

УДК 58.02 /57.042

## ПРИМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ЭЛЛЕНБЕРГА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ МАЛЫХ БОЛОТ КАРЕЛИИ

П. А. Игнашов\*, О. Л. Кузнецов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), \*paul.ignashov@gmail.com

Выполнен экологический анализ флоры сосудистых растений и 20 ассоциаций 63 малых болот в подзоне средней тайги Карелии с использованием экологических шкал Элленберга по четырем экологическим факторам (освещенность, степень увлажнения, реакция субстрата, обеспеченность субстрата азотом). Во флоре сосудистых растений преобладают в основном гелиофиты (57 %), гигрофиты (84 %), ацидофилы (58 %) и олиготрофы (72 %). Ординация синтаксонов показала, что ведущими факторами распределения сообществ в пространстве градиентов факторов среды являются кислотность и богатство субстрата азотом.

Ключевые слова: растительный покров; биоиндикация; экологический градиент

Для цитирования: Игнашов П. А., Кузнецов О. Л. Применение экологических шкал Элленберга при изучении флоры и растительности малых болот Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 8. С. 114–122. doi: 10.17076/eco1726

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт биологии КарНЦ РАН).

## P. A. Ignashov\*, O. L. Kuznetsov. USING ELLENBERG'S INDICATOR VALUES IN THE ANALYSIS OF THE FLORA AND VEGETATION OF SMALL MIRES IN KARELIA

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), \*paul.ignashov@gmail.com

Ecological analysis of the vascular plant flora and 20 associations on 63 small mid-boreal mires of Karelia was performed using Ellenberg's indicator values for four ecological factors (light, moisture, substrate reaction, substrate nitrogen). The flora is mainly dominated by heliophilous (57 %), hygrophytic (84 %), acidophilous (58 %) and oligotrophic (72 %) species of vascular plants. Ordination of the syntaxa shows that the leading factors for the distribution of communities in the space of ecological gradient factors are substrate acidity and richness in nitrogen.

Keywords: vegetation; bioindication; ecological gradient

## Введение

Болотные экосистемы характеризуются высоким разнообразием экологических условий. На разных типах болот представлены биотопы, резко различающиеся по условиям водно-минерального питания: от омбротрофных с атмосферным питанием до эвтрофных жестководных с кальцефильной флорой. Это обуславливает специфический состав флоры разных болотных биотопов, а на экологических характеристиках состава сообществ базируются классификации растительности болот и типологии болотных массивов.

Разделение болотных растений на группы по степени богатства их местообитаний известно с начала XX века – с работ К. Вебера, впервые выделившего олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные группы болотных растений и типы болот. Индикационным свойствам болотных растений, составлению экологических рядов и групп видов посвящен целый ряд работ [Трасс, 1955; Брадис, 1972; Лопатин, 1983]. Однако их результаты базируются не на массовых аналитических исследованиях свойств биотопов, а на личном опыте авторов.

Распространенным методом фитоиндикации является оценка режимов экологических факторов среды по шкалам, представляющим собой таблицы с экологическими характеристиками видов, выраженными в баллах. В настоящее время в фитоценологии широко используются различные экологические шкалы, базирующиеся на разных подходах. Л. Г. Раменский [1956] разработал метод амплитудных шкал, в которых вид оценивается в интервале экологического фактора с учетом его проективного покрытия. Подобные шкалы разработаны и Д. Г. Цыгановым [1983] для Центральной России и использованы рядом авторов для оценки местообитаний сфагновых мхов [Зверев, Бабешина, 2009; Попов, Федосов, 2017], а также растительных сообществ болот [Волкова, 2018]. На основе многочисленных количественных измерений факторов среды немецкий ботаник Х. Элленберг [Ellenberg, 1974; Ellenberg, Leuschner, 2010] разработал оптимальные (точечные) экологические шкалы для видов растений Центральной Европы. Шкалы

Элленберга широко используются в Европе. В ряде публикаций отмечается их высокая надежность и возможность дополнять или, в некоторых случаях, заменять инструментальные измерения факторов среды, при этом авторы рекомендуют их корректировать для конкретного региона исследования [Diekmann, 1995; Diekmann, Dupré, 1997; Hill et al., 2000; Lawesson, Mark, 2000; Wamelink et al., 2002; Godefroid, Dana, 2007]. Шкалы Элленберга использовались и проверялись инструментально в условиях европейской части России [Булохов, 1992; Дегтева, Новаковский, 2012], авторы отмечают их хорошую согласованность с другими шкалами и возможность применения в условиях России. Использовались они и при характеристике флоры верховых болот Беларуси, при оценке экологических условий их растительных сообществ [Зеленкевич и др., 2016].

