

УДК 582.32 (1–751.1) (470.11)

ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ СФАГНОВЫХ МХОВ (*SPHAGNACEAE*) В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ (ПИНЕЖСКИЙ ЗАПОВЕДНИК, АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С. Ю. Попов, В. Э. Федосов

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Рассматривается биотопическое распределение и отношение к ведущим экологическим факторам 23 видов сфагновых мхов из Пинежского заповедника (64°35' N, 43°02' E). Эколога-ценотический анализ проведен на основе статистической обработки и систематизации 584 геоботанических описаний, охватывающих полный спектр местообитаний заповедника. Показано, что широко распространенные (или часто встречающиеся) виды являются наиболее эвритопными и характеризуются наибольшими показателями фитоценотической значимости в одном или нескольких местообитаниях. Виды, встречающиеся спорадически, обладают средними фитоценотическими показателями и меньшей эвритопностью. Виды редкие являются наименьшими показателями фитоценотической значимости. По фитоценотической значимости видов в группах ассоциаций и группах местообитаний определены их экологические оптимумы и биотопическое распределение в целом. Из 23 видов сфагновых мхов 16 видов произрастают как в лесах, так и на болотах, 6 видов (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, *S. balticum*) являются болотными, а один вид (*S. wulfianum*) – исключительно лесным. Наибольшее видовое разнообразие сфагновых мхов приходится на переходные болота. Верховые болота и заболоченные леса характеризуются чуть меньшими показателями разнообразия. Наименьшее видовое разнообразие сфагновых мхов наблюдается на низинных болотах и во влажнотравных лесах. Кластерный анализ позволил разбить 23 вида сфагнов на 6 групп, отличающихся своим отношением к экологическим факторам (влажность, трофность, богатство азотом, кислотность, освещенность). С помощью кластерного и дисперсионного анализов показано, что виды сфагновых мхов делят экологическое пространство в первую очередь по факторам богатства субстрата, а увлажненность субстрата является наименее значимым фактором. По результатам исследований приводятся уточненные значения региональных экологических индексов Д. Н. Цыганова, рассчитанные для 23 видов сфагновых мхов северной тайги Европейской России.

Ключевые слова: сфагнум; северная тайга; Пинежский заповедник; экологические шкалы; ценотическое распределение видов; экологический оптимум; статистический анализ; эколого-ценотический анализ мхов.

S. Yu. Popov, V. E. Fedosov. COENOTIC DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL PREFERENCES OF SPHAGNA IN NORTHERN TAIGA, EUROPEAN RUSSIA (PINEZHISKY STRICT NATURE RESERVE, ARKHANGELSK REGION)

Here we consider the coenotic distribution of 23 species of the genus *Sphagnum* and their relation to prime ecological factors in Pinezhsky Strict Nature Reserve (Arkhangelsk

Region, north of European Russia). Ecologo-coenotic analysis was performed on the basis of 584 relevés, which cover the entire range of habitats. The relevés were systematized and processed by multivariate techniques. The species ecological optima and distribution among habitats as a whole were determined by calculating the species' phytocoenotic significance in groups of associations and groups of habitats. It was found that widespread (or frequently occurring) species are the most eurytopic and are characterized by the highest phytocoenotic significance in one or more habitats. Species that occur sporadically have average phytocoenotic indices and are less eurytopic. Rare species are stenotopic with low values of phytocoenotic significance. Sixteen species among 23 occur both in boggy forests and in open bogs. Six species (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, *S. balticum*) are associated only with bogs and *S. wulfianum* occurs only in boggy forests. Fens and poor fens have the highest value of Sphagnum species diversity. Bogs and boggy forests have a somewhat lower diversity. Rich fens and wet herbaceous forests are characterized by the lowest value of Sphagnum diversity. Cluster analysis made it possible to sort the 23 Sphagnum species into 6 groups which differ in their relation to environmental factors (humidity, trophicity, nitrogen richness, acidity, shading). It was shown by using cluster analysis and ANOVA that Sphagnum species differentiate ecological space first of all by richness and secondly by humidity. We specified Tsyganov's ecological indexes for all the considered species in the northern taiga subzone of European Russia.

Key words: Sphagnum; northern taiga; Pinezhsky Strict Nature Reserve; ecological scales; coenotic distribution; phytocoenotic optimum; multivariate statistics; ecologo-coenotic analysis of mosses.

Введение

Экология видов рода *Sphagnum* изучалась многими исследователями [Vitt et al., 1975; Clymo, Hayward, 1982; Rochefort et al., 1990; Vitt, Chee, 1990; Vitt, 2000; Бабешина и др., 2004, 2011; Rydin et al., 2006, а в Европейской России – Смоляницкий, 1977; Максимов, 1982, 1984; Попов, 1996, 2000; Ивченко, 2013; Смагин и др., 2017]. В последнее десятилетие проводились работы по изучению распределения мхов в рамках единиц ряда классификаций растительности [Шестакова, 2005; Рубцова, 2011; Кармазина, 2013; и др.]. Однако в силу разницы подходов к выделяемым синтаксономическим единицам, отсутствию в них классификации местообитаний содержащуюся в этих работах информацию о ценотическом распределении сфагновых мхов достаточно трудно унифицировать. В связи с этим целью настоящей работы является выявление биотопического распределения в целом и экологических предпочтений (экологических оптимумов) видов рода *Sphagnum* в северной тайге Европейской России на статистической основе. Отдельные методические приемы, применяемые в данной работе, сами по себе не являются чем-то новым. Однако их синтез, возможно, поможет в будущем бриологам (и специалистам по другим группам растений) облегчить эколого-ценотический анализ видов.

В экологии существует понятие фундаментальной и реализованной экологической ниши

[Hutchinson, 1957, 1965]. Последнюю также называют фитоценотической, поскольку она представляет собой положение вида в пределах естественных сообществ. Если анализировать биотопическое распределение видов не только по их присутствию, но по фитоценотической значимости, легко обнаружить фитоценотический (синэкологический) оптимум видов, т. е. определить набор сообществ, в которых виды обладают наибольшей фитоценотической значимостью [Работнов, 1974]. Л. Б. Заугольнова [1985] предлагает в качестве фитоценотического оптимума вида рассматривать сообщества, в которых вид, среди всего спектра сообществ, им занимаемых, характеризуется максимальными показателями встречаемости и обилия. Этот подход к изучению экологических ниш видов и был использован в настоящей работе.

В качестве ключевого участка для изучения биотопического распределения сфагновых мхов в северной тайге была выбрана территория Пинежского заповедника. ГПЗ «Пинежский» расположен в Пинежском районе Архангельской области (64°35' N, 43°02' E). Площадь его составляет 51807 га. Территория заповедника находится на юго-восточной окраине Беломорско-Кулойского плато [Структура..., 2000]. Перепады абсолютных отметок рельефа здесь колеблются от 20 до 180 м над уровнем моря. Такая амплитуда высот обусловлена во многом карстовыми процессами, происходящими в подстилающих палеозойских породах,

состоящих из гипсов, ангидритов и доломитов пермского возраста [Сабуров, 1972; Шаврина, Малков, 2000]. На значительной части территории эти породы перекрыты четвертичными отложениями – супесчаной и суглинистой моренной последней стадии Валдайского оледенения, в которой слой суглинка (чаще всего легкого) перекрыт сверху маломощным слоем супеси (до 50 см), реже – песка. Изредка встречаются песчаные гряды, по всей видимости, флювиогляциального происхождения (озы). Вследствие такого строения материнские породы на водораздельных поверхностях представляют собой двучлен, а на аккумулятивных участках рельефа сложены суглинистой моренной, перекрытой сверху делювием плоскостного смыва. Мощность моренных отложений колеблется от нуля до нескольких десятков метров [Сабуров, 1972; Горячкин, 2000].

Благодаря такому рельефу и географическому положению на территории Пинежского заповедника сосредоточено высокое разнообразие ландшафтов и растительных сообществ, присущих северной тайге Европейской России. Это особенно благоприятно для изучения биотопического распределения сфагновых мхов: здесь встречаются как обширные сильновыпуклые болота с грядово-мочажинным комплексом, относящиеся к северо-восточно-европейскому типу сфагновых верховых болот [Юрковская, 1980], так и европейско-западносибирские переходные болота, небольшие слабовыпуклые верховые и переходные болота, переходные и низинные болота ключевого типа в местах выхода карбонатных и гипсовых вод, а также типичные для северотаежной подзоны заболоченные сфагновые и долгомошные леса. В связи с этим территорию заповедника можно рассматривать как репрезентативный участок для изучения разнообразия местообитаний сфагновых мхов северной тайги Европейской России.

Методы

Геоботанические описания травяно-кустарничкового и мохового ярусов во всех типах растительности (леса, луга, болота и т. д.) выполнялись на пробных площадях размером 10 × 10 м. Такой размер площади является минимальным для выявления флористического разнообразия в лесных сообществах [Корчагин, 1964]. Производилась глазомерная оценка проективного покрытия (в % от общей площади) для каждого вида травяно-кустарничкового и мохового ярусов. При проведении полевых работ мы стремились описать

всю растительность, а не только биотопы со сфагновыми мхами, для того чтобы охватить все экологическое пространство местообитаний и растительных сообществ. Описания составлялись на полевых маршрутах, которые планировались с таким расчетом, чтобы они проходили основные ландшафтные урочища заповедника, занимающие разную площадь и характеризующиеся своими особенностями растительности [Попов, 2016а]. Таким образом, описаниями было охвачено практически полное разнообразие сообществ заповедника во всех ландшафтах, а число описаний каждого биотопа примерно пропорционально занимаемой им площади на изученной территории [Попов, 2017а]. Всего сделано 584 описания растительных сообществ. Образцы видов сфагновых мхов, собиравшиеся при составлении геоботанических описаний, были определены автором настоящей работы. Названия видов мхов приводятся по [Ignatov et al., 2006], сосудистых растений – по [Пучнина, 2008].

По данным полевых описаний составлена классификация растительности на основе принципов, предложенных Д. Н. Сабуровым [1972], с применением современных методов многомерной статистики и ординации [Смирнов, Ханина, 2004]. Проверка достоверности выделения групп ассоциаций проводилась с помощью дискриминантного анализа. Ординация сообществ проводилась методом бестрендового анализа соответствий (DCA) в пакете PC-ORD 4.0 [McCune, Grace, 2002]. 584 геоботанических описания были классифицированы в 6 классов ассоциаций и 28 групп ассоциаций (табл. 1).

Описания объединялись по доминирующей биоэкогруппе в классы ассоциаций (циклы – по [Сабуров, 1972]). Класс кустарничково-зеленомошных лесов выделялся по преобладанию видов рода *Vaccinium*, бореального мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda* и др.) и зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum* и др.). Класс сфагновых лесов выделялся по преобладанию гигро- и гидрофильных видов сфагновых мхов, таких как *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. riparium*. Класс травяных лесов выделялся по преобладанию травяных многолетников (*Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum* и др.) [Сабуров, 1972]. Для долгомошных лесов, помимо присутствия в описаниях *Polytrichum commune*, учитывалось присутствие психрофильных видов сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *S. wulfianum*) [Попов, 2015]. Класс травяно-кустарничковых лесов

Таблица 1. Список синтаксонов Пинежского заповедника

Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Число описаний
Кустарничково-зеленомошный	Ельники черничные	69
	Сосняки черничные	64
	Березняки черничные	19
Долгомошный	Ельники долгомошные	31
	Сосняки долгомошные	2
	Березняки долгомошные	7
Сфагновый	Ельники сфагновые	12
	Ельники травяно-сфагновые	10
	Сосняки сфагновые	17
	Березняки травяно-сфагновые	8
	Ивняки травяно-сфагновые	4
	Болота верховые	83
	Болота переходные	72
	Болота низинные ключевые комплексные	25
Травяно-гипновый	Болота низинные травяно-гипновые	9
Травяно-кустарничковый	Ельники разнотравные	12
	Лиственничники разнотравные	7
	Березняки разнотравные	12
	Осинники разнотравные	6
Травяной	Ельники влажнотравные	17
	Ельники широкоотравные	41
	Березняки влажнотравные	6
	Березняки широкоотравные	24
	Сероольшаники влажнотравные	1
	Ивняки влажнотравные	6
Луга	Луга влажнотравные	11
	Луга высокотравные	6
	Луга разнотравные	3

выделялся по сочетанию в покрове видов кустарничково-зеленомошных и травяных лесов.

По преобладанию видов той или иной экологической группы выделялись группы ассоциаций (серии – по [Сабуров, 1972]) в пределах класса ассоциаций. В кустарничково-зеленомошных лесах выделялась черничная группа ассоциаций по преобладанию бореальных кустарничков и мелкотравья. В сфагновых лесах выделены травяно-сфагновая (по преобладанию *Equisetum sylvaticum*, *E. palustre*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* и мезотрофных видов сфагнов – *Sphagnum fallax* и *S. riparium*) и сфагновая (по преобладанию видов болотных сфагнов и вересковых кустарничков с пушицей) группы ассоциаций. В травяном классе выделены влажнотравная (по преобладанию бореальных гигрофитов) и широкоотравная (по преобладанию видов бореального и неморального широкоотравья) группы. Долгомошная группа выделялась по преобладанию видов группы хвоща лесного [Кутенков, Кузнецов, 2013]. В разнотравной группе помимо бореальных

кустарничков и мелкотравья значительной встречаемостью (по сравнению с черничной группой) характеризуются виды широкоотравья. Группа ассоциаций для болот выделялась по типу питания и генезису (верховые, переходные и т. д.).

Подробная характеристика синтаксонов, перечисленных в таблице 1, была дана ранее в ряде работ [Пучнина, 2000; Пучнина и др., 2008; Попов, Яковлева, 2008; Титова, Горячкин, 2008; Попов, 2016б, в, 2017б].

Экологические характеристики каждого синтаксона определялись по шкалам Д. Н. Цыганова [1983]. В каждом описании рассчитывались средневзвешенные значения (по обилию видов) для каждого описания по факторам: увлажнения почв (Hd), кислотности (Rc), трофности (Tr), обеспеченности почв азотом (Nt) и освещенности (Lc) [Заугольнова и др., 1995; Дегтева и др., 2001]. По значениям этих факторов в каждом описании с помощью кластерного анализа методом К-средних 28 групп ассоциаций были объединены в 12 групп

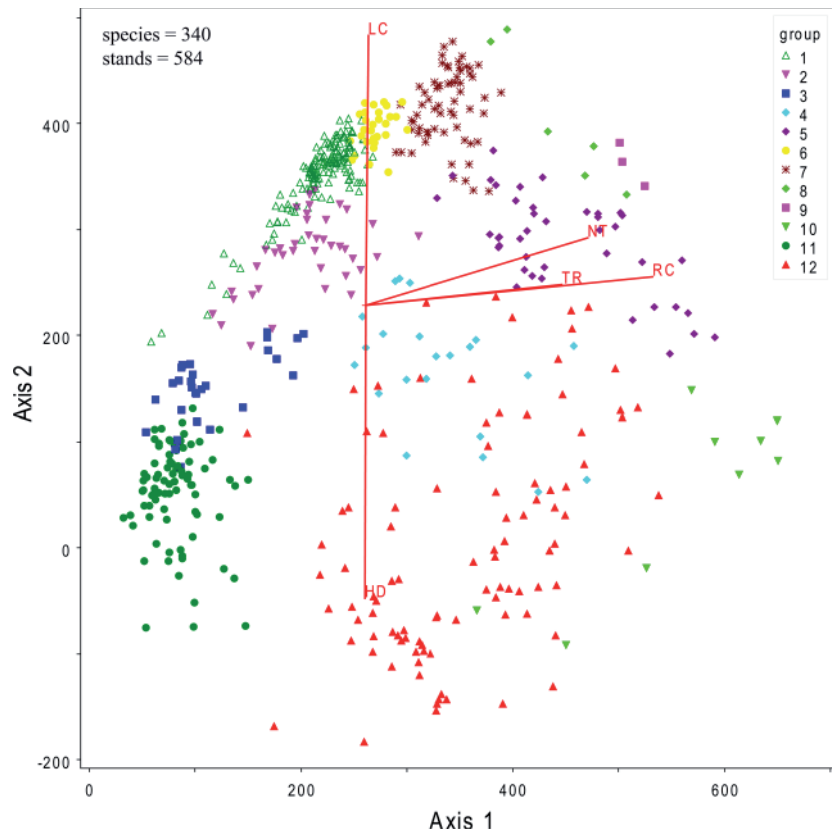


Рис. 1. Ординация 584 геоботанических описаний в осях DCA.

Здесь и на рис. 2, 6 группы местообитаний: 1 – сосняки, ельники и березняки черничные; 2 – сосняки, ельники и березняки долгомошные; 3 – сосняки и ельники сфагновые; 4 – ельники, березняки, ивняки травяно-сфагновые; 5 – ельники, березняки, сероольшаники, ивняки, луга влажнотравные; 6 – ельники, лиственничники и березняки разнотравные; 7 – ельники и березняки широколиственные; 8 – луга высокотравные; 9 – луга разнотравные; 10 – болота низинные травяно-гипновые; 11 – болота верховые; 12 – болота переходные и болота низинные ключевые комплексы. Вектора в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д. Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность (длина и угол наклона векторов пропорциональны величине коэффициента корреляции с осями варьирования DCA)

местообитаний (рис. 1, 2). Оценка значимости различий между значениями пяти экологических факторов (Nt, Hd, Rc, Tr, Lc) для выделенных групп местообитаний производилась по множественному непараметрическому критерию однородности Дункана, являющемуся одним из элементов дисперсионного анализа. Все выделенные группы различаются по этому критерию на уровне значимости $p < 0,05$. Матрица расстояний между кластерами, полученная этим методом, визуализировалась в виде дендрограммы по методу Уорда.

Для каждого вида сфагнового мха по балловым оценкам описаний были рассчитаны основные статистические показатели: средняя, медиана, минимум, максимум и стандартное отклонение по каждому из пяти экологических факторов. С помощью кластерного анализа

(метод К-средних) 23 вида сфагнов были объединены в 6 групп видов, сходных по отношению к факторам среды. Значимость различий видов по экологическим факторам также проверялась по критерию Дункана (значимость различий всех шести групп $p < 0,05$), а результат кластеризации отображался на дендрограмме (рис. 3).

По численным значениям экологических индексов для описаний, в которых был отмечен тот или иной вид сфагнума, оценивались его экологические предпочтения по данному фактору. Биотопическое распределение оценивалось на основе таблицы фитоценотической значимости видов. Последняя определяется через встречаемость (постоянство) и обилие [Миркин, Наумова, 1998]. Поэтому в качестве фитоценотического оптимума рассматривались сообщества, в которых класс постоянства

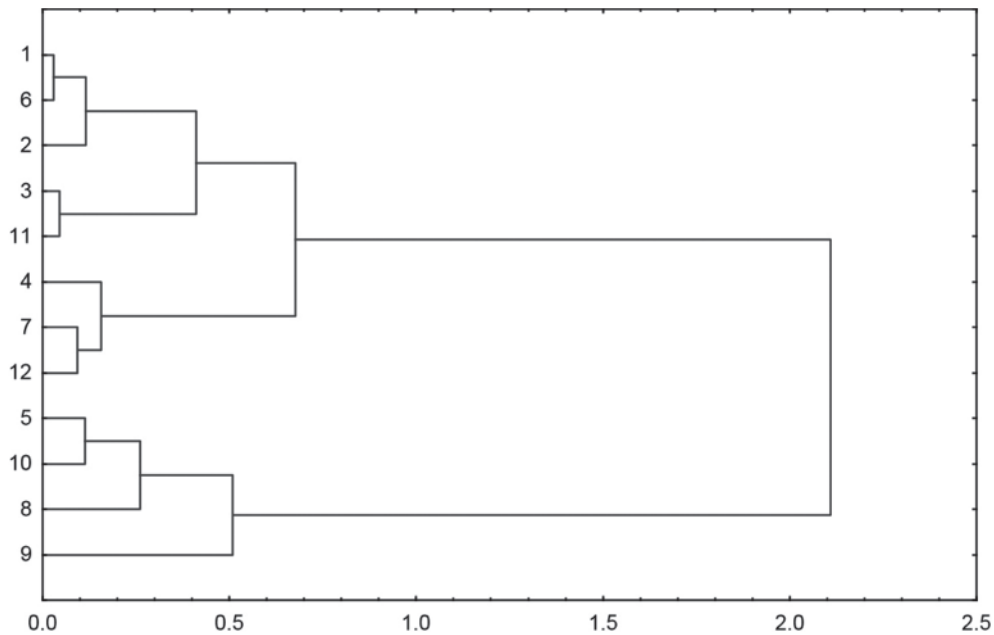


Рис. 2. Дендрограмма групп местообитаний. По вертикальной оси – группы местообитаний, по горизонтальной – расстояние между кластерами

вида составил не ниже IV, а класс обилия не ниже 3. Численные значения оптимумов по каждому экологическому фактору рассчитывались для каждого вида как среднее от значений экологических факторов по описаниям, относящимся к тем группам ассоциаций, в которых вид имеет наибольшую фитоценотическую значимость. Кроме того, в PC-ORD для каждого вида сфагновых мхов составлялись графики его фитоценотической значимости в ординационном пространстве описаний (Overlay from main matrix) [McCune, Grace, 2002].

Статистический анализ данных производился в программе Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

По данным бриологических исследований, в Пинежском заповеднике встречается 25 видов сфагновых мхов [Игнатов и др., 2008; Попов, Бурянина, 2012]. Из всех видов, отмеченных во флористических списках, в геоботанические описания не попали два – *Sphagnum contortum* и *S. compactum*, которые встречены в единичных местообитаниях. Поэтому дальнейший анализ будет проводиться для 23 видов (их список приводится ниже).

На рисунке 2 представлен результат ординации 584 описаний в первых двух осях варьирования DCA. Из рисунка видно, что значения осей имеют высокую корреляцию со значениями экологических факторов (вектора в центре облака точек): ось 2 – с влажностью почвы и освещенностью, ось 1 – со значениями

факторов богатства почвы. В таблице 2 приводятся значения их коэффициентов корреляции. Таким образом, рисунок 1 можно рассматривать и как визуализацию распределения сообществ и местообитаний в экологическом пространстве.

Таблица 2. Коэффициент корреляции Пирсона между значениями осей DCA и экологических факторов

Экологические шкалы	Ось 1	Ось 2
Hd	-0,06	-0,90
Tr	0,83	0,21
Nt	0,79	0,40
Rc	0,88	0,31
Lc	0,11	0,83

Нагрузки на оси составили 31,2 % на первую и 33,6 % на вторую. То, что нагрузка на первую ось меньше, чем на вторую, связано с применением вращения на 90°. Это было сделано для того, чтобы ось, коррелирующая со шкалой увлажненности, располагалась вертикально, а ось, коррелирующая со шкалами богатства субстрата, – горизонтально. Обе оси примерно в равном соотношении отвечают за степень разброса данных.

Ординация 12 выделенных групп местообитаний и дерево кластерного анализа показаны на рисунках 1 и 2.

Выделенные группы местообитаний отчетливо разделяются на четыре клады, отличающиеся друг от друга главным образом по трофности (рис. 2). В одну кладу объединяются леса

водораздельных пространств – черничные, разнотравные и долгомошные (группы 1, 6, 2), которые можно назвать мезоолиготрофными [Попов, 2016б]. Также отдельной кладой представлены олиготрофные леса на торфяных почвах и верховые болота (группы 3, 11). Травяно-сфагновые, широколиственные леса и переходные болота (группы 4, 7, 12) занимают на кластерограмме обособленное положение. Это мезотрофные и мезоэвтрофные местообитания [Попов, 2016б]. В одну большую кладу также обособились богатые влажнотравные леса, низинные болота и луга (группы 5, 10, 8, 9), которые можно назвать эвтрофными (рис. 2). Приводим характеристику выделенных групп местообитаний по растительности и положению растительных сообществ в рельефе.

Группа местообитаний 1. Черничные группы ассоциаций являются типичными лесными сообществами северной тайги. Они занимают наиболее дренированные позиции в рельефе. Характеризуются такими видами, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. Следует отметить, что сильно дренированных местообитаний в заповеднике нет. С этим связано отсутствие сосняков лишайниковых, которые относительно широко распространены на севере Архангельской области [Сабуров, 1972; Кучеров, Зверев, 2012]. Однако для анализа биотопического распределения сфагновых мхов их отсутствие не играет существенной роли, поскольку сфагновые мхи в таких лесах всегда отсутствуют.

Группа местообитаний 2. Долгомошные леса встречаются в лощинах и на водораздельных пространствах. В основном они представлены ельниками долгомошными. Сосняки долгомошные – достаточно редкая группа ассоциаций. Напочвенный покров характеризуется наличием *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *S. wulfianum*.

Группа местообитаний 3. Сфагновые группы ассоциаций характеризуются сомкнутым древостоем из сосны или ели с господством в покрове таких видов, как *Eriophorum vaginatum*, *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*.

Группа местообитаний 4. Травяно-сфагновые леса из ели и березы и ивняки (*Salix phylicifolia*) образуются в крупных и мелких лощинах с проточным увлажнением. Основными видами являются *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fallax*.

Группа местообитаний 5. Влажнотравные леса, ивняки (*Salix phylicifolia*) и луга представляют собой сообщества, образующиеся по тальвегам лощин с проточным увлажнением (в том числе и малых рек). Почвы, как правило, перегнойно-глеевые, реже – торфяно- или дерново-глеевые, на морене, делювии, суглинистом аллювии. В основном представлены биоценозами с доминированием таволги (*Filipendula ulmaria*), реже – *Calamagrostis langsdorffii*.

Группа местообитаний 6. Разнотравные ельники, березняки и лиственничники приурочены, как правило, к склонам от основной поверхности водоразделов к лощинам малых рек, занимая как бы переходное положение между бедными черничниками и богатыми влажнотравными лесами вдоль рек. Постоянные виды: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Orthilia secunda*, *Lycopodium annotium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Группа местообитаний 7. Широколиственные ельники и березняки являются для северной тайги не очень распространенными сообществами, поэтому они приурочены в основном к склонам карстовых воронок и долинам рек, где почвы достаточно богатые [Попов, 2016б]. Постоянные виды: *Rubus saxatilis*, *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Atragene sibirica*, *Oxalis acetosella*, *Melica nutans*, *Equisetum pratense*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus vernus*, *Hieracium murorum*, *Carex digitata*, *Milium effusum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Группа местообитаний 8. Разнотравные луга образуются в высокой пойме или на месте бывших сенокосов и характеризуются сочетанием в покрове луговых злаков – *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca gigantea*, *Poa pratensis* и видов лугового разнотравья – *Rumex thyrsiflorus*, *Silene vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Crepis paludosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Trifolium pratense*, *Achillea millefolium* и др.

Группа местообитаний 9. Высокоотравные луга приурочены к днищам карстовых логов и состоят из видов высокоотравья и лугового разнотравья: *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Elymus caninus*, *Delphinium elatum*, *Lysimachia vulgaris*, *Filipendula ulmaria* и др.

Группа местообитаний 10. По карстовым воронкам и в проточных понижениях встречаются низинные травяно-гипновые болота, без явных признаков ключевого питания,

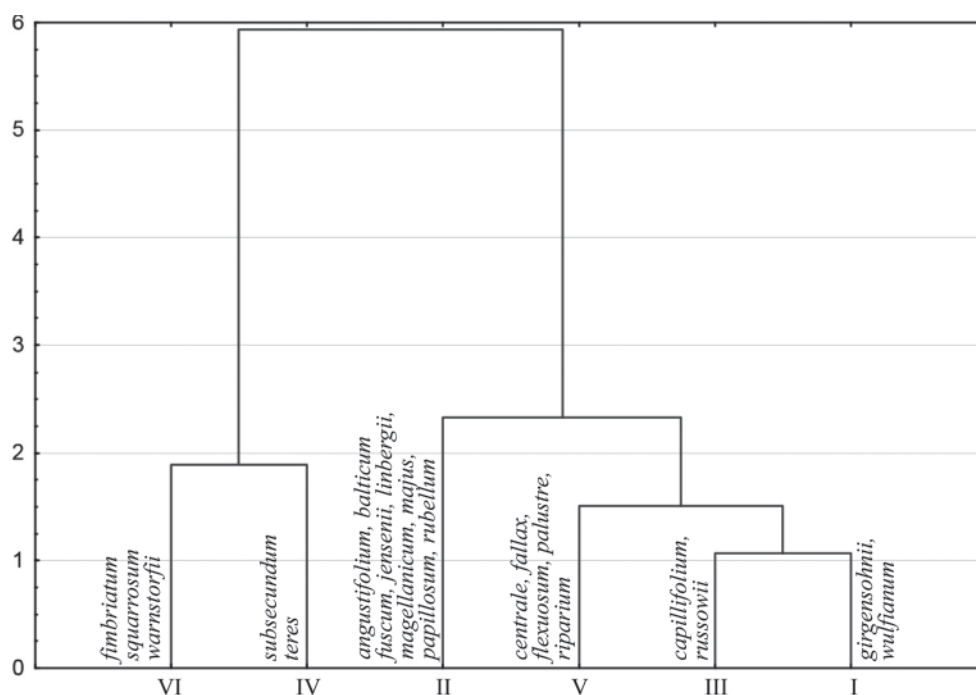


Рис. 3. Результаты кластерного анализа 23 видов сфагнов по значениям пяти экологических факторов. I, II, III, IV, V, VI – группы видов. По вертикальной оси – расстояние

растительный покров которых представлен такими видами, как *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Carex vesicaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Phragmites australis*, *Warnstorfia exannulata*, *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Cinclidium stygium*, *Tomentypnum nitens*.

Группа местообитаний 11. Верховые болота представлены пушицево-сфагновыми и кустарничково-сфагновыми облесенными и открытыми сообществами. Травяно-кустарничковый ярус представлен такими видами, как *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *C. pauciflora*, *Rhynchospora alba*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, и другими видами олиготрофных болот. Моховой ярус образован *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. fallax*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre* и др. Часто это могут быть довольно крупные болотные массивы, площадью более 1000 га.

Группа местообитаний 12. Переходные болота являются облесенными или открытыми осоково-сфагновыми. Травяно-кустарничковый ярус представлен здесь *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Eriophorum vaginatum*, *Menyanthes trifoliata*, иногда с примесью вересковых кустарничков. В моховом ярусе основным доминантом является *Sphagnum fallax*. По берегам карстовых озер часто встречаются низинные ключевые болота, характеризующиеся

наличием мощного слоя сфагнового низинного торфа (из *Sphagnum warnstorffii*), мощностью более 2 м, и подпиткой жесткими минеральными водами. Такие болота могут быть открытыми или облесены елью, березой или сосной. Для них характерно развитие кочковато-топяного микрорельефа, высокие кочки часто образованы *Sphagnum fuscum* с болотными кустарничками, типичными для верховых болот (*Empetrum nigrum*, *Betula nana*). Моховой ярус таких кочек имеет преимущественно атмосферное питание, а обитающие на них травы с глубокими корневыми системами питаются из грунтовых вод [Максимов, 1984]. В травяно-кустарничковом ярусе на ровных участках между кочками здесь произрастают *Bistorta major*, *Comarum palustre*, *Baeothryon alpinum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex rostrata*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Equisetum fluviatile*, *Filipendula ulmaria*, *Ligularia sibirica* и другие виды болотного разнотравья. Доминантами здесь являются *Carex nigra* и *C. lasiocarpa*. В моховом ярусе доминантом является *Sphagnum warnstorffii*, иногда с примесью гипновых мхов *Tomentypnum nitens*, *Cinclidium stygium*, *Meesia triquetra* и др.

Кластерный анализ 23 видов сфагновых мхов по значениям пяти экологических факторов (Hd, Tr, Rc, Nt, Lc) позволил разделить их на 6 групп, отличающихся по своим требованиям к условиям среды (рис. 3). Дисперсионный

Таблица 3. Результат дисперсионного анализа для выделенных групп видов

Фактор	Межгрупповая дисперсия	Внутригрупповая дисперсия	Критерий Фишера (F)	Уровень значимости (p)
Hd	3,78788	1,542005	8,35198	0,000386
Tr	4,31342	1,579058	9,28758	0,000209
Nt	11,46258	0,709813	54,90568	0,000000
Rc	33,54544	2,280160	50,02038	0,000000
Lc	6,62339	0,926830	24,29738	0,000000

Таблица 4. Средние значения экологических факторов по группам видов

Фактор	Группы видов					
	I	II	III	IV	V	VI
Hd	14,61706	15,72601	14,88720	15,99329	15,62210	15,10429
Tr	4,34004	3,95812	4,16739	5,09951	4,50988	5,08678
Nt	4,13007	2,80879	3,39292	4,01320	4,05160	4,72835
Rc	4,56820	3,44598	4,12010	6,98290	5,26788	6,19209
Lc	5,01292	3,20629	4,05117	3,28487	3,73307	4,06754

Таблица 5. Частота встречаемости, определенная как число описаний, в которых встречается вид (числитель), и число видов (знаменатель) сфагновых мхов для 6 групп видов в 12 группах местообитаний в описаниях со сфагновыми мхами

	Группы местообитаний	Группы видов						Число описаний со сфагнами	Число видов сфагнов
		VI	IV	II	V	III	I		
	1	–	–	–	–	13/2	17/1	30	3
	6	–	–	–	–	–	1/1	1	1
	2	1/1	–	5/2	12/3	22/2	31/2	71	10
	3	–	–	27/3	10/2	22/2	1/1	60	8
	11	–	–	83/9	1/1	15/2	0/	99	12
	4	6/3	–	–	19/4	7/1	10/2	42	10
	7	–	–	–	–	–	6/1	6	1
	12	31/3	3/1	30/9	72/5	3/1	1/1	140	20
	5	23/2	–	–	2/1	–	3/1	28	4
	10	3/1	2/2	–	–	–	–	5	3
	8	–	–	–	–	–	–	0	0
	9	–	–	–	–	–	–	0	0
	Число описаний со сфагнами	65	5	145	116	82	69	482	
	Число видов	3	2	9	5	2	2		23

анализ по результатам кластеризации (табл. 3) показывает, что наибольший вклад в разделение видов на группы вносят такие факторы, как кислотность (Rc) и богатство азотом (Nt). После этих факторов наибольший вес имеет освещенность (Lc). Такие факторы, как увлажненность (Hd) и трофность (Tr), вносят в кластеризацию наименьший вклад (табл. 3). Из рисунка 3 видно, что большинство групп (VI, IV, V, II) включают в себя виды, способные расти в разных случаях и на кочках, и в ковре, и в мочажинах. Представители же групп I и III четко отличаются от видов других групп тем, что способны произрастать в суходольных (черничных) лесах,

а в заболоченных лесах или на болотах встречаются только на кочках. Таким образом, сфагновые мхи делят экологическое пространство больше по отношению к факторам кислотности и насыщенности азотом, чем к влажности.

Сравнение групп видов по средним значениям экологических факторов (табл. 4) показывает, что группа II резко отличается по кислотности и насыщенности субстрата азотом – в нее входят виды верховых болот (рис. 3). Группы I и III отличаются от других групп видов меньшей требовательностью к увлажненности и освещенности (табл. 4). Между собой виды этих двух групп отличаются тем, что *Sphagnum*

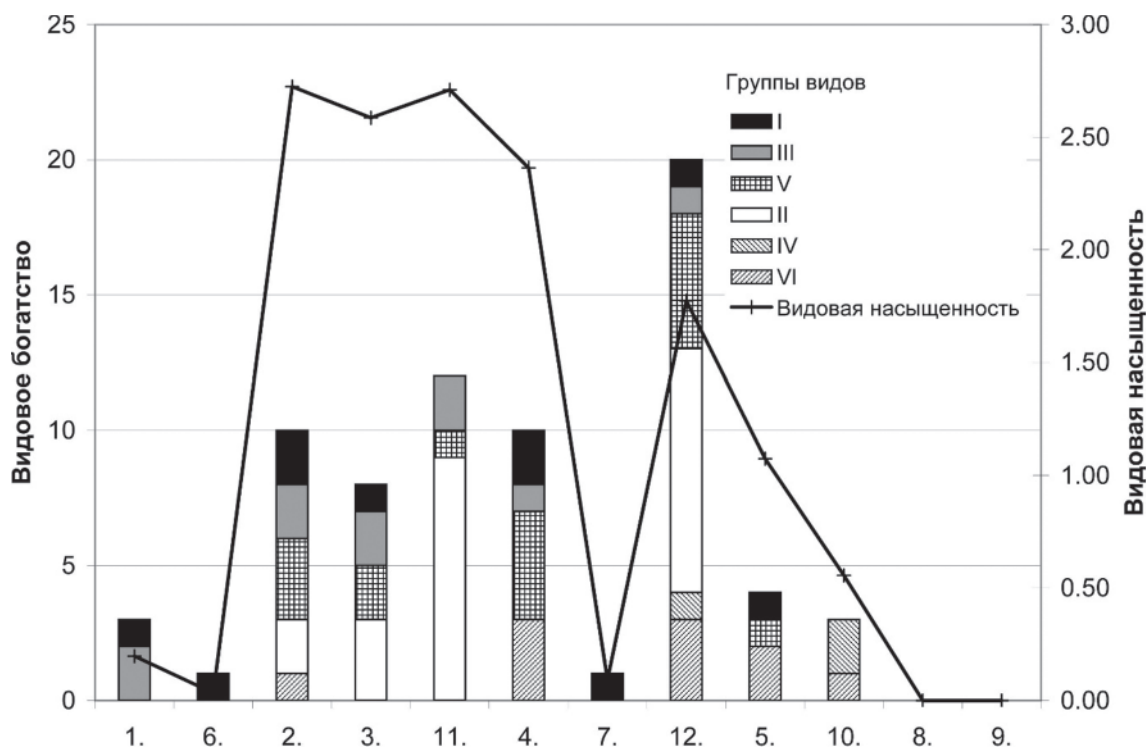


Рис. 4. Видовое богатство и видовая насыщенность сфагновых мхов в 12 группах местообитаний

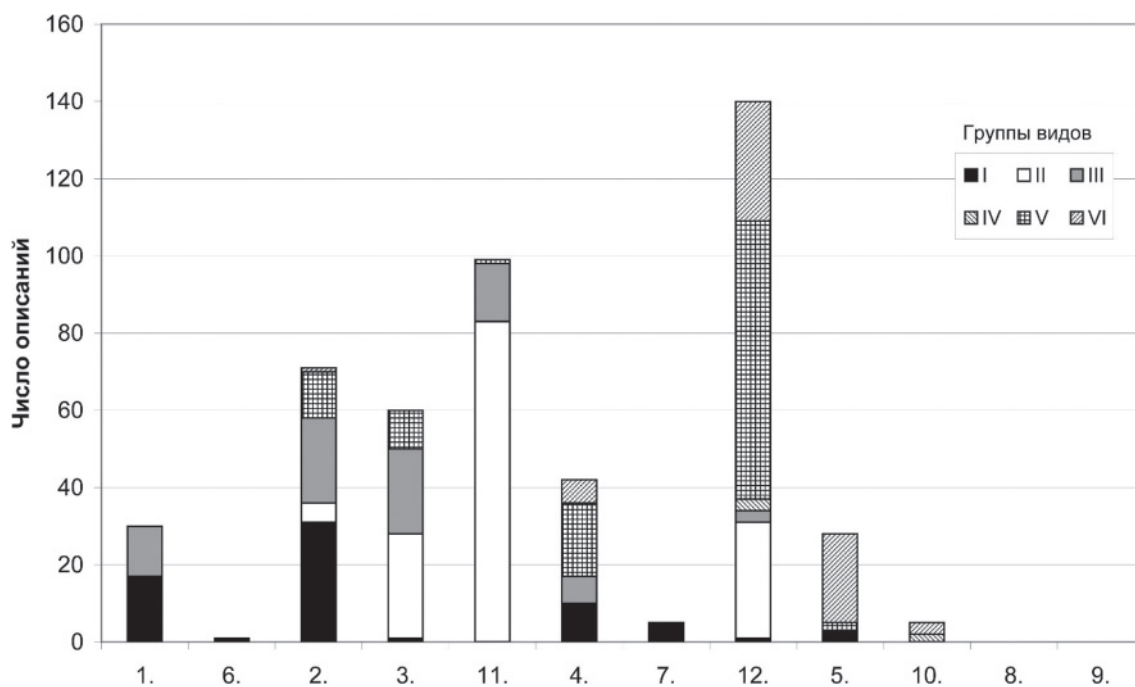


Рис. 5. Встречаемость групп видов сфагнов в 12 группах местообитаний

girgensohnii и *S. wulfianum* (группа I) способны расти в более затененных и более богатых местообитаниях, чем *S. capillifolium* и *S. russowii* (группа III), которые встречаются не только в заболоченных лесах, но и на кочках верховых болот. Виды групп VI и IV резко отличаются от других приуроченностью к более богатым и наименее кислым почвам. Между собой они имеют

отличия преимущественно по требовательности к условиям освещенности – *S. subsecundum* и *S. teres* (группа IV), гораздо реже встречаются в лесах, чем *S. fimbriatum*, *S. squarrosum* и *S. warnstorffii* (табл. 4). Виды V группы (рис. 3) можно охарактеризовать как эдификаторов переходных болот и мезотрофных заболоченных лесов (табл. 5).

Если сравнить группы местообитаний по таким фитоценотическим показателям, как видовое богатство, видовая насыщенность и встречаемость сфагновых мхов, можно заметить, что наибольшими значениями всех этих показателей характеризуются заболоченные леса (группы местообитаний 2, 3, 4) и торфяные болота (группы местообитаний 11 и 12). Из всех этих местообитаний самые большие значения фитоценотических показателей приходятся на переходные болота (группа местообитаний 12). Суходольные местообитания (группы местообитаний 6, 7, 5) и низинные болота (группа местообитаний 10) характеризуются минимальными их значениями (табл. 5; рис. 4 и 5).

Как видно из рисунка 5, наиболее психрофильные виды сфагнов (представители групп I и III) наибольшую встречаемость имеют в суходольных (группы местообитаний 1, 6, 7) и заболоченных (группы местообитаний 2, 3, 4) лесах. Олиготрофные виды (группа видов II) чаще встречаются на верховых болотах (группа местообитаний 11) и олиготрофных сфагновых (пушицево-сфагновых и мелкоосоково-сфагновых) лесах (группа местообитаний 3), а также на более богатых переходных болотах (группа местообитаний 12). Мезотрофные виды (группа видов V) наибольшую встречаемость имеют на переходных болотах (группа местообитаний 12) и травяно-сфагновых лесах (группа местообитаний 4), характеризующихся проточным увлажнением и мезотрофным типом питания. Виды мезоэвтрофной группы VI встречаются практически во всех местообитаниях, кроме суходольных лесов (группы местообитаний 1, 6) и олиготрофных переувлажненных местообитаний (группы местообитаний 3, 11), достигая наибольшей встречаемости на комплексных низинных ключевых болотах (группа местообитаний 12) и влажнотравных лесах (группа местообитаний 5) (рис. 5). Виды IV группы (*S. teres* и *S. subsecundum*), как и следовало ожидать, встречаются в небольших количествах только на низинных и переходных болотах (группы местообитаний 12, 10) (рис. 5).

Ценотическое распределение видов

Биотопическое распределение и фитоценотическая значимость видов в различных группах ассоциаций показаны в таблице 6 и на рисунке 6.

В черничных лесах (сосняках, ельниках, березняках) обитают только представители секции *Acutifolia* – *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*. Эти виды встречаются здесь с небольшим обилием и не всегда

(табл. 6), часто приурочены к микропонижениям на поверхности почвы.

В долгомошных лесах встречаются виды секций *Sphagnum*, *Acutifolia* и *Cuspidata*, *Squarrosa* и *Polyclada* (табл. 6). Наибольшую фитоценотическую значимость (среди сфагновых мхов) в таких лесах имеет *Sphagnum girgensohnii*. Иногда его ковер разрастается настолько, что значительно вытесняет *Polytrichum commune*. Остальные виды разбросаны отдельными латками посреди ковра из *Polytrichum commune* или формируют небольшие кочки.

В заболоченных олиготрофных сфагновых лесах основу мохового покрова формируют такие виды, как *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, по ковру из которых разрастаются на пнях, приствольных повышениях или на кочках *Sphagnum magellanicum* и некоторые другие виды из секций *Acutifolia* и *Cuspidata* (табл. 6).

В более мезотрофных травяно-сфагновых лесах моховой покров образует *Sphagnum fallax*, по ковру из которого виды практически из всех секций образуют кочки, а в обводненных межкочьях часто встречаются *Sphagnum riparium*, реже – *S. squarrosum* (табл. 6).

В эвтрофных, с проточным увлажнением влажнотравных лесах сфагны не образуют сплошного покрова. Они встречаются здесь отдельными дерновинками и в небольшом количестве. Наибольшую фитоценотическую значимость в таких лесах имеют *Sphagnum warnstorffii* и *S. squarrosum* (табл. 6; рис. 6). На влажнотравных лугах сфагны встречаются лишь изредка.

В разнотравных и широколиственных лесах, мало отличающихся по степени увлажненности от черничников, но более богатых по минеральному питанию, может иногда встречаться в небольших количествах *Sphagnum girgensohnii*. На богатых, со средним увлажнением высоколиственных и разнотравных лугах сфагны вообще не встречаются. Также сфагны отсутствуют в березняках и лиственничниках разнотравных. В этих биотопах отсутствие сфагновых мхов можно объяснить высокой дренированностью (для сфагнов) склоновых местообитаний.

Среди лесных сообществ наибольшим разнообразием по количеству видов сфагновых мхов характеризуются сфагновые, травяно-сфагновые и долгомошные группы ассоциаций (табл. 6).

22 вида сфагновых мхов (т. е. все виды, за исключением *Sphagnum wulfianum*) обитают на болотах, причем 18 из них (78,2 % от общего списка) произрастают на переходных болотах, а 12 (52,2 %) – на верховых (табл. 6). Меньше всего видов встречается на низинных травяно-гипновых болотах без напорного ключевого

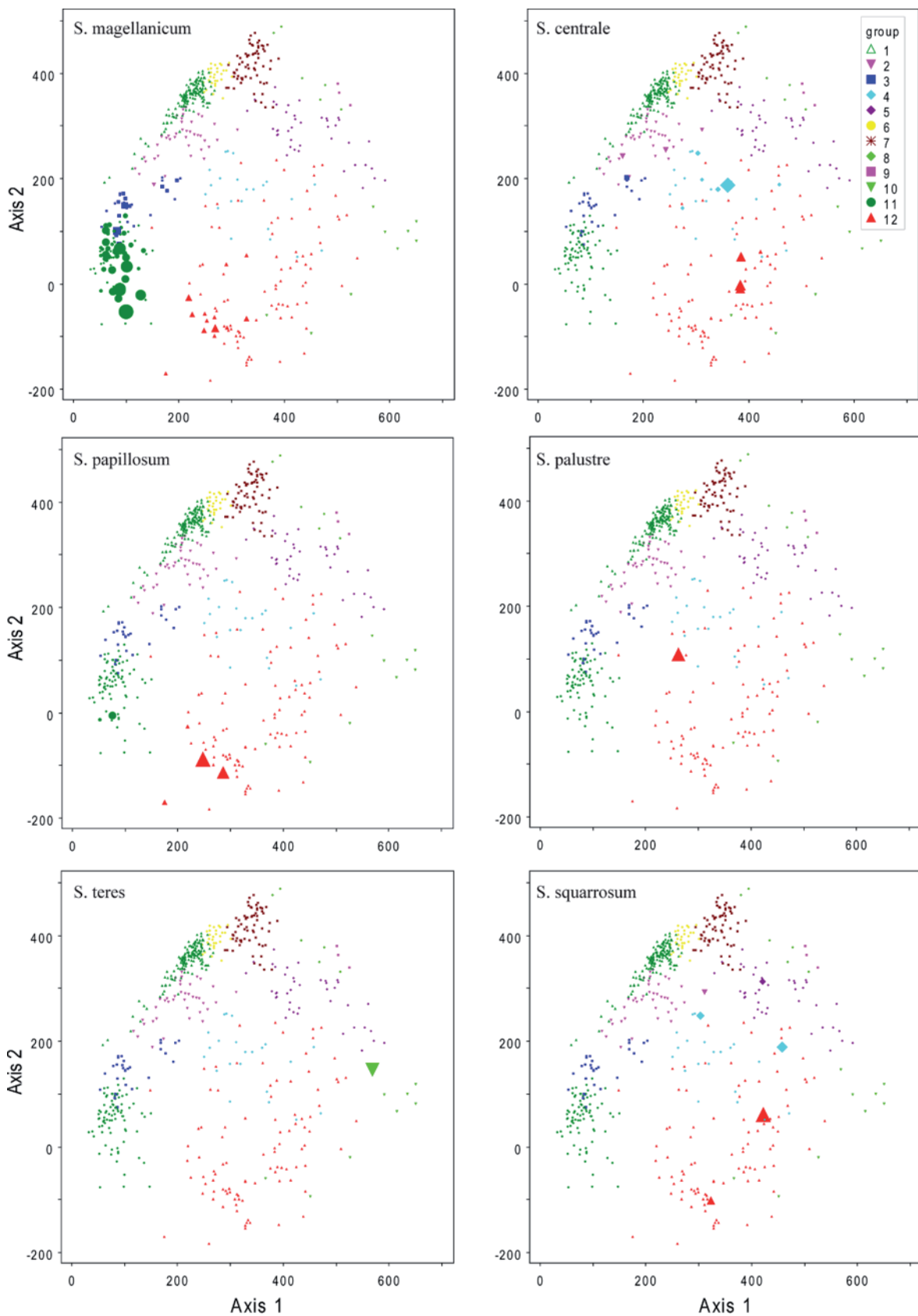


Рис. 6. Фитоценотическая значимость видов сфагнов, отображенная в осях не прямой ординации DCA (обозначения – см. рис. 1). Диаметр значков увеличивается пропорционально фитоценотической значимости вида

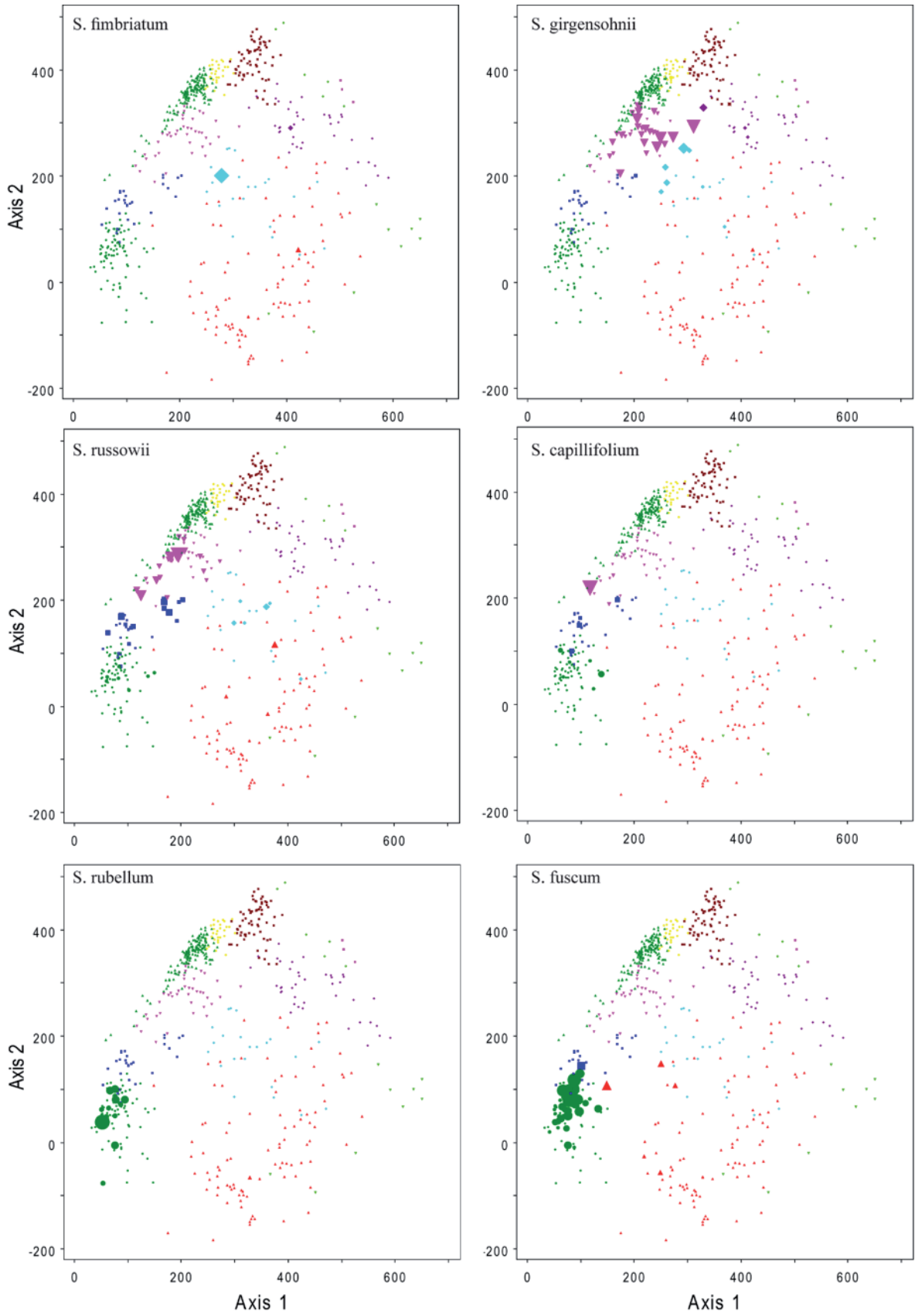


Рис. 6 (продолжение)

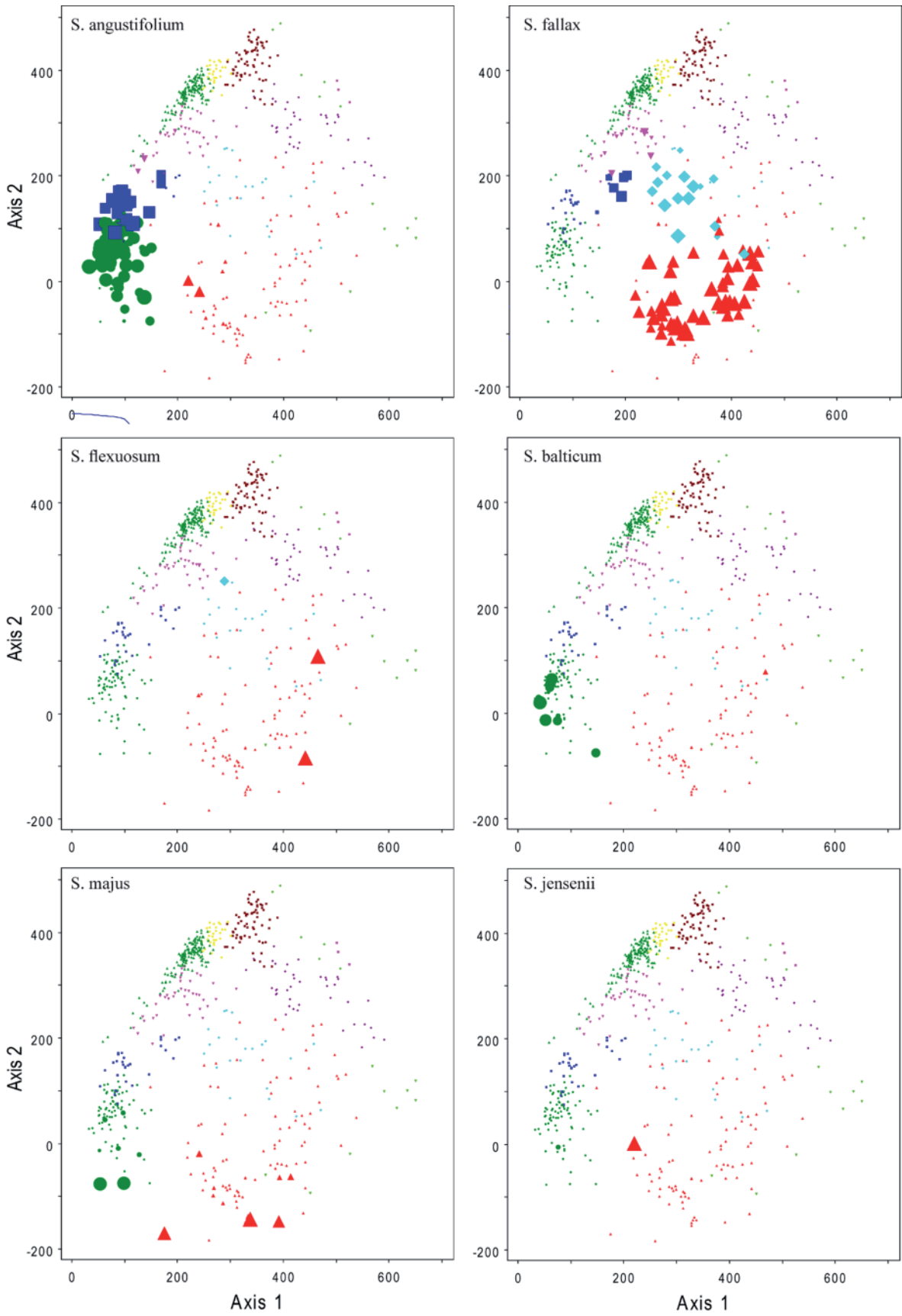


Рис. 6 (продолжение)

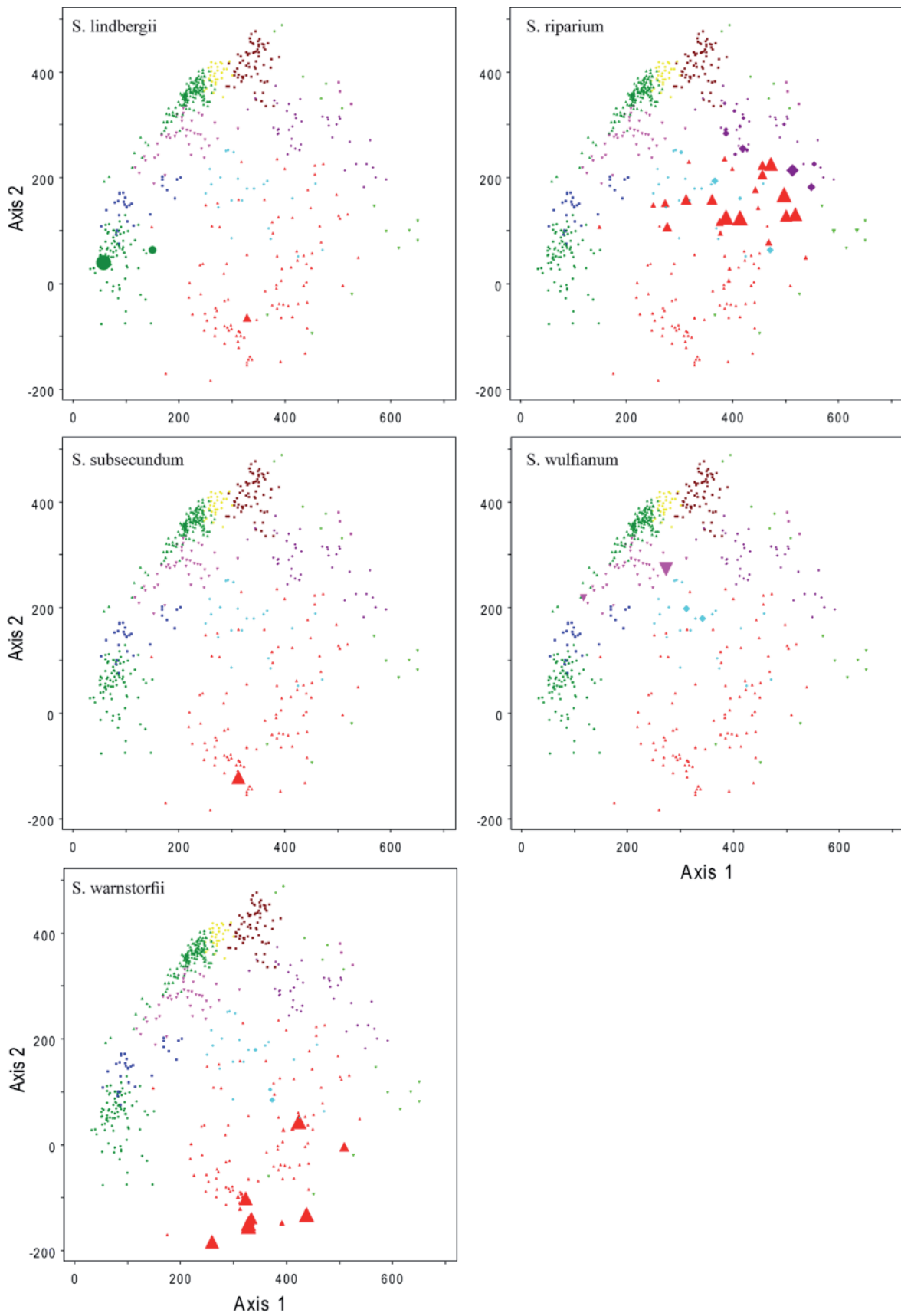


Рис. 6 (окончание)

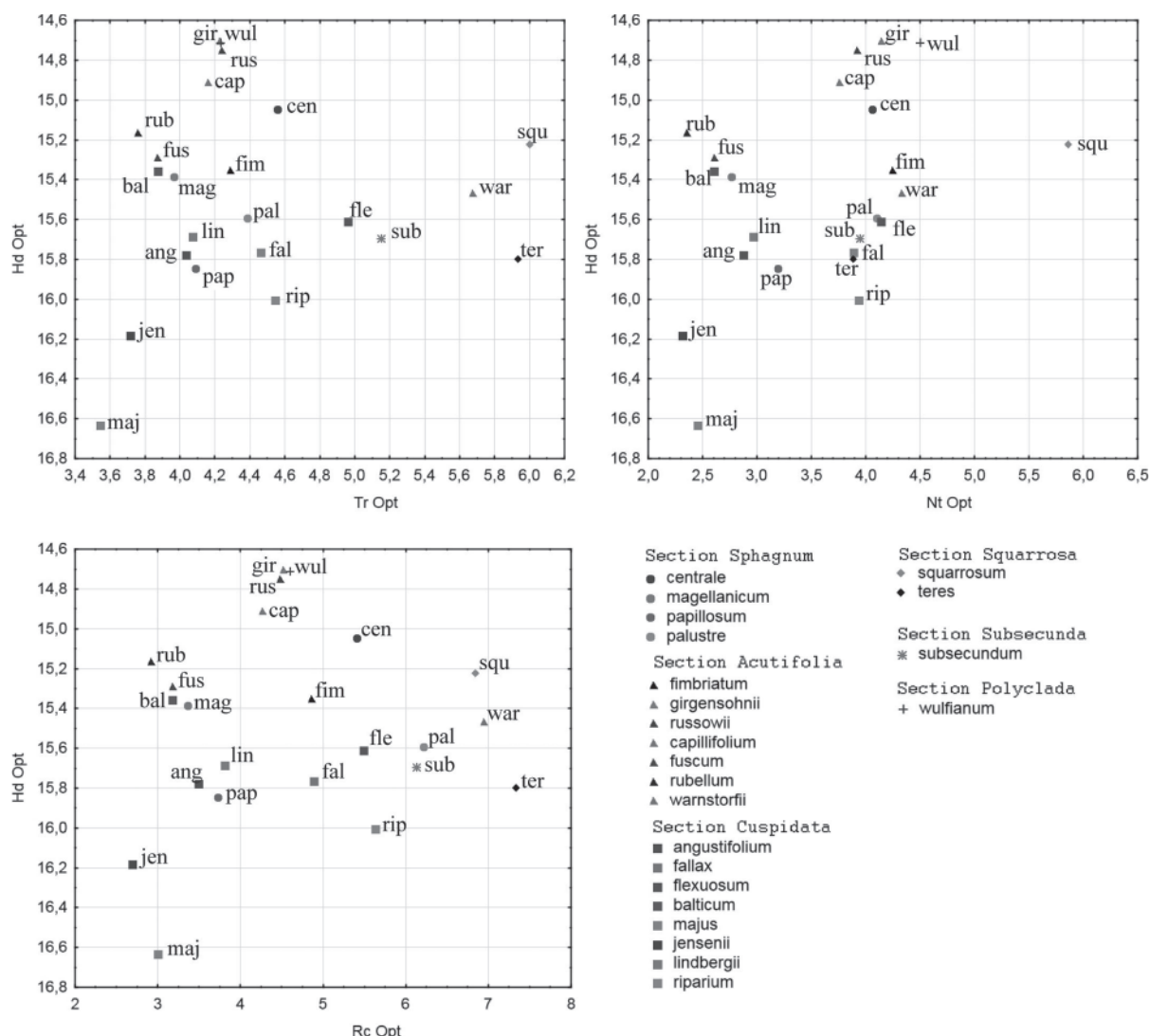


Рис. 7. Прямая ординация 23 видов сфагнов по значениям фитоценотических оптимумов в осях трофности (Tr Opt), нитрофильности (Nt Opt), кислотности (Rc Opt), влажности (Hd Opt)

S. lindbergii, *S. jensenii*, *S. balticum*) являются болотными и 1 вид (*S. wulfianum*) – исключительно лесным.

Sphagnum centrale с небольшим или средним обилием встречается в довольно богатых травяно-сфагновых ельниках и березняках, иногда – в олиготрофных ельниках мелкоосоково-сфагновых (*Carex globularis*). Во всех этих местообитаниях он образует кочки. Иногда встречается среди ковра из *Polytrichum commune* в долгомошных ельниках. Максимум обилия и встречаемости этого вида приходится на переходные осоково-сфагновые болота (*Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*), где он также произрастает на кочках (табл. 6). Экологический оптимум данного вида приходится на ельники травяно-сфагновые и переходные болота.

Sphagnum magellanicum довольно обычен на кочках в бедных пушицево-сфагновых

и мелкоосоково-сфагновых лесах, иногда встречается в долгомошных лесах и на переходных болотах. Максимального своего распространения он достигает на верховых болотах, где может образовывать как кочки, так и ковры. На крупных болотах с грядово-мочажинным комплексом иногда может быть встречен и в обводненных мочажинах. Экологический оптимум этого вида приходится на верховые болота (табл. 6; рис. 6).

S. papillosum не встречается в лесных сообществах. Он произрастает на верховых и переходных болотах, где образует ковер, изредка – мочажины с *Rhynchospora alba*. Поскольку на переходных болотах этот вид встречается чаще, экологический оптимум его приходится на них (табл. 6; рис. 6).

S. palustre довольно редкий вид на территории заповедника. Изредка с небольшим

Таблица 7. Основная статистика значений экологических факторов для 23 видов сфагновых мхов

Вид	Optimum	Mean	Median	Minimum	Maximum	Std.Dev.
<i>Увлажнение (Hd)</i>						
centrale	15,0	15,1	14,8	14,6	16,2	0,56
magellanicum	15,4	15,4	15,3	14,2	17,0	0,47
papillosum	15,8	16,1	16,0	15,5	17,0	0,41
palustre	15,6	15,6	15,4	15,4	16,0	0,23
fimbriatum	15,4	15,0	14,8	14,6	15,8	0,54
girgensohnii	14,7	14,4	14,5	13,3	15,8	0,54
russowii	14,8	14,8	14,9	13,4	16,2	0,52
capillifolium	14,9	14,8	14,9	13,9	15,6	0,46
fuscum	15,3	15,3	15,3	14,4	16,3	0,35
rubellum	15,2	15,4	15,4	14,8	16,9	0,49
warnstorffii	15,5	15,0	15,0	13,3	16,5	0,74
angustifolium	15,8	15,3	15,3	14,6	17,2	0,42
fallax	15,8	15,5	15,4	14,3	16,7	0,66
flexuosum	15,6	15,3	14,8	14,7	16,6	0,72
balticum	15,4	15,6	15,5	15,1	16,1	0,31
majus	16,6	16,3	16,4	15,4	17,4	0,56
jensenii	16,2	16,1	16,1	15,9	16,3	0,22
lindbergii	15,7	15,6	15,6	15,1	16,2	0,42
riparium	16,0	15,8	15,9	14,8	17,1	0,47
squarrosus	15,2	15,6	15,8	14,2	15,8	0,58
teres	15,8	16,0	16,0	15,7	16,1	0,02
subsecundum	15,7	15,9	15,8	15,6	16,3	0,25
wulfianum	14,7	14,8	14,7	14,7	14,9	0,09
<i>Трофность (Tr)</i>						
centrale	4,6	4,6	4,5	4,3	5,4	0,34
magellanicum	4,0	4,1	4,1	3,7	4,7	0,21
papillosum	4,1	3,9	3,8	3,7	4,2	0,19
palustre	4,4	4,4	4,5	4,1	4,5	0,17
fimbriatum	4,3	5,2	4,9	4,3	5,9	0,67
girgensohnii	4,2	4,5	4,2	4,0	6,4	0,55
russowii	4,2	4,2	4,2	3,9	5,3	0,21
capillifolium	4,2	4,1	4,2	3,7	4,4	0,17
fuscum	3,9	3,9	3,9	3,5	5,0	0,27
rubellum	3,8	3,8	3,8	3,5	4,7	0,27
warnstorffii	5,7	5,2	5,3	3,6	6,7	0,69
angustifolium	4,0	4,1	4,0	3,4	4,5	0,21
fallax	4,5	4,5	4,3	3,9	6,6	0,45
flexuosum	5,0	4,5	4,4	4,1	5,4	0,41
balticum	3,9	3,8	3,8	3,5	4,3	0,21
majus	3,5	4,1	4,0	3,4	5,0	0,41
jensenii	3,7	3,9	3,9	3,7	4,1	0,20
lindbergii	4,1	4,0	4,0	3,9	4,2	0,13
riparium	4,5	4,5	4,5	3,8	5,1	0,31
squarrosus	6,0	5,2	5,1	4,5	6,0	0,53
teres	5,9	5,9	5,9	5,2	5,9	0,04
subsecundum	5,1	5,3	5,3	3,9	5,7	0,29
wulfianum	4,2	4,3	4,3	4,2	4,5	0,13

Продолжение табл. 7

Вид	Optimum	Mean	Median	Minimum	Maximum	Std.Dev.
<i>Нитрофильность (Nt)</i>						
centrale	4,1	4,3	4,3	3,5	6,3	0,67
magellanicum	2,8	3,0	2,9	2,3	4,1	0,41
papillosum	3,2	2,8	2,9	2,3	3,5	0,43
palustre	4,1	4,1	4,2	4,0	4,2	0,09
fimbriatum	4,2	4,6	4,4	4,2	5,0	0,35
girgensohnii	4,1	4,2	4,1	3,4	5,9	0,59
russowii	3,9	3,6	3,6	2,4	5,6	0,47
capillifolium	3,8	3,2	3,3	2,2	3,9	0,40
fuscum	2,6	2,8	2,7	2,0	4,6	0,54
rubellum	2,4	2,5	2,3	2,0	4,1	0,46
warnstorffii	4,3	4,8	4,8	2,6	6,3	0,63
angustifolium	2,9	3,0	2,9	2,1	4,0	0,40
fallax	3,9	3,9	3,9	3,0	5,4	0,45
flexuosum	4,1	4,1	4,1	3,6	4,6	0,25
balticum	2,6	2,6	2,4	2,0	4,1	0,56
majus	2,5	3,1	2,9	2,3	4,5	0,63
jensenii	2,3	2,7	2,7	2,3	3,0	0,36
lindbergii	3,0	3,0	2,9	2,3	3,6	0,48
riparium	3,9	4,0	4,0	2,8	4,9	0,48
squarrosom	5,9	5,0	5,1	3,7	6,3	0,77
teres	3,9	3,8	3,9	3,8	3,9	0,01
subsecundum	3,9	4,1	4,0	3,9	4,5	0,24
wulfianum	4,5	4,1	3,8	3,8	4,5	0,33
<i>Кислотность (Rc)</i>						
centrale	5,4	5,1	4,9	3,8	7,8	0,88
magellanicum	3,4	3,6	3,6	2,7	5,1	0,52
papillosum	3,7	3,3	3,0	2,7	3,9	0,54
palustre	6,2	6,2	6,6	5,2	6,6	0,67
fimbriatum	4,9	6,1	5,8	4,9	7,0	0,88
girgensohnii	4,5	4,9	4,6	4,2	7,0	0,70
russowii	4,5	4,3	4,4	2,9	6,9	0,60
capillifolium	4,3	3,9	3,9	2,5	4,7	0,48
fuscum	3,2	3,6	3,3	2,5	7,9	1,08
rubellum	2,9	3,0	2,9	2,5	5,0	0,56
warnstorffii	6,9	6,8	6,8	3,5	8,3	0,85
angustifolium	3,5	3,6	3,5	2,5	5,8	0,55
fallax	4,9	4,9	4,6	3,4	7,9	0,82
flexuosum	5,5	4,8	4,8	4,3	5,8	0,49
balticum	3,2	3,2	2,9	2,5	6,2	1,00
majus	3,0	3,8	3,7	2,7	5,5	0,85
jensenii	2,7	3,3	3,3	2,7	3,8	0,59
lindbergii	3,8	3,9	4,0	2,8	4,9	0,80
riparium	5,6	5,4	5,2	4,0	7,7	0,94
squarrosom	6,8	5,9	5,8	4,8	7,8	0,92
teres	7,3	7,3	7,3	7,2	7,3	0,01
subsecundum	6,1	6,5	6,4	5,8	7,7	0,69
wulfianum	4,6	4,3	4,3	3,8	4,8	0,42
<i>Отношение к свету (Lc)</i>						
centrale	3,5	4,4	4,2	3,3	5,8	0,76

Окончание табл. 7

Вид	Optimum	Mean	Median	Minimum	Maximum	Std.Dev.
magellanicum	3,4	3,4	3,4	2,7	4,7	0,28
papillosum	3,1	3,0	3,0	2,7	3,2	0,16
palustre	3,6	3,6	4,0	2,6	4,0	0,64
fimbriatum	4,7	4,0	4,0	3,6	4,7	0,41
girgensohnii	5,0	4,9	5,0	3,6	5,8	0,45
russowii	4,7	4,3	4,3	3,3	5,7	0,62
capillifolium	4,6	3,9	3,8	3,2	5,0	0,47
fuscum	3,3	3,3	3,3	2,8	4,1	0,23
rubellum	3,2	3,2	3,2	2,7	3,4	0,17
warnstorffii	3,7	4,0	4,1	2,6	5,2	0,54
angustifolium	3,4	3,5	3,4	2,7	5,3	0,38
fallax	3,7	3,9	3,7	2,6	5,7	0,68
flexuosum	3,7	4,4	4,9	3,1	5,1	0,82
balticum	3,3	3,2	3,3	2,8	3,5	0,17
majus	2,8	3,1	3,1	2,7	3,3	0,18
jensenii	2,8	3,0	3,0	2,8	3,2	0,23
lindbergii	3,2	3,3	3,3	3,2	3,4	0,08
riparium	3,2	3,5	3,4	2,9	5,1	0,55
squarrosom	4,5	4,4	4,5	3,3	5,8	0,81
teres	3,0	3,2	3,3	2,9	3,3	0,00
subsecundum	3,7	3,4	3,5	2,9	3,8	0,36
wulfianum	5,7	5,1	5,0	4,6	5,7	0,39

обилием встречается на кочках в травяно-сфагновых березняках. Встречается на ключевых низинных болотах, образуя кочки среди ковра из *Sphagnum warnstorffii*.

S. fimbriatum также является нечасто встречающимся видом. Наибольшего распространения достигает в ельниках травяно-сфагновых, где образует многочисленные довольно высокие (до 50 см) кочки, изредка и с небольшим обилием встречается в березняках влажнотравных и на переходных болотах. Экологический оптимум – ельники травяно-сфагновые (табл. 6; рис. 6).

S. girgensohnii широко распространен преимущественно в лесах, реже на болотах. Максимум своего обилия и встречаемости (экологического оптимума) достигает в долгомошных лесах, независимо от их породного состава (табл. 6; рис. 6).

S. russowii – также довольно распространенный и преимущественно лесной вид, имеющий оптимум в долгомошных лесах, где часто образует смешанные дерновинки со *Sphagnum girgensohnii*.

S. capillifolium имеет те же тенденции распространения, что и два предыдущих вида, но в отличие от последних его позиции достаточно сильны и на верховых болотах, где он

часто образует кочки, но экологический оптимум все же приходится на сосняки долгомошные (табл. 6; рис. 6).

S. fuscum в районе работ – преимущественно болотный вид. Он встречается как на небольших олиготрофных болотах, где образует кочки, так и на крупных болотах с грядово-мочажинным комплексом, где из него состоят гряды. Реже на таких болотах он встречается в незначительных количествах в топяных комплексах с *Scheuchzeria palustris*, вместе с мочажинными видами *Sphagnum majus*, *S. balticum*. Иногда встречается на кочках в сосняках пушицево-сфагновых (табл. 6). Поэтому можно сказать, что в северной тайге экологический оптимум данного вида – на верховых болотах (табл. 6; рис. 6).

S. rubellum имеет почти те же ценоотические характеристики, что и *S. fuscum*, за одним исключением: этот вид не встречается в лесах. На крупных болотах с грядово-мочажинным комплексом, так же как и *S. fuscum*, участвует в формировании гряд, где и наблюдается его экологический оптимум. На болотах небольшого размера не встречается.

S. warnstorffii приурочен к довольно богатым местообитаниям – травяно-сфагновым и влажнотравным лесам, к низинным и ключевым

болотам (табл. 6). Наибольшего обилия и встречаемости (экологический оптимум) достигает на низинных ключевых болотах, где из него состоит не только ковер, но и торф, часто мощностью до 2 м и более [Пучнина и др., 2008].

S. angustifolium наибольшего распространения достигает на бедных верховых болотах, а также в сосняках и ельниках сфагновых, где образует ковры и кочки. Встречается в долгомошных лесах и на переходных болотах, но с меньшим обилием. Экологический оптимум этого вида приходится на бедные сосняки и ельники сфагновые и верховые болота (табл. 6; рис. 6).

S. fallax распространен в достаточно широком спектре местообитаний. Наибольшего развития он достигает в травяно-сфагновых лесах и на переходных болотах, где и находится его экологический оптимум (табл. 6; рис. 6).

S. flexuosum имеет те же тенденции биотопического распределения, что и *S. fallax*, но в отличие от последнего менее эвритопен, поэтому его экологический оптимум ограничивается переходными болотами (табл. 6; рис. 6).

S. balticum приурочен почти исключительно к крупным верховым болотам с ГМК, где произрастает в мочажинах. Иногда его можно встретить в мочажинах комплексных ключевых болот (табл. 6; рис. 6).

S. majus, *S. jensenii* и *S. lindbergii* приурочены исключительно к мочажинам верховых и переходных болот (табл. 6), где они образуют ассоциации с *Scheuchzeria palustris* и *Rhynchospora alba*.

S. riparium встречается с небольшим обилием в травяно-сфагновых лесах и по окрайкам верховых болот, где произрастает преимущественно в обводненных мочажинах, реже – образует ковер. На крупных переходных болотах, имеющих вытянутую форму и проточное увлажнение, образует сплошные ковры в транзитных топях, на которых разрастается *Equisetum fluviatile*. На таких болотах данный вид имеет экологический оптимум (табл. 6; рис. 6).

S. squarrosum распространен почти повсеместно в заболоченных лесах, иногда – на переходных болотах, где образует ковры, кочки и мочажину. Наибольшего развития достигает в довольно богатых ельниках таволговых.

S. teres – достаточно редкий вид. Встречается исключительно на низинных травяно-гипновых болотах, образующихся в карстовых воронках, где произрастает в обводненных коврах.

Sphagnum subsecundum встречается как в богатых заболоченных лесах, так и на переходных и низинных болотах (чаще – на последних). Во всех местообитаниях он произрастает

отдельными дерновинками или образует небольшие по площади ковры (табл. 6; рис. 6).

S. wulfianum произрастает преимущественно в долгомошных лесах, реже встречается в ельниках травяно-сфагновых на лесной подстилке под стволами деревьев, преимущественно ели. Экологический оптимум – в долгомошных ельниках (табл. 6; рис. 6).

По исследованиям А. И. Максимова [1982, 1984] в Карелии, который изучал содержание химических элементов у 18 видов сфагновых мхов, было установлено, что виды эвтрофной группы (*S. obtusum*, *S. teres*, *S. contortum*, *S. subsecundum*, *S. subfulvum*, *S. warnstorffii*) достоверно отличаются от видов олиготрофной и мезотрофной групп по содержанию СаО в верхней и нижней частях дерновинки, по содержанию MgO в нижней части дерновинки, а также характеризуются повышенными значениями зольности и pH. В то же время все шесть перечисленных видов не имеют существенных различий по содержанию K₂O и P₂O₅, но содержание этих элементов не имеет большого значения при определении трофности, поскольку все виды сфагновых мхов способны аккумулировать их в живых тканях [Максимов, 1984]. Эти данные вполне согласуются с результатами наших исследований.

Исследования В. Wojtun с соавторами [2013] из Польши по измерению pH и содержанию некоторых химических элементов в воде болот для 33 видов сфагновых мхов показывают, что максимальными значениями кислотности и содержания кальция характеризуются водные растворы под *S. warnstorffii*, *S. subsecundum*, *S. teres*, *S. squarrosum*. Минимальные значения наблюдаются для таких видов, как *S. rubellum* и *S. fuscum*, что также полностью совпадает и с нашими данными, и с данными А. И. Максимова [1984]. По содержанию калия водные растворы под разными видами сфагновых мхов различаются слабо, что согласуется с наблюдениями А. И. Максимова [1982].

Таким образом, можно говорить, что оценка экологических предпочтений видов с помощью шкал Д. Н. Цыганова дает адекватные и вполне достоверные результаты. По абсолютным значениям экологических факторов (табл. 7) можно видеть, что практически у всех видов значения среднего и медианы достаточно близки, а разброс значений невелик, о чем говорят величины стандартных отклонений. Таким образом, расчетные значения по экологическим факторам, приведенные в таблице 7, можно рассматривать как исправленные балловые оценки по каждому из пяти факторов по шкале Д. Н. Цыганова.

Выводы

23 вида сфагновых мхов, распространенных в районе работ, хорошо разделяются по экологическим факторам на 6 групп. Ведущими факторами, по которым виды делят свои экологические ниши, выступают показатели богатства субстрата (Nt, Rc) и освещенности (Lc). Наибольшие значения фитоценологических показателей сфагновых мхов приходится на торфяные болота и заболоченные леса.

Эколого-ценотический анализ позволил выявить экологические ареалы и оценить в их пределах экологические оптимумы для 23 видов сфагновых мхов, обитающих в северной тайге Европейской России. Широко распространенные (или часто встречающиеся) виды являются наиболее эвритопными и характеризуются наибольшими показателями фитоценологической значимости в одном или нескольких местообитаниях. Виды, встречающиеся спорадически, обладают средними фитоценологическими показателями и меньшей эвритопностью. Виды редкие являются стенохотными с низкими показателями фитоценологической значимости. Из 23 видов сфагновых мхов 16 видов произрастают как в лесах, так и на болотах, 6 видов (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, *S. balticum*) являются болотными и 1 вид (*S. wulfianum*) – лесным.

Оценка экологических предпочтений видов сфагнов по значениям экологических индексов Д. Н. Цыганова полностью совпадает с оценками, полученными путем прямых измерений содержания химических элементов в дернине [Максимов, 1982, 1984] и в растворах болотных вод под разными видами сфагновых мхов [Wojtun et al., 2013].

Авторы искренне благодарны К. А. Корзникову (Ботанический сад ДВО РАН) за ценные консультации по анализу данных в PC-ORD.

Литература

Бабешина Л. Г., Дмитрук В. Н., Дмитрук С. Е. Экологические группы сфагновых мхов Томской области // Доклады ТУСУР. 2004. Т. 1, № 9. С. 61–63.

Бабешина Л. Г., Рогова Н. С., Рыжакова Н. К., Зверев А. А., Меркулов В. Г. Корреляционная зависимость между содержанием химических элементов в сфагновых мхах и их экологическими оптимумами по трофности и увлажнению // Вестник Томского государственного университета. 2011. Т. 2, № 14. С. 122–131.

Горячкин С. В. Почвенный покров // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. С. 56–64.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.

Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С., Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Островский М. А., Зубкова Е. В., Глухова Е. М., Паленова М. М., Губанов В. С., Грабарник П. Я. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пущино: Пущинский научный центр РАН, 1995. 51 с.

Заугольнова Л. Б. Понятие оптимумов у растений // Журнал общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 106–113.

Ивченко Т. Г. Растительность болот Ильменского государственного заповедника // Растительность России. 2013. № 2. С. 38–62.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Попов С. Ю., Чуракова Е. Ю., Браславская Т. А., Кучеров И. Б. Листостебельные мхи Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 177–197.

Кармазина Е. В. Эколого-ценотическая характеристика мохообразных национального парка «Русский Север»: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 Ботаника. М., 2013. 244 с.

Корчагин А. А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 39–62.

Кутенков С. А., Кузнецов О. Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: КМК, 2013. С. 152–204.

Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 3, № 19. С. 46–80.

Максимов А. И. Фитоценологическое значение и экология некоторых сфагновых мхов Карелии // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1982. С. 187–195.

Максимов А. И. Эколого-фитоценологическое значение сфагновых мхов // Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. С. 9–18.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Попов С. Ю. К экологической изменчивости *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci) // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 161–164. doi: 10.15298/arctoa.06.08

Попов С. Ю. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 2. С. 89–95.

Попов С. Ю. О ценотической роли сфагновых мхов в долгомошных и сфагновых лесах // Материалы международной бриологической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Анастасии

Лаврентьевны Абрамовой. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015. С. 116–120.

Попов С. Ю. Актуализация ландшафтной карты Пинежского заповедника методами многомерного анализа // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016а. Т. 1, № 1. С. 11–22.

Попов С. Ю. Растительность Пинежского заповедника (юго-восток Беломорско-Кулойского плато) // Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: САФУ, 2016б. С. 131–184.

Попов С. Ю. Растительность еловых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016в. Т. 1, № 2. С. 38–58.

Попов С. Ю. Геоботаническая карта Пинежского заповедника // Геоботаническое картографирование. 2017а (в печати).

Попов С. Ю. Структура и особенности пространственного распространения сосновых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017б. Т. 2, № 1. С. 40–56.

Попов С. Ю., Бурянина Н. Н. Особенности экологии сфагновых мхов в северной тайге // Многолетняя динамика компонентов экосистем природного комплекса Пинежского заповедника и сопредельных территорий. Архангельск: Гос. природный заповедник «Пинежский», 2012. С. 51–63.

Попов С. Ю., Яковлева А. И. Растительность ключевого участка Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 85–122.

Пучнина Л. В. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. С. 78–90.

Пучнина Л. В. Сосудистые растения // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 198–228.

Пучнина Л. В., Попов С. Ю., Мязгова Н. А., Чуракова Е. Ю., Ланчиков И. В. Характеристика болот и болотной флоры Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 123–135.

Работнов Т. А. Луговедение. М.: Моск. ун-т, 1974. 384 с.

Рубцова А. В. Бриофлора Удмуртской республики: дис. ... канд. биол. наук.: 03.02.01 Ботаника; 03-02-08 Экология. Ижевск, 2011. 244 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

Смагин В. А., Носкова М. Г., Антипин В. К., Бойчук М. А. Разнообразие и фитоценоотическая роль мхов на болотах юго-запада Архангельской области и сопредельных территорий // Труды КарНЦ. 2017. № 1. С. 75–96. doi: 10.17076/bg382

Смирнов В. Э., Ханина Л. Г. Методы анализа состояния растительного покрова // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 290–313.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых

мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 9. С. 1261–1272.

Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. 265 с.

Титова А. А., Горячкин С. В. Температурный режим как фактор устойчивости лугов карстовых логов и формирования специфических почв под ними // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 9–15.

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

Шаврина Е. В., Малков В. Н. Геологическое строение и рельеф // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. С. 15–17.

Шестакова А. А. Эколого-ценотические и флористические особенности организации бриобиоты на территории Нижегородской области: дис. ... канд. биол. наук.: 03-00-16 Экология. Нижний Новгород, 2005. 223 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 300–345.

Clymo R. S., Hayward P. M. The ecology of Sphagnum // Bryophyte ecology. (Ed. A. J. E. Smith), London: Chapman & Hall, 1982. P. 229–289.

Hutchinson G. E. The niche. An abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, 1965. P. 26–78.

Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415–427.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina O. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Djachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Yukonine 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. Vol. 15. P. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01

McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 2002. 304 p.

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. 2006. Vol. 188. Springer-Verlag, Berlin. P. 49–65.

Vitt D. H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes // In: Shaw A. J. & Goffinet B. (eds.). 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 complexes in Northern Michigan // *Mich. Bot.* 1975. Vol. 14. P. 190–200.

Wojtun B., Sendyk A., Martyniak D. Sphagnum species along environmental gradients in mires of the Sudety Mountains (SW Poland) // *Boreal Environment Research*. 2013. Vol. 18. P. 74–88.

Поступила в редакцию 06.03.2017

References

Babeshina L. G., Dmitruk V. N., Dmitruk S. E. Ekologicheskie gruppy sfagnovykh mkhov Tomskoi oblasti [Ecological groups of Sphagnum mosses in Tomsk Oblast]. *Doklady TUSUR [Proceed. of TUSUR Univ.]*. 2004. Vol. 1, no. 9. P. 61–63.

Babeshina L. G., Rogova N. S., Ryzhakova N. K., Zverev A. A., Merkulov V. G. Korrelyatsionnaya zavisimost' mezhdu sodержaniem khimicheskikh elementov v sfagnovykh mkhakh i ikh ekologicheskimi optimumami po trofnosti i uvlazhneniyu [The correlation dependence between chemical elements in Sphagnum mosses and their ecological optima for soil fertility and moisture content]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta [Tomsk State University Journal]*. 2011. Vol. 2, no. 14. P. 122–131.

Degteva S. V., Zheleznova G. V., Pystina T. N., Shubina T. P. Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov evropeiskogo Severa [The coenotic and floristic structure of deciduous forests in the European North]. St. Petersburg: Nauka, 2001. 269 p.

Goryachkin S. V. Pochvennyi pokrov [Soil cover]. Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinega Nature Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. P. 56–64.

Ignatov M. S., Ignatova E. A., Popov S. Yu., Churakova E. Yu., Braslavskaya T. A., Kucherov I. B. Listostebel'nye mkhi Pinezhskogo zapovednika [The leafy mosses of the Pinega State Nature Reserve]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 177–197.

Ivchenko T. G. Rastitel'nost' bolot Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika [The mires vegetation in the Ilmensky State Reserve]. *Rastitel'nost' Rossi [Vegetation of Russia]*. 2013. No. 2. P. 38–62.

Karmazina E. V. Ekologo-tsenoticheskaya kharakteristika mokhoobraznykh natsional'nogo parka "Russkii Sever" [The ecological and coenotic description of bryophytes in the Russky Sever (Russian North) National Park]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2013. 244 p.

Korchagin A. A. Vidovoi (floristicheskii) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody ego izucheniya [The species (floral) composition of plant communities and research methods]. *Polevaya geobotanika [Field Geobotany]*. Moscow, Leningrad: Nauka, 1964. P. 39–62.

Kucherov I. B., Zverev A. A. Lishainikovye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Scots pine-lichen forests in the middle and northern taiga of European Russia]. *Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya [Tomsk State Univ. Journal of Biology]*. 2012. Vol. 3, no. 19. P. 46–80.

Kutenkov S. A., Kuznetsov O. L. Raznoobrazie i dinamika zabolochennykh i bolotnykh lesov Evropeiskogo Severa Rossii [The diversity and dynamics of paludal forests and forested mires ecosystems in the European North of Russia]. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii [Diversity and Dynamics of Forest Ecosystems in Russia]*. Moscow: KMK, 2013. P. 152–204.

Maksimov A. I. Ekologo-fitosenoticheskoe znachenie sfagnovykh mkhov [Ecological and phytocoenotic significance of Sphagnum mosses]. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika bolotnykh ekosistem Karelii [Structural and Functional Organization and Dynamics of Mire Ecosystems in Karelia]*. Leningrad: Nauka, 1984. P. 9–18.

Maksimov A. I. Fitotsenoticheskoe znachenie i ekologiya nekotorykh sfagnovykh mkhov Karelii [Phytocoenotic significance and ecology of some Sphagnum mosses in Karelia]. *Ekologo-biologicheskie osobennosti i produktivnost' rastenii bolot [Ecological and Biological Features and Productivity of Mire Plants]*. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1982. P. 187–195.

Mirkin B. M., Naumova L. G. Nauka o rastitel'nosti (istoriya i sovremennoe sostoyanie kontseptsii) [Vegetation science: the history and current state of conceptions]. Ufa: Gilem, 1998. 413 p.

Popov S. Yu. Aktualizatsiya landshaftnoi karty Pinezhskogo zapovednika metodami mnogomernogo analiza [An updated landscape map of the Pinega State Reserve]. *Zapovednaya nauka [Nature Conservation Res.]*. 2016. Vol. 1, no. 1. P. 11–22.

Popov S. Yu. Rastitel'nost' elovykh lesov Pinezhskogo zapovednika [The spruce forest vegetation of the Pinega State Reserve]. *Zapovednaya nauka [Nature Conservation Res.]*. 2016. Vol. 1, no. 2. P. 38–58.

Popov S. Yu. Rastitel'nost' Pinezhskogo zapovednika (yugo-vostok Belomorsko-Kuloiskogo plato) [The vegetation of the Pinega State Nature Reserve (the southeastern part of Belomorsko-Kuloyskoe Plateau)]. *Flora i rastitel'nost' Belomorsko-Kuloiskogo plato [The Flora and Vegetation of Belomorsko-Kuloyskoe Plateau]*. Arkhangelsk: SAFU, 2016. P. 131–184.

Popov S. Yu. Struktura i osobennosti prostranstvennogo rasprostraneniya osnovnykh lesov Pinezhskogo zapovednika [The structure and features of spatial distribution of pine forests in the Pinega State Reserve]. *Zapovednaya nauka [Nature Conservation Res.]*. 2017. Vol. 2, no. 1. P. 40–56.

Popov S. Yu. Geobotanicheskaya karta Pinezhskogo zapovednika [A geobotanical map of the Pinega State Reserve]. *Geobotanicheskoe kartografirovaniye [Geobotanical Mapping]*. 2017 (in print).

Popov S. Yu. K ekologicheskoi izmenchivosti *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci) [On the ecological variability of the *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci)]. *Arctoa*. 1996. Vol. 6. P. 161–164. doi: 10.15298/arctoa.06.08

Popov S. Yu. O tsenoticheskoi roli sfagnovykh mkhov v dolgomoshnykh i sfagnovykh lesakh [On the coenotic importance of Sphagnum mosses in Polytrichum-type and Sphagnum forests]. Materialy mezhdunarodnoi briologicheskoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya Anastasii Lavrent'evny Abramovoi [Proceed. of the Int. Bryological Conf. Dedicated to the 100th Anniv. of A. L. Abramova]. St. Petersburg: SPbGETU "LETI", 2015. P. 116–120.

Popov S. Yu. Pirogennyie suksessii sfagnovykh mkhov v Srednei Rossii [Pyrogenic successions of Sphagnum mosses in Central Russia]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 2000. Vol. 85, no. 2. P. 89–95.

Popov S. Yu., Buryanina N. N. Osobennosti ekologii sfagnovykh mkhov v severnoi taige [Features of peat mosses ecology in north taiga]. Mnogoletnyaya dinamika komponentov ekosistem prirodnogo kompleksa Pinezhskogo zapovednika i sopredel'nykh territorii [Long-term Dynamics of Ecosystems Components of the Pinega Nature Reserve and Adjacent Territories]. Arkhangelsk: Gos. prirodnyi zapovednik "Pinezhskii", 2012. P. 51–63.

Popov S. Yu., Yakovleva A. I. Rastitel'nost' klyuchevogo uchastka Pinezhskogo zapovednika [The index plot vegetation of the Pinega Nature Reserve]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 85–122.

Puchnina L. V. Rastitel'nost' [Vegetation]. Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinega Nature Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. P. 78–90.

Puchnina L. V. Sosudistye rasteniya [Vascular plants]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii (na primere zapovednika "Pinezhskii") [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia (Case of the Pinega Nature Reserve)]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 198–228.

Puchnina L. V., Popov S. Yu., Myazgova N. A., Churakova E. Yu., Lanchikov I. V. Kharakteristika bolot i bolotnoi flory Pinezhskogo zapovednika [The characteristics of bogs and bogs flora of the Pinega State Reserve]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 123–135.

Rabotnov T. A. Lugovedenie [Grassland ecology]. Moscow: Mosk. un-t, 1974. 384 p.

Rubtsova A. V. Brioflora Udmurtskoi respublikii [The bryoflora of the Udmurt Republic]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Izhevsk, 2011. 244 p.

Saburov D. N. Lesa Pinegi [The forests of the Pinega region]. Leningrad: Nauka, 1972. 173 p.

Shavrina E. V., Malkov V. N. Geologicheskoe stroenie i rel'ef [Geological structure and landscape].

Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinega Nature Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. P. 15–37.

Shestakova A. A. Ekologo-tsenoticheskie i floristicheskie osobennosti organizatsii briobioty na territorii Nizhegorodskoi oblasti [Ecological-coenotic and floristic features of bryobiota organization in Nizhny Novgorod Oblast]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Nizhny Novgorod, 2005. 223 p.

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 [The diversity and phytocoenotic role of mosses in mires of southwestern Arkhangelsk Oblast and adjacent territories]. *Trudy KarNTs [Trans. of KaRC of RAS]*. 2017. No. 1. P. 75–96. doi: 10.17076/bg382

Smirnov V. E., Khanina L. G. Metody analiza sostoyaniya rastitel'nogo pokrova [Approaches to vegetation analysis]. Vostochnoevropeskie lesa. Istoriya v golotsene i sovremennost' [Eastern European Forests: History in the Holocene and Current State]. Moscow: Nauka, 2004. Vol. 1. P. 290–313.

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

Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The structure and dynamics of the natural components of the Pinega State Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. 265 p.

Titova A. A., Goryachkin S. V. Temperaturnyi rezhim kak faktor ustoychivosti lugