	23,1	20,9	19,6	19,0	18,4	16,9	14,5	13,4	12,3	18,0
tm08	21,8	19,8	18,4	17,3	16,7	14,8	11,8	10,8	9,6	16,2
tm09	16,4	14,5	13,0	12,1	11,6	9,5	6,5	5,8	5,0	11,0
tm10	8,8	7,3	5,9	4,9	4,8	3,2	-0,3	-1,3	-3,0	4,1

воздуха, а граница ареала в целом хорошо соответствует июльской изотерме +21 °С на юге (южная граница зоны **vr**) и +13 °С на севере (южная граница зоны **r (n)**) (табл. 2; рис. 3).

Sphagnum flexuosum. Распространен от тундры до степной зоны (рис. 4). Максимальный балл по шкале встречаемости составляет 4. Наибольшего своего распространения (**fr**) достигает на западе лесной зоны (рис. 4), но встречается спорадически по всей лесной зоне. По площади зона встречаемости **sp** занимает большую часть ареала данного вида – 38,6 % – и простирается от северной тайги до лесостепи (табл. 7; рис. 4). В целом ареал *S. flexuosum* охватывает 78,7 % площади ВЕР-ВФ, поэтому вид, так же как и два предыдущих, можно считать широко распространенным на этой территории.

Как на севере, так и на юге *S. flexuosum* нуждается не менее чем в 500 мм годовых осадков, а в зоне максимального его распространения (**fr**) их сумма превышает 600 мм (табл. 8). По требованиям к влажности воздуха он сходен с предыдущими двумя видами – на юге она должна составлять не менее 60 % в течение месяцев вегетационного периода, а в зоне с наиболее высокой встречаемостью – более 80 % (табл. 8). На южном пределе распростра-

нения этот вид не произрастает при среднемесячных температурах летнего периода выше +20 °С, на севере он исчезает из покрова при среднемесячной температуре июля ниже +12 °С (табл. 8).

Границы практически всех зон встречаемости этого вида проходят почти параллельно границам природных зон. Особенно хорошо совпадают северная граница лесотундры и северная граница зоны **vr**. Граница зоны встречаемости **fr** проходит в субмеридиональном направлении; это указывает, что она определяется не температурным фактором, а факторами влажности. Сама эта зона расположена в южной части лесной зоны в регионах вокруг Балтийского моря, где при относительно теплом лете выпадает наибольшее количество осадков, характерных для территории ВЕР-ВФ [Алисов, 1956]. На юге ареал вида доходит только до севера степной зоны, на севере – до южной границы зоны тундр, где этот вид встречается только на Северном Урале [Игнатова и др., 1996] на ограниченной площади (рис. 3). Наилучшим образом границы всех зон встречаемости (кроме зоны **fr**) соответствуют распределению осадков июля–сентября. С изотермами они имеют слабую связь (табл. 2).

Sphagnum balticum. Ареал этого вида с севера на юг охватывает пространство от зоны

Таблица 7. Площади зон встречаемости по природным зонам для *S. flexuosum*, км²

Table 7. Zones of abundance of *S. flexuosum* by the vegetation zones, km²

Зоны Zones	abs	vr	r	sp	fr	Всего Total
Тундра Tundra	168098,1	23660,1				191758,2
Лесотундра Forest-tundra	17201,9	84431,4	458,7			102091,9
Северная тайга Northern taiga	12245,1	215573,2	264741,0	58168,4		550727,7
Средняя тайга Middle taiga		17701,9	107353,6	622964,0		748019,6
Южная тайга Southern taiga			2892,2	459923,1	77158,4	539973,8
Хвойно-широколиственные леса Mixed forest		393,1	6496,5	435916,5	371518,2	814324,3
Широколиственные леса Broad-leaved forest	35284,1	26178,0	103239,7	279034,6	73414,2	517150,5
Лесостепь Forest-steppe	65775,8	180366,6	220567,2	54425,1	1568,2	522702,9
Степь Steppe	497158,7	188426,1	22997,9			708582,7
Полупустыня Semidesert	204760,0					204760
Пустыня Desert	54863,8					54863,8
Всего Total	1055387,5	736730,3	728746,8	1910431,8	523659,0	4954955,4
<i>% от общей площади % from total</i>	21,3	14,9	14,7	38,6	10,6	100

Таблица 8. Средние значения климатических факторов по зонам встречаемости *S. flexuosum*

Table 8. Mean values of climatic factors by zones of abundance of *S. flexuosum*

Фактор Factor	Зоны встречаемости Zones of abundance								В целом Total
	abs (s)	vr (s)	r (s)	sp	fr	r (n)	vr (n)	abs (n)	
amt	8,3	6,9	5,5	2,6	5,6	-0,1	-1,8	-4,0	3,7
pr05	39,9	45,9	48,8	49,3	50,1	41,8	36,2	32,5	45,3
pr06	49,9	62,4	65,9	66,6	67,5	57,9	51,6	44,4	60,9
pr07	46,5	64,2	75,4	79,7	79,3	65,0	63,2	54,8	69,1
pr08	38,2	49,4	59,9	70,9	75,1	73,5	66,5	59,9	62,6
pr09	34,5	42,0	49,4	61,3	64,2	63,6	58,0	55,2	54,3
pr10	30,0	37,1	44,5	57,0	54,2	57,5	50,4	45,8	48,7
pr_a	436,5	542,4	577,5	616,8	639,1	563,2	508,1	437,8	560,5
reh05	56,9	58,5	58,8	62,7	68,8	69,0	72,4	79,0	63,5
reh06	58,3	62,6	64,2	66,7	71,4	68,1	69,4	73,8	65,8
reh07	57,4	64,0	67,2	71,1	75,0	72,6	72,8	75,1	68,7
reh08	57,5	63,1	66,8	75,0	77,5	79,1	79,5	81,5	71,6
reh09	62,4	67,3	70,8	79,7	81,5	83,9	84,2	85,2	76,1
reh10	73,5	76,7	79,6	86,0	85,0	89,4	89,5	92,8	83,3
tm05	16,4	15,3	14,3	10,5	11,9	5,6	2,9	-0,7	11,0
tm06	20,4	18,7	17,7	15,1	15,6	11,9	9,7	7,0	15,6
tm07	22,7	20,4	19,3	17,5	17,0	15,2	13,5	12,1	18,0
tm08	21,4	19,3	18,0	15,2	16,2	12,7	10,9	9,6	16,2
tm09	16,0	14,1	12,7	9,7	11,6	7,4	6,0	4,9	11,0
tm10	8,4	7,1	5,7	2,9	6,5	0,9	-1,0	-2,9	4,1

Таблица 9. Площади зон встречаемости по природным зонам для *S. balticum*, км²Таблица 9. Zones of abundance of *S. balticum* by the vegetation zones, km²

Зоны Zones	abs	vr	r	sp	fr	Всего Total
Тундра Tundra			6505,6	36415,6	148837,0	191758,2
Лесотундра Forest-tundra				22634,7	79457,2	102091,9
Северная тайга Northern taiga		21176,2	28769,1	180425,7	320356,8	550727,7
Средняя тайга Middle taiga		123648,5	156489,7	222527,9	245353,5	748019,6
Южная тайга Southern taiga	77068,3	90539,0	74512,2	78453,6	219400,7	539973,8
Хвойно-широколиственные леса Mixed forest	82820,6	196109,8	139980,5	196669,3	198744,2	814324,3
Широколиственные леса Broad-leaved forest	283202,7	204969,5	27752,1	1226,2		517150,5
Лесостепь Forest-steppe	500374,4	22328,5				522702,9
Степь Steppe	708582,7					708582,7
Полупустыня Semidesert	204760,0					204760
Пустыня Desert	54863,8					54863,8
Всего Total	1911672,2	658771,5	434009,2	738352,9	1212149,6	4954955,4
% от общей площади % from total	38,6	13,3	8,8	14,9	24,5	100

тундры до зоны широколиственных лесов, а встречаемость его не превышает 4 по шестибальной шкале (рис. 3). На Южном Урале он захватывает небольшой участок лесостепной зоны (22328,5 км²) (рис. 3; табл. 9). Максимального распространения по площади *S. balticum* достигает в тундре и на севере лесной зоны, а зона встречаемости **fr** занимает около четверти площади (24,5 %) территории ВЕРВФ (табл. 9). Территория, где *S. balticum* отсутствует (**abs**), составляет 38,6 % площади ВЕРВФ, то есть ареал этого вида занимает 62,3 %. Поэтому *S. balticum* можно назвать относительно широко распространенным видом.

Как видно из табл. 10, *S. balticum* нуждается в годовой сумме осадков не менее 500 мм. По отношению к влажности воздуха этот вид более требователен, чем три предыдущих вида, – в регионах, где он встречается, минимальные значения этого показателя приближаются или превышают 70 % за каждый месяц вегетационного периода (табл. 10). По требованию к температурным условиям *S. balticum* хуже переносит высокие температуры – в регионах со средней месячной температурой за вегетационный период выше +18 °С этот вид отсутствует (табл. 10).

Границы ареала в целом и зон встречаемости внутри ареала проходят косо по отношению к границам природных зон и проявляют явную тенденцию к концентрации вокруг Балтийского моря (рис. 3). Граница же зоны максимальной встречаемости (**fr**) полностью лежит внутри зоны максимального распространения Валдайского оледенения и параллельна его границе. Граница зоны спорадической встречаемости (**sp**) в общем и целом совпадает с зоной максимального распространения болот (рис. 1). В этом нет ничего удивительного, если вспомнить, что *S. balticum* является преимущественно болотным (а не лесным) видом, особенно на севере [Максимов, 1982; Попов, Федосов, 2017; Смагин и др., 2017]. Таким образом, можно предположить, что на распространение *S. balticum* в северных частях ареала, где он встречается наиболее часто, помимо климатических факторов влияют исторические условия и ландшафтные особенности территории. Влияние климатических факторов, однако, тоже имеет место, поскольку южная граница зоны **sp** примерно соответствует изотерме июля +17 °С, а южная граница ареала в целом – изотерме июля +18 °С. Наилучшим образом границы зон встречаемости соответствуют

Таблица 10. Средние значения климатических факторов по зонам встречаемости *S. balticum*

Table 10. Mean values of climatic factors by zones of abundance of *S. balticum*

Фактор Factor	Зоны встречаемости Zones of abundance					В целом Total
	abs	vr	r	sp	fr	
amt	6,6	3,6	2,3	1,1	1,1	3,7
pr05	43,4	53,2	51,8	48,7	39,7	45,3
pr06	57,3	72,8	69,0	63,8	55,4	60,9
pr07	60,0	84,5	82,2	73,6	67,9	69,1
pr08	48,4	69,8	69,8	70,8	73,7	62,6
pr09	42,6	59,0	61,6	61,9	63,0	54,3
pr10	38,1	52,6	57,0	55,6	56,1	48,7
pr_a	506,3	634,0	621,5	590,6	566,7	560,5
reh05	57,4	62,9	64,3	69,0	69,9	63,5
reh06	61,0	67,4	67,4	69,7	69,6	65,8
reh07	62,1	71,1	71,5	73,7	73,7	68,7
reh08	62,2	74,1	75,8	78,6	79,3	71,6
reh09	66,8	78,1	80,8	83,0	83,9	76,1
reh10	76,7	84,2	87,2	89,2	88,2	83,3
tm05	15,2	11,7	10,0	7,6	6,4	11,0
tm06	19,0	15,8	14,8	13,1	12,1	15,6
tm07	21,0	17,9	17,3	16,1	14,9	18,0
tm08	19,6	15,9	14,9	13,8	13,0	16,2
tm09	14,2	10,7	9,4	8,5	8,1	11,0
tm10	6,8	3,8	2,5	1,8	2,1	4,1

распределению месячных осадков и относительной влажности воздуха за август–сентябрь (табл. 2).

Увеличение частоты встречаемости всех четырех видов происходит вместе с увеличением годового количества осадков и суммы осадков в августе, сентябре и октябре (табл. 2). В зонах с пониженной встречаемостью месячные и среднегодовые температуры принимают значения максимальные на юге и минимальные на севере, а в зонах с максимальной встречаемостью каждого вида температуры имеют средние для всего диапазона значения (табл. 4, 6, 8, 10). Наибольшие значения температур в зоне с максимальной встречаемостью наблюдаются у *S. flexuosum*, а наиболее низкие – у *S. balticum* (табл. 8, 10, amt). Последний на севере своего ареала вообще не имеет зон низкой встречаемости – он достаточно частый как для северной тайги, так и для тундр (рис. 3). Л. И. Савич-Любицкая [1952] считает его северным видом, а в Западной Европе он встречается в Альпах и на Карпатах на высоте до 1250 м, где является достаточно редким [Daniels, Eddy, 1990]. Исчезает из покрова этот вид только на юге (рис. 3).

Такая же тенденция наблюдается и у *S. angustifolium*, который на севере остается достаточно частым видом, исчезая только на юге

(рис. 3). Очевидно, что это связано с ростом температур и находится в полном соответствии с биологическими и физиологическими особенностями сфагновых мхов. Разными авторами было показано, что рост сфагнов полностью прекращается при достаточно высоких температурах [Skre, Oechel, 1981; Weltzin et al., 2001; Gerdol et al., 2007]. *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum* как на севере, так и на юге ВЕРВФ значительно уменьшают свое обилие, вплоть до полного исчезновения в тундре и в степи. Максимального распространения они достигают только в умеренном климате лесной зоны (рис. 3).

Выводы

Сравнение ареалов четырех видов – *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. flexuosum* и *S. balticum* (рис. 4) показывает, что они значительно перекрываются, но тем не менее каждый вид характеризуется своими особенностями. Наиболее отличен от других рисунок ареала *Sphagnum flexuosum*. Этот вид практически отсутствует в тундрах и изреживается к северу и югу от лесной зоны. В то же время его нельзя назвать и наиболее южным из всех четырех видов, поскольку ареал *Sphagnum fallax* заходит даже дальше на юг, чем ареал *S. flexuosum* (рис. 3). При этом *S. fallax* способен произрас-

тать и в тундрах, т. е. значительно севернее, чем *S. flexuosum*. Последний, хоть и произрастает по всей лесной зоне ВЕРВФ, явно тяготеет к ее западным регионам с повышенным количеством осадков. Ареал *Sphagnum angustifolium* в южной части схож с рисунком ареалов *S. fallax* и *S. flexuosum*. На севере этот вид заходит значительно дальше в тундры и встречается там достаточно часто, в отличие от двух последних (рис. 4). Наиболее северным видом, пожалуй, можно назвать *Sphagnum balticum*. На южном пределе распространения его ареал ограничивается южной границей лесной зоны, а на севере он широко представлен как в тайге, так и в тундре. Направленность границ его ареала параллельно границе последнего оледенения и зоны максимального распространения болот (а не границам природных зон) указывает на то, что его распространение на территории ВЕРВФ обуславливается не только параметрами климата, но и теми структурами ландшафта, которые образовывались на равнине по мере отступления ледника. Таким образом, ареалогический анализ показывает, что все четыре вида имеют определенное сходство и различия в своем распространении. Наибольшим сходством характеризуются ареалы *S. fallax* и *S. angustifolium*, климатический оптимум которых находится в пределах субокеанических и субконтинентальных районов лесной зоны, а *S. balticum* и *S. flexuosum* обладают ареалами, в которых в наибольшей степени проявляются специфические черты. У *Sphagnum flexuosum* климатический оптимум наблюдается в субокеанической части юга лесной зоны, а у *S. balticum* – в субокеанической части севера лесной зоны и тундры.

Литература

- Алисов Б. П. Климат СССР. М.: МГУ, 1956. 126 с.
- Бойко М. Ф. Мохоподібні степової зони України. Херсон: Айлант, 2009. 264 с.
- Демьянов В. В., Савельева Е. А. Геоэкология: теория и практика. М.: Наука, 2010. 327 с.
- Грабовик С. И., Антипин В. К. Линейный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 195–203.
- Ивченко Т. Г. Растительность болот Ильменского государственного заповедника // Растительность России. 2013. № 2. С. 38–62.
- Игнатова Е. А., Игнатов М. С., Безгодов А. Г. Мхи Вишерского заповедника (Пермская область, Северный Урал) // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 7–19. doi: 10.15298/arctoa.06.02
- Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1974. 278 с.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Максимов А. И. Фитоценотическое значение и экология некоторых сфагновых мхов Карелии // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 187–195.
- Попов С. Ю. Использование методов геостатистики для моделирования ареалов видов (на примере видов рода *Sphagnum*) // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 6. С. 70–83. doi: 10.17076/bg558
- Попов С. Ю., Федосов В. Э. Ценоценотическое распределение и экологические предпочтения сфагновых мхов (*Sphagnaceae*) в северной тайге Европейской России (Пинежский заповедник, Архангельская область) // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 9. С. 3–29. doi: 10.17076/eco610
- Савельев А. А., Мухарамова С. С., Пилюгин А. Г., Чижикова Н. А. Геоэкологический анализ данных в экологии и природопользовании (с применением пакета R). Казань: КФУ, 2012. 120 с.
- Савич-Любицкая Л. И. Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи (1). Сфагновые (торфяные) мхи. М.; Л.: АН СССР, 1952. 254 с.
- Слука З. А. Об изменчивости стеблевых листьев у *Sphagnum apiculatum* Н. Lindb. // Вестник МГУ, сер. Биология почв. 1966. № 5. С. 73–77.
- Смагин В. А., Носкова М. Г., Антипин В. К., Бойчук М. А. Разнообразие и фитоценотическая роль мхов на болотах юго-запада Архангельской области и сопредельных территорий // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 1. С. 75–96. doi: 10.17076/bg382
- Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернин сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 52, № 9. С. 1269–1272.
- Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. 1968. Vol. 5. P. 169–211.
- BIOCLIM project. 2009. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.andra.fr/bioclim> (дата обращения: 21.06.2018).
- Clymo R. S. Experiment on breakdown of *Sphagnum* in two bogs // J. Ecol. 1965. Vol. 53. P. 747–757.
- Clymo R. S., Hayward P. M. The ecology of *Sphagnum* // In: Bryophyte ecology / Ed. A. J. E. Smith. London: Chapman, Hall, 1982. P. 229–289.
- Daniels R. E. Isozyme variation in populations of *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* from Britain and Finland // J. Bryol. 1985. Vol. 13. P. 563–570.
- Daniels R. E., Eddy A. Handbook of European Sphagna. London: HMSO, 1990. 263 p.
- Flatberg K. I. The European taxa in the *Sphagnum recurvum* complex. 2. Amended descriptions of *Sphagnum brevifolium* and *S. fallax* // Lindbergia. 1991. Vol. 17. P. 96–110.
- Flatberg K. I. The European taxa in the *Sphagnum recurvum* complex. 1. *Sphagnum isoviitae* sp. Nov. // J. Bryol. 1992. Vol. 17. P. 1–13.
- Garret A. K. Systematics of the *Sphagnum recurvum* Complex: Morphological Variation, Hybridization

and the Delineation of Intermediate Taxa. Master Theses. Duke. 2015. 62 p.

Gerdol R., Petraglia A., Bragazza L., Iacumin P., Brancaleoni L. Nitrogen deposition interacts with climate in affecting production and decomposition rates in Sphagnum mosses // *Glob. Change Biol.* Vol. 13. 2007. P. 1810–1821.

Grinnel J. The niche-relationships of the California Thrasher // *Foundation of Ecology*. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 1991. P. 118–125.

Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.

Mazing V., Svirezhev Yu. M., Löffler H., Patten B. C. Wetlands in the biosphere // *Wetlands and Shallow Continental Water Bodies*. 1990. Vol. 1. P. 313–344.

Popov S. Yu. The climatic patterning of Sphagnum sect. Sphagnum species distribution in the East European Plain // *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 298–317.

Popov S. Yu. Distribution pattern of seven polytrichum species in the east European plain and Eastern Fennoscandia // *Botanica Pacifica*. 2018. Vol. 7, no. 1. P. 25–40. doi: 10.17581/bp.2018.07108

Rocheffort L., Vitt D. H., Bayley S. E. Growth, production, and decomposition dynamics of Sphagnum under natural and experimentally acidified conditions // *Ecology*. 1990. Vol. 71, no. 5. P. 1986–2000.

Rydin H., Gunnarsson U., Sundberg S. The role of Sphagnum in peatland development and persistence. Boreal peatland ecosystems, ecological studies. Springer-Verlag, Berlin, 2006. Vol. 188. P. 49–65.

Såstad S. M. Genetic and environmental sources of variation in leaf morphology of *Sphagnum fallax* and *Sphagnum isoviitae* (Bryopsida): comparison of experiments conducted in the field and laboratory // *Can. J. Bot.* 1999. Vol. 77. P. 1–10.

Såstad S. M., Flatberg K. I. Leaf size and shape in the *Sphagnum recurvum* complex: taxonomic significance and habitat variation // *J. Bryol.* 1994. Vol. 18. P. 261–275.

Såstad S. M., Stenøien H. K., Flatberg K. I. Species delimitation and relationships of the *Sphagnum recurvum* complex (Bryophyta) – as revealed by isozyme and RAPD markers // *Syst. Bot.* 1999. Vol. 24, no. 1. P. 95–107. doi: 10.2307/2419389

Shaw A. J., Cox C. J., Buck M. R., Devos N., Buchanan A. M., Cave L., Seppelt R., Shaw B., Larrain J., Andrus R. E., Greilhuber J., Temsch E. M. Newly resolved relationships in an early land plant lineage: Bryophyta class Sphagnopsida (peat mosses) // *Am. J. Bot.* 2010. Vol. 97, no. 9. P. 1511–1531. doi: 10.3732/ajb.1000055

Skre O., Oechel W. C. Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska // *Oecologia*. 1981. Vol. 48. P. 50–59.

Vitt D. H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes // In: *Bryophyte Biology* / Shaw A. J., Goffinet B. (eds.). Cambridge University Press, 2000. P. 312–343.

Vitt D. H., Chee Wai-Lin. The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada // *Vegetatio*. 1990. Vol. 89. P. 87–106.

Vitt D. H., Crum H., Snider J. A. The vertical zonation of Sphagnum species in hummock-hollow complexes in Northern Michigan // *Mich. Bot.* 1975. Vol. 14. P. 190–200.

Weltzin J. F., Harth C., Bridgman S. D., Pastor J., Vonderharr M. Production and microtopography of bog bryophytes: response to warming and water-Table manipulations // *Oecologia*. Vol. 128. 2001. P. 557–565.

Поступила в редакцию 21.07.2017

References

Alisov B. P. *Klimat SSSR* [The climat of the USSR]. Moscow: MGU, 1956. 126 p.

Boiko M. F. *Mokhopodibni stepovoi zoni Ukraini* [Bryophytes of the Ukrainian Steppe zone]. Kherson: Ailant, 2009. 264 p.

Dem'yanov V. V., Savel'eva E. A. *Geostatistika: teoriya i praktika* [Geostatistics: Theory and Practice]. Moscow: Nauka, 2010. 327 p.

Grabovik S. I., Antipin V. K. Lineinyi prirost i velichina zhivoi chasti nekotorykh vidov sfagnovykh mkhov i ikh svyaz' s gidrometeorologicheskimi pokazatelyami [Linear increament and living part of some Sphagna in relation to hydrometeorological parameters]. *Ekologo-biol. osobennosti i produktivnost' rastenii bolot* [Ecological and biological features and productivity of mire plants]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 195–203.

Ivchenko T. G. *Rastitel'nost' bolot Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Mires vegetation in the Ilmenskiy State Reserve]. *Rastitel'nost' Rossii*. 2013. No. 2. P. 38–62.

Ignatova E. A., Ignatov M. S., Bezgodov A. G. *Mkhi Visherskogo zapovednika* (Permskaya oblast', Severnyi

Ural) [Mosses of the Vishera State Reserve (Perm Region, Northern Ural Mountains)]. *Arctoa*. 1996. Vol. 6. P. 7–19. doi: 10.15298/arctoa.06.02

Kvasov D. D. *Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnykh ozer i vnutrennikh morei Vostochnoi Evropy* [Late Quaternary history of large lakes and inland seas of Eastern Europe]. Leningrad: Nauka, 1974. 278 p.

Kurnaev S. F. *Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR* [Forest growth zoning of the USSR]. Moscow: Nauka, 1973. 203 p.

Maksimov A. I. *Fitotsenoticheskoe znachenie i ekologiya nekotorykh sfagnovykh mkhov Karelii* [Ecology of several peat mosses in Karelia and their role in plant communities]. *Ekologo-biol. osobennosti i produktivnost' rastenii bolot* [Ecological and biological features and productivity of mire plants]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 187–195.

Popov S. Yu. *Ispol'zovanie metodov geostatistiki dlya modelirovaniya arealov vidov* (na primere vidov roda Sphagnum) [Modeling the species distribution range based on the geostatistical techniques (example of Sphagnum mosses)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans.

KarRC RAS]. 2017. No. 6. P. 70–83. doi: 10.17076/bg558

Popov S. Yu., Fedosov V. E. Tsenoticheskoe raspredelenie i ekologicheskie predpochteniya sfagnovykh mkhov (Sphagnaceae) v severnoi taige Evropeiskoi Rossii (Pinezhskii zapovednik, Arkhangel'skaya oblast') [Coenotic distribution and ecological preferences of Sphagna in Northern taiga, European Russia (Pinega State Reserve, Arkhangelsk Region)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 9. P. 3–29. doi: 10.17076/eco610

Savel'ev A. A., Mukharamova S. S., Pilyugin A. G., Chizhikova N. A. Geostatisticheskii analiz dannykh v ekologii i prirodopol'zovanii (s primeneniem paketa R) [Geostatistical data analysis in ecology and nature management (using the R package)]. Kazan': KFU, 2012. 120 p.

Savich-Lyubitskaya L. I. Flora sporovykh rastenii SSSR. T. 1. Listostebel'nye mkhi (1). Sfagnovyte (torfyanye) mkhi [Flora of spore plants of the USSR. Vol. 1. Mosses (1). Peat mosses]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1952. 254 p.

Sluka Z. A. Ob izmenchivosti steblevykh list'ev u *Sphagnum apiculatum* H. Lindb. [On the variabilities of stem leaves of *Sphagnum apiculatum* H. Lindb.]. *Vestnik MGU* [Moscow Univ. Bull]. 1966. No. 5. P. 73–77.

Smagin V. A., Noskova M. G., Antipin V. K., Boichuk M. A. Raznoobrazie i fitotsenoticheskaya rol' mkhov na bolotakh yugo-zapada Arkhangel'skoi oblasti i sopredel'nykh territorii [Diversity and phytosociological role of mosses in mires of southwestern Arkhangelsk Region and adjacent territories]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 1. P. 75–96. doi: 10.17076/bg382

Smolyanitskii L. Ya. Nekotorye zakonomernosti formirovaniya derniny sfagnovykh mkhov [Several trends in formation of peat moss ecads]. *Botanicheskii zhurn.* [Bot. J.]. 1977. Vol. 62, no. 9. P. 1261–1272.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Ann. Bot. Fenn.* 1968. Vol. 5. P. 169–211.

BIOCLIM project. 2009. URL: <http://www.andra.fr/bioclim> (accessed: 21.06.2018).

Clymo R. S. Experiment on breakdown of Sphagnum in two bogs. *J. Ecol.* 1965. Vol. 53. P. 747–757.

Clymo R. S., Hayward P. M. The ecology of Sphagnum. *Bryophyte ecology*. London: Chapman Hall, 1982. P. 229–289.

Daniels R. E. Isozyme variation in populations of *Sphagnum recurvum* var. *mucronatum* from Britain and Finland. *J. Bryol.* 1985. Vol. 13. P. 563–570.

Daniels R. E., Eddy A. Handbook of European Sphagna. London: HMSO, 1990. 263 p.

Flatberg K. I. The European taxa in the Sphagnum recurvum complex. 2. Amended descriptions of *Sphagnum brevifolium* and *S. fallax*. *Lindbergia*. 1991. Vol. 17. P. 96–110.

Flatberg K. I. The European taxa in the Sphagnum recurvum complex. 1. *Sphagnum isoviitae* sp. Nov. *J. Bryol.* 1992. Vol. 17. P. 1–13.

Garret A. K. Systematics of the Sphagnum recurvum Complex: Morphological Variation, Hybridization and the Delineation of Intermediate Taxa. Master Thesis. Duke. 2015. P. 62.

Gerdol R., Petraglia A., Bragazza L., Iacumin P., Brancaleoni L. Nitrogen deposition interacts with climate in affecting production and decomposition rates in Sphagnum mosses. *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 1810–1821.

Grinnel J. The niche-relationships of the California Thrasher. *Foundation of Ecology*. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 1991. P. 118–125.

Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.

Mazing V., Svirezhev Yu. M., Löffler H., Patten B. C. Wetlands in the biosphere. *Wetlands and Shallow Continental Water Bodies*. 1990. Vol. 1. P. 313–344.

Popov S. Yu. The climatic patterning of Sphagnum sect. Sphagnum species distribution in the East European Plain. *Arctoa*. 2016. Vol. 25, no. 2. P. 298–317.

Popov S. Yu. Distribution pattern of seven polytrichum species in the east european plain and Eastern Fennoscandia. *Botanica Pacifica*. 2018. Vol. 7, no. 1. P. 25–40. doi: 10.17581/bp.2018.07108

Rochefort L., Vitt D. H., Bayley S. E. Growth, production, and decomposition dynamics of Sphagnum under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*. 1990. Vol. 71, no. 5. P. 1986–2000.

Rydin H., Gunnarsson U., Sundberg S. The role of Sphagnum in peatland development and persistence. *Boreal peatland ecosystems, ecological studies*. Springer-Verlag, Berlin, 2006. Vol. 188. P. 49–65.

Såstad S. M. Genetic and environmental sources of variation in leaf morphology of *Sphagnum fallax* and *Sphagnum isoviitae* (Bryopsida): comparison of experiments conducted in the field and laboratory. *Can. J. Bot.* 1999. Vol. 77. P. 1–10.

Såstad S. M., Flatberg K. I. Leaf size and shape in the *Sphagnum recurvum* complex: taxonomic significance and habitat variation. *J. Bryol.* 1994. Vol. 18. P. 261–275.

Såstad S. M., Stenøien H. K., Flatberg K. I. Species delimitation and relationships of the *Sphagnum recurvum* complex (Bryophyta) – as revealed by isozyme and RAPD markers. *Sys. Bot.* 1999. Vol. 24, no. 1. P. 95–107. doi: 10.2307/2419389

Shaw A. J., Cox C. J., Buck M. R., Devos N., Buchanan A. M., Cave L., Seppelt R., Shaw B., Larrain J., Andrus R. E., Greilhuber J., Temsch E. M. Newly resolved relationships in an early land plant lineage: Bryophyta class Sphagnopsida (peat mosses). *Am. J. Bot.* 2010. Vol. 97, no. 9. P. 1511–1531. doi: 10.3732/ajb.1000055

Skre O., Oechel W. C. Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. *Oecologia*. 1981. Vol. 48. P. 50–59.

Vitt D. H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, 2000. P. 312–343.

Vitt D. H., Chee W.-L. The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetatio*. 1990. Vol. 89. P. 87–106.

Vitt D. H., Crum H., Snider J. A. The vertical zonation of Sphagnum species in hummock-hollow com-

plexes in Northern Michigan. *Mich. Bot.* 1975. Vol. 14. P. 190–200.

Weltzin J. F., Harth C., Bridgham S. D., Pastor J., Vonderharr M. Production and microtopography of bog

bryophytes: response to warming and water-Table manipulations. *Oecologia*. Vol. 128. 2001. P. 557–565.

Received July 21, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Попов Сергей Юрьевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, Россия, 119992
эл. почта: sergei. popov. 2015@yandex.ru
тел.: 89057601867

CONTRIBUTOR:

Popov, Sergei

M. V. Lomonosov Moscow State University
1–12 Leninskiye Gory, 119992 Moscow, Russia
e-mail: sergei. popov. 2015@yandex.ru
tel.: +79057601867