Нами шкалы Элленберга [Ellenberg, Leuschner, 2010] применены для экологического анализа флоры сосудистых растений малых болот среднетаежной подзоны Карелии, а также экологической характеристики растительности болот путем определения синфитоиндикационных оценок выделенных на них синтаксонов по четырем факторам среды: влажность, освещенность, реакция субстрата и обеспеченность субстрата азотом.

## Материалы и методы

Исследования выполнялись в 2013–2017 годах на пяти модельных территориях (МТ), расположенных в основных ландшафтах среднетаежной Карелии: водно-ледниковом холмистогрядовом (МТ I и II), моренном равнинном (МТ III), денудационно-тектоническом грядовом (МТ IV), озерном равнинном (МТ V) (рис. 1).

Разнообразие природных условий (геологических, геоморфологических, гидрологических и биогеографических) привело к формированию в районе исследований довольно широкого спектра типов болот. Маршрутным методом изучена флора и растительность 63 малых болотных массивов. Малыми, согласно методике оценки торфяных месторождений России, считаются болота площадью менее 100 га. Площадь большей части исследованных

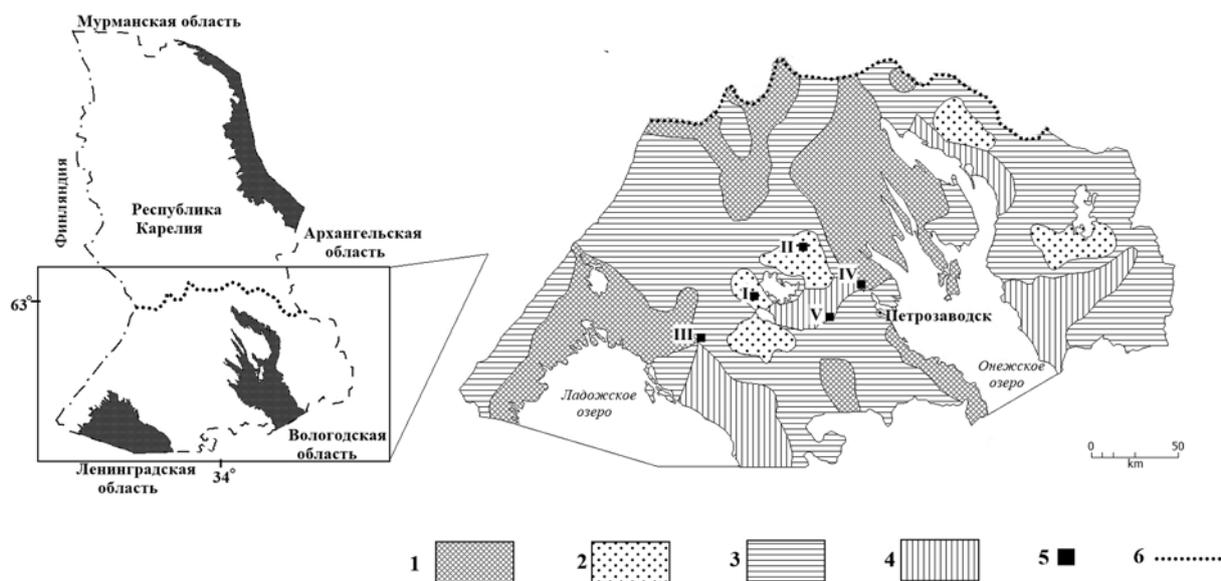


Рис. 1. Район исследований.

Рельеф [по: Lukashov, 2003]: 1 – денудационно-тектонический грядовой; 2 – аккумулятивные ледораздельные возвышенности; 3 – моренные равнины; 4 – водно-ледниковые равнины; 5 – модельные территории (I – Вешкельская возвышенность; II – Вохтозерская возвышенность; III – с. Колатсельга; IV – с. Гомсельга; V – п. Матросы); 6 – граница подзон северной и средней тайги

Fig. 1. Study area.

Terrain [after: Lukashov, 2003]: 1 – tectonic denudation; 2 – interlobate (morainic ridges) accumulative uplands; 3 – morainic plain; 4 – glaciolacustrine, lacustrine plains; 5 – model sites (I – Veshkelskaya upland; II – Vokhtozerskaya upland; III – s. Kolatsetlga; IV – s. Gomselga; V – s. Matrosy); 6 – border of the northern and middle taiga subzones

болот (39) – от 1 до 10 га, 11 массивов имеют площадь 11–20 га, 4 – 21–30 га, 4 – 31–40 га, 3 – 41–50 га, 1 болото – 52 га и 1 – 90 га, их общая площадь составляет 915 га. На каждом болоте для выявления состава флоры выполнялся его обход по границам с суходолом, а также обследование центральной части с составлением списка выявленных видов, сбором гербария для последующего определения сложных таксонов, включая мхи, и выполнением ряда геоботанических описаний. Исследование растительности проводилось по общепринятым методам [Программа..., 1974; Методы..., 2001; Миркин, Наумова, 2017].

Геоботанические описания выполнялись на временных пробных площадях (10×10 м) или в границах конкретного фитоценоза, в наиболее однородных участках. На болотных участках с комплексным строением растительного покрова описания выполнялись на каждом элементе микрорельефа. Для каждого геоботанического описания выполнена оценка условий местообитаний по шкалам Элленберга для сосудистых растений (освещенность (L), степень увлажнения (F), реакция субстрата (R), обеспеченность субстрата азотом (N)) по формуле взвешенного среднего с учетом проективного

покрытия видов [Дегтева, Новаковский, 2012]. Балльные оценки для ряда видов мхов, представленные в таблицах [Ellenberg, Leuschner, 2010], не отражают их экологию в нашем регионе, поэтому мхи в описаниях не включались в оценку условий их местообитаний. В дальнейшем требуется разработка региональных экологических шкал для мхов.

Классификация растительных сообществ выполнена с использованием принципов тополого-экологической классификации [Påhlsson, 1994; Кузнецов, 2006а, б]. На основании данных о видовом составе, проективном покрытии, положении сообществ в микрорельефе был выделен ряд синтаксонов, которые мы рассматриваем в ранге ассоциаций. Для выделенных ассоциаций синфитоиндикационные оценки определялись по шкалам Элленберга [Ellenberg, Leuschner, 2010] на основе среднего значения в геоботанических описаниях, отнесенных к ней.

С помощью метода неметрического шкалирования (NMS) [Clarke, 1993; Джонгман и др., 1999] проведена ординация наших описаний, а также ассоциаций с целью определения их связи с экологическими факторами. Операция проводилась в программе PAST [Hammer et al., 2001].

## Результаты и обсуждение

**Флора.** На исследованных болотах выявлено 229 видов сосудистых растений, что составляет 80 % флоры болот Карелии. Преимущественно «верными» болотам являются 94 вида (41 %), которые рассматриваются как флороценотическое ядро флоры (ЯФ). Полученные результаты экологического анализа свидетельствуют (табл. 1), что в составе исследованной флоры по отношению к освещенности преобладают относительно теневыносливые растения – сциогелиофиты (46 %, 105 видов). Гелиофиты составляют 33 % (75 видов), причем в ЯФ они превали-

руют (57 %, 54 вида), поскольку изученные болота являются безлесными или слабооблесенными. Это является также причиной малой доли участия сциофитов и гелиосциофитов – 14 % (33 вида) в общей флоре и всего 7 % (7 видов) в ЯФ. По отношению к увлажнению преобладают ультрагигрофиты и гигрофиты (55 %, 126 видов), они представлены видами мочажин и ковров, ключевых и аллювиальных участков. Роль этой группы еще выше в ЯФ (84 %, 78 видов). Гидрофитами являются 12 % (27 видов), в ЯФ их 6 % (6 видов). Мезофитная группа (мезофиты, гигромезофиты и мезогигрофиты) составляет 20 % (46 видов) и состоит в основном из растений, встречаю-

Таблица 1. Распределение сосудистых растений флоры малых болот Карелии по отношению к экологическим факторам (на основании экологических шкал Элленберга)

Table 1. Distribution of vascular plants of the flora of small mires in Karelia in relation to the ecological factors (based on Ellenberg's indicator values)

Экоморфа (баллы по Элленбергу) Ecomorph (Ellenberg's indicator values)	Флора в целом Common flora, %	Ядро Floristic core, %
По отношению к освещенности (Light intensity factor)		
Сциофиты / Sciophytes (1–3)	4	1
Гелиосциофиты / Heliosciophyte (4–5)	10	6
Сциогелиофиты / Scioheliophytes (6–7)	46	29
Гелиофиты / Heliophytes (8–9)	33	57
Индиферентные / Indifferent	3	0
Нет данных / No data	4	6
По отношению к увлажнению (Moisture factor)		
Мезофиты / Mesophytes (4)	3	1
Гигромезофиты / Hygromesophytes (5)	10	1
Мезогигрофиты / Mesohygrophytes (6)	7	1
Гигрофиты / Hygrophytes (7–8)	25	28
Ультрагигрофиты / Ultra-hygrophytes (9)	30	55
Гидрофиты / Hydrophytes (10)	6	4
Аэрогидатофиты / Aerohydatophytes (11)	3	0
Гидатофиты / Hydatophytes (12)	3	2
Индиферентные / Indifferent	9	1
Нет данных / No data	4	6
По отношению к реакции субстрата (Substrate reaction)		
Крайние ацидофилы / Ultra-acidophytes (1)	4	9
Ацидофилы / Acidophytes (2–3)	15	22
Умеренные ацидофилы / Relative acidophytes (4–6)	29	28
Нейтрофилы / Neutrophytes (7–8)	24	16
Индиферентные / Indifferent	23	19
Нет данных / No data	4	6
По отношению к обеспеченности субстрата азотом (Substrate nitrogen)		
Ультраолиготрофы / Ultra-oligotrophic plants (1)	6	11
Олиготрофы / Oligotrophic plants (2)	24	41
Мезоолиготрофы / Mesoligotrophic plants (3)	16	19
Олигомезотрофы / Oligomesotrophic plants (4)	12	12
Мезотрофы / Mesotrophic plants (5)	7	5
Эвмезотрофы / Eumesotrophic plants (6)	10	3
Мезоэвтрофы / Mesoeutrophic plants (7)	5	1
Эвтрофы / Eutrophic plants (8–9)	4	0
Индиферентные / Indifferent	10	1
Нет данных / No data	5	6

щихся в экотонной полосе болото-лес. Лишь небольшая часть мезофитов входит в ЯФ (3 %, 3 вида).

По отношению к степени кислотности субстрата преобладают умеренные ацидофилы – 29 % (67 видов). На ацидофилы и крайние ацидофилы приходится 19 % (44 вида). К нейтрофилам относится 24 % (55 видов), к индифферентным – 23 % (53 вида). В ЯФ выше доля ацидофилов и крайних ацидофилов – 31 % (29 видов), к умеренным ацидофилам относится 28 % (26 видов).

По отношению к богатству субстрата минеральным азотом во флоре преобладают олиготрофные растения (46 %, 106 видов), а в ЯФ их доля составляет 71 % (67 видов). К группе мезотрофов относится 19 % (40 видов), к эвтрофам – 9 % (21 вид), к индифферентным – 10 % (24 вида). В ЯФ всего 8 видов (8 %) мезотрофов и один мезоэвтроф. Это свидетельствует о преобладании на исследованных болотах биотопов, питающихся преимущественно атмосферными и слабominерализованными грунтовыми водами.

зотрофов относится 19 % (40 видов), к эвтрофам – 9 % (21 вид), к индифферентным – 10 % (24 вида). В ЯФ всего 8 видов (8 %) мезотрофов и один мезоэвтроф. Это свидетельствует о преобладании на исследованных болотах биотопов, питающихся преимущественно атмосферными и слабominерализованными грунтовыми водами.

**Растительность.** В растительном покрове на исследованных болотах тополого-экологическим методом выделено 20 ассоциаций, для которых определены синфитоиндикационные оценки (табл. 2). Они свидетельствуют о широком спектре экологических условий на этих болотах. Значения по богатству субстрата

Таблица 2. Синфитоиндикационные оценки выделенных ассоциаций (1–20) малых болот средней тайги Карелии (на основании экологических шкал Элленберга)

Table 2. Synphytoindication evaluation of associations (1–20) in small mires of the middle taiga of Karelia (based on Ellenberg's indicator values)

№	Синтаксон / Syntaxon	L	F	R	N
<b>ОМБРОТРОФНЫЙ ТИП / OMBROTROPHIC TYPE</b>					
ОМБРОТРОФНЫЙ КЛАСС / OMBROTROPHIC CLASS					
Группа ассоциаций древесно-сфагновая / Woody-Sphagnum group of associations					
1	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Chamaedaphne calyculata</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i>	7,5	8,5	2,0	1,5
Группа ассоциаций кустарничково-сфагновая кочковая / Hummocks dwarf shrub-Sphagnum group of associations					
2	<i>Chamaedaphne calyculata</i> – <i>Sphagnum fuscum</i>	7,8	8,5	2,0	1,4
3	<i>Chamaedaphne calyculata</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i>	7,7	8,7	1,8	1,4
4	<i>Andromeda polifolia</i> – <i>Sphagnum capillifolium</i>	8,2	8,6	1,9	1,3
Группа ассоциаций травяно-сфагновая ковровая / Carpets herb-Sphagnum group of associations					
5	<i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum balticum</i>	8,0	8,9	2,1	1,4
Группа ассоциаций травяно-моховая мочажинная / Hollow herb-Sphagnum group of associations					
6	<i>Scheuchzeria palustris</i> – <i>Sphagnum majus</i>	8,2	8,9	2,2	1,7
7	<i>Rhynchospora alba</i> – <i>Sphagnum majus</i>	8,3	9,0	2,3	1,6
8	<i>Scheuchzeria palustris</i> – <i>Hepaticae</i>	8,2	8,9	2,5	1,8
<b>МИНЕРОТРОФНЫЙ ТИП / MINEROTROPHIC TYPE</b>					
ОЛИГОТРОФНЫЙ КЛАСС / OLIGOTROPHIC CLASS					
Группа ассоциаций травяно-сфагновая ковровая / Carpets herb-Sphagnum group of associations					
9	<i>Carex rostrata</i> – <i>Sphagnum fallax</i>	8,0	9,0	2,2	2,1
МЕЗОТРОФНЫЙ КЛАСС / MESOTROPHIC CLASS					
Группа ассоциаций древесно-травяная / Woody-herb group of associations					
10	<i>Betula pubescens</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> – <i>Sphagnum centrale</i>	7,6	8,7	3,2	2,6
Группа ассоциаций травяно-сфагновая / Herb-Sphagnum group of associations					
11	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> – <i>Sphagnum subsecundum</i>	8,0	9,2	3,4	2,7
12	<i>Carex rostrata</i> – <i>Sphagnum riparium</i>	7,8	8,9	3,2	2,7
Группа ассоциаций травяная топяная аллювиальная / Flooding herb group of associations					
13	<i>Carex omskiana</i> – <i>Comarum palustre</i>	8,0	9,4	4,4	4,0
14	<i>Equisetum fluviatile</i> – <i>Calla palustris</i>	7,3	9,1	5,2	4,3
<b>ЭВТРОФНЫЙ КЛАСС / EUTROPHIC CLASS</b>					
Группа ассоциаций древесно-моховая / Woody-herb group of associations					
15	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Sphagnum warnstorffii</i>	6,9	7,6	3,5	2,6
Группа ассоциаций травяно-сфагновая ковровая / Carpets herb-Sphagnum group of associations					
16	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Sphagnum warnstorffii</i>	7,7	9,1	4,1	3,1
Группа ассоциаций травяно-гипновая / Herb-brown moss group of associations					
17	<i>Carex livida</i> – <i>Scorpidium scorpioides</i>	8,3	9,3	3,4	2,5
18	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Scorpidium scorpioides</i>	8,3	9,2	3,4	2,4
Группа ассоциаций травяно-моховая ключевая / Spring herb-moss group of associations					
19	<i>Carex flava</i> – <i>Sphagnum teres</i>	8,0	8,9	5,0	3,3
20	<i>Bistorta officinalis</i> – <i>Paludella squarrosa</i>	7,5	8,6	4,4	3,8

минеральным азотом (N) и кислотности (R) ниже в омбротрофных ассоциациях, чем в минеротрофных. Оценки освещенности (L) и увлажнения (F) подтверждают обоснованность выделения групп ассоциаций по структуре сообществ, их приуроченности к элементам микрорельефа и режиму увлажнения.

При сравнении полученных значений синфитоиндикационных оценок омбротрофных сообществ с оценками для аналогичных сообществ верховых болот Беларуси [Зеленкевич и др., 2016] выявлены некоторые различия, наши оценки по отдельным параметрам несколько выше. Это объясняется различием в методе оценки – в Беларуси она проводилась с учетом мохового покрова, мы же делали только с учетом сосудистых растений. Тем не менее сохраняется четкое различие оценок разных по трофности и приуроченности к элементам микрорельефа сообществ. Так, наша омбротрофная древесно-сфагновая ассоциация *Pinus sylvestris*–*Chamaedaphne calyculata*–*Sphagnum angustifolium* имеет показатели: L – 7,5; F – 8,5; R – 2,0; N – 1,5. В Беларуси подобная ассоциация *Sphagno*–*Pinetum sylvestris* имеет

следующие средние оценки: L – 7,32; F – 7,46; R – 1,66; N – 1,33. На существенные отличия показателей по увлажнению и реакции повлиял учет *Sphagnum fuscum*<sup>1</sup> в белорусской ассоциации. Минеротрофная ассоциация *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax* у нас характеризуется так: L – 8,0; F – 9,0; R – 2,2; N – 2,1. В Беларуси для подобной ассоциации *Caricetum rostratae* показатели следующие: L – 7,63; F – 8,27; R – 2,44; N – 2,02. Здесь на отличия по освещенности и увлажнению повлиял низкий балл этих факторов для *Sphagnum fallax*.

С помощью неметрического многомерного шкалирования (NMS) выполнена ординация синтаксонов в пространстве экологических факторов. Она позволила выявить связи между растительными сообществами, а также их отношение к основным экологическим факторам, рассчитанным с использованием шкал Элленберга [Ellenberg, Leuschner, 2010]. Ординационная диаграмма синтаксонов представлена на рис. 2.

<sup>1</sup> Номенклатура сосудистых растений по: Черепанов, 1995; мхов по: Ignatov et al., 2006.

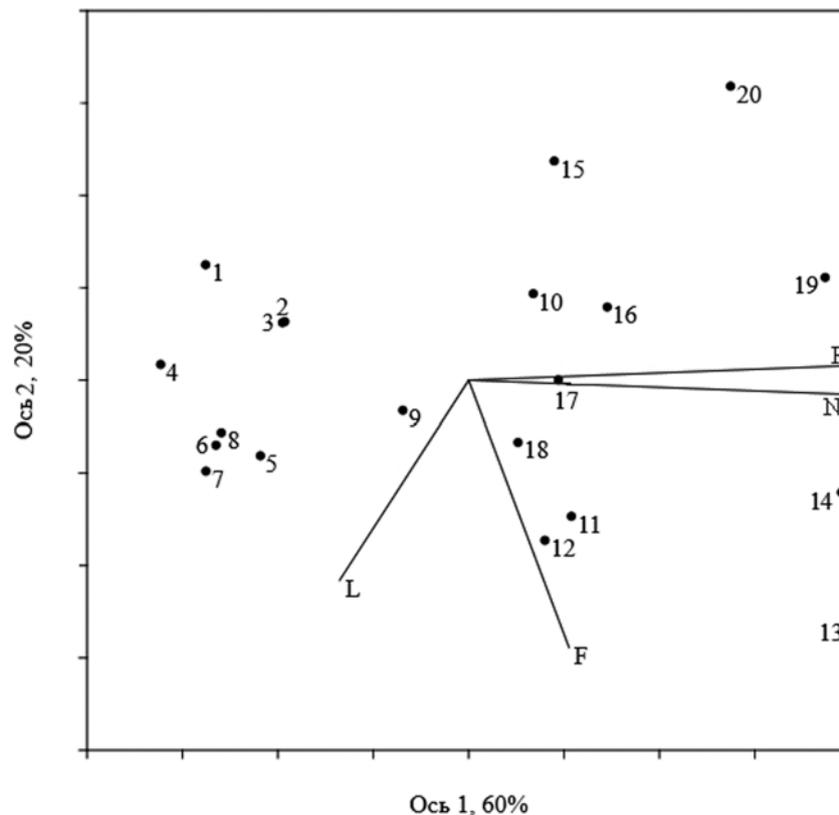


Рис. 2. NMS-ординация выделенных синтаксонов болот и векторы экологических факторов Элленберга (названия ассоциаций см. в табл. 2)

Fig. 2. NMS ordination of mire vegetation communities and vectors of Ellenberg's ecological factors (for associations titles see Table 2)

Первая ось является основным градиентом и объясняет 60 % общей дисперсии, вторая – 20 %. С первой осью коррелируют факторы богатства почв минеральным азотом (N) ( $R = 0,96$ ) и кислотности почв (R) ( $0,95$ ). Таким образом, растительные сообщества распределяются по первой оси вдоль градиента трофности от крайне бедных омбротрофных мочажин верхних болот (асс. 6–8) до эвтрофных сообществ ключевых болот (асс. 19, 20) и мезоэвтрофных сообществ прибрежных болотных участков (асс. 11, 13, 14), испытывающих аллювиальное влияние.

Со второй ординационной осью отрицательно коррелируют факторы увлажнения (F) ( $-0,77$ ) и освещенности (L) ( $-0,60$ ), таким образом, на оси 2 растительные сообщества располагаются вдоль градиента увлажнения, а также связанной с этим степенью облесения, которая непосредственно обуславливает и степень освещенности под древесным пологом. К верхней части ординационной диаграммы приурочены облесенные сообщества с сомкнутостью древостоя 0,2–0,4, с переменным водным режимом и меньшей освещенностью напочвенного покрова (асс. 15). В нижней половине диаграммы расположены сообщества, не имеющие древесного яруса и характеризующиеся высоким уровнем болотных вод в течение вегетационного периода.

## Заключение

Результаты синфитоиндикационных оценок синтаксонов исследованных болот, полученные с помощью экологических шкал Элленберга, свидетельствуют о хорошей согласованности тополого-экологической классификации растительности болот с показателями экологических факторов их местообитаний. Ведущими факторами распределения сообществ болот в пространстве градиентов факторов среды являются кислотность и богатство субстрата азотом. Фактор увлажнения имеет меньшее значение, поскольку болота развиваются в условиях обильного увлажнения. Однако необходимо провести калибровку шкал Элленберга для ряда видов сосудистых растений, а в первую очередь – для мхов, обитающих на болотах в регионах Европейского Севера, с целью более точной экологической оценки флоры и растительных сообществ.

Во флоре болот Карелии представлены сосудистые растения, сильно различающиеся по отношению к каждому из экологических факторов. В ядре флоры сосудистых растений исследованных болот преобладают гигрофиты

(84 %), ацидофилы (58 %), олиготрофы (72 %) и гелиофиты (57 %). Малые болота хорошо отражают разнообразие растительного покрова болот среднетаежной Карелии и обеспечивают его сохранение. Они могут служить объектами экологического мониторинга болотных экосистем региона.

## Литература

- Брадис Е. М.* Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. С. 29–38.
- Булохов А. Д.* Синтаксономия Южного Нечерноземья: анализ спектров жизненных форм и экобиоморф // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 5. С. 83–90.
- Волкова Е. М.* Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: дис. ... докт. биол. наук. Тула, 2018. 453 с.
- Дегтева С. В., Новаковский А. Б.* Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна Верхней и Средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 183 с.
- Джонгман Р. Г., Тер Брак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р.* Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
- Зверев А. А., Бабешина Л. Г.* Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: объекты, материалы и методические основы // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 325. С. 167–173.
- Зеленкевич Н. А., Груммо Д. Г., Созинов О. В., Галанина О. В.* Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск: СтройМедиаПроект, 2016. 244 с.
- Кузнецов О. Л.* Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006а. 53 с.
- Кузнецов О. Л.* Флора и растительность болот Карелии // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006б. С. 145–159.
- Лопатин В. Д.* Экологические ряды растительности болот // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 5–38.
- Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова:* Сб. ст. / Отв. ред. Е. Ф. Марковская. Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 320 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Введение в современную науку о растительности. М.: ГЕОС, 2017. 280 с.
- Попов С. Ю., Федосов В. Э.* Ценотическое распределение и экологические предпочтения сфагновых мхов (*Sphagnaceae*) в северной тайге Европейской России (Пинежский заповедник, Архангельская область) // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 9. С. 3–29. doi: 10.17076/есo610
- Программа и методика биогеоценологических исследований* / Отв. ред. Н. В. Дылис. М.: Наука, 1974. 403 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Трасс Х. Х. Флора и растительность низинных болот Западной Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1955. 24 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Australian Journal of Ecology*. 1993. Vol. 18. P. 117–143.

Diekmann M. Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreo-nemoral zone in Sweden. *Ecography*. 1995. Vol. 18, no. 2. P. 178–189.

Diekmann M., Dupré C. Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis // *Journal of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8. P. 855–864.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // *Scripta geobotanica*. Göttingen. 1974. 97 s.

Ellenberg H., Leuschner C. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart: Ulmer, 2010. 1334 p.

Godefroid S., Dana E. D. Can Ellenberg's indicator values for Mediterranean plants be used outside their region of definition? // *Journal of Biogeography*. 2007. Vol. 34. P. 62–68. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01582.x

Hammer R., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9.

Hill M. O., Roy D. B., Mountford J. O., Bunce R. G. H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // *J. Appl. Ecol.* 2000. Vol. 37. P. 3–15. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00466.x

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zhelezнова G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01

Lawesson J. E., Mark S. pH and Ellenberg reaction values for Danish forest plants // *Proceedings of the IAVS Symposium: Vegetation science in retrospective and perspective*. Uppsala: Oplulus Press, 2000. P. 151–153.

Lukashov A. D. Geomorphological characteristic. Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. P. 12–17.

Påhlsson L. (ed.). *Vegetationstyper i Norden*. Köpenhamn; 1994. 627 s.

Wamelink G. W. W., Joosten V., van Dobbe H. F., Berendse F. Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements // *Journal of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13, no. 2. P. 269–278.

## References

Bradis E. M. The vegetation cover of mire as an indicator of their type in terms of nutrition. *Osnovnye printsipy izucheniya bolotnykh biogeotsenozov = Basic Principles of Studying Mire Biogeocenoses*. Leningrad: Nauka; 1972. P. 29–38. (In Russ.)

Bulokhov A. D. Syntaxonomy of Southern Nechernozemye: Analysis of spectra of life forms and ecobiomorphs. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1992;97(5):83–90. (In Russ.)

Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 1993;18:117–143.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states. St. Petersburg: Mir i sem'ya; 1995. 992 p. (In Russ.)

Degteva S. V., Novakovskii A. B. Ecologycenosis species groups of vascular plants in phytocenoses of landscapes in the Upper and Middle Pechora basin. Ekaterinburg: UB RAS Publ.; 2012. 183 p. (In Russ.)

Diekmann M. Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreo-nemoral zone in Sweden. *Ecography*. 1995;18(2):178–189.

Diekmann M., Dupré C. Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science*. 1997;8:855–864.

Dylis N. V. (ed.) Program and methodology of biogeocological research. Moscow: Nauka; 1974. 403 p. (In Russ.)

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Göttingen; 1974. 97 p.

Ellenberg H., Leuschner C. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart: Ulmer, 2010. 1334 p.

Godefroid S., Dana E. D. Can Ellenberg's indicator values for Mediterranean plants be used outside their region of definition? *Journal of Biogeography*. 2007;34: 62–68. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01582.x

Hammer R., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1–9.

Hill M. O., Roy D. B., Mountford J. O., Bunce R. G. H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology*. 2000;37:3-15. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00466.x

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N.,

Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01

Jongman R. H. G., ter Braak C. J. F., van Tongeren O. F. R. Data analysis in community and landscape ecology. Moscow: RASKhN Publ.; 1999. 306 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. Flora and vegetation of mires in Karelia. *Bolotnye ekosistemy severa Evropy: raznoobrazie, dinamika, uglerodnyi balans, resursy i okhrana = Mire ecosystems in Northern Europe: Diversity, dynamics, carbon balance, resources and conservation. Proceedings of international symposium*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2006. P. 145–159. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. Structure and dynamics of the vegetation cover of mire ecosystems of Karelia: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2006. 53 p. (In Russ.)

Lawesson J. E., Mark S. pH and Ellenberg reaction values for Danish forest plants. *Vegetation science in retrospective and perspective: Proceedings of the IAVS Symposium*. Uppsala: Opulus Press; 2000. P.151–153.

Lopatin V. D. Ecological series of mire vegetation. *Struktura rastitel'nosti i resursy bolot Karelii = Vegetation structure and resources of mires in Karelia*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1983. P. 5–38. (In Russ.)

Lukashov A. D. Geomorphological characteristic. Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. P. 12–17.

Markovskaya E. F. (ed.) Methods for field and laboratory studies of plants and vegetation cover: Collected papers. Petrozavodsk: PetrGU; 2001. 320 p. (In Russ.)

Mirkin B. M., Naumova L. G. Introduction to the modern science of vegetation. Moscow: GEOS; 2017. 280 p. (In Russ.)

Påhlsson L. (ed.). Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn; 1994. 627 p.

Popov S. Y., Fedosov V. E. Coenotic distribution and ecological preferences of sphagna in northern taiga, European Russia (Pinezhsky Strict Nature Reserve, Arkhangelsk Region). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2017(9):3–29. doi: 10.17076/eco610 (In Russ.)

Ramenskii L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. Ecological assessment of forage grasslands based on vegetative cover. Moscow: Sel'khozgiz; 1956. 472 p. (In Russ.)

Trass H. H. Flora and vegetation of fens of Western Estonia: Summary of PhD (PhD. of Biol.) thesis. Tartu, 1955. 24 p. (In Russ.)

Tsyganov D. N. Phytoindication of ecological regimes in the mixed forests zone. Moscow: Nauka; 1983. 198 p. (In Russ.)

Volkova E. M. Mires of Middle-Russian Upland: Genesis, structural and functional features, environmental significance: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Tula; 2018. 453 p. (In Russ.)

Wamelink G. W. W., Joosten V., van Dobben H. F., Berendse F. Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *Journal of Vegetation Science*. 2002;13(2):269–278.

Zeliankevich N. A., Grummo D. G., Sozinov O. V., Galanina O. V. Flora and vegetation of the raised bogs of Belarus. Minsk: StroyMediaProekt; 2016. 244 p. (In Russ.)

Zverev A. A., Babeshina L. G. Assessment of the conditions of habitats of Sphagnum mosses in the West Siberian plain by the key environmental factors: Objects, data and methodical basis. *Tomsk State University Journal*. 2009;325:167–173. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 01.12.2022; принята к публикации / accepted: 12.12.2022.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Игнашов Павел Алексеевич

младший научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: paul.ignashov@gmail.com

### Кузнецов Олег Леонидович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

## CONTRIBUTORS:

### Ignashov, Pavel

Junior Researcher

### Kuznetsov, Oleg

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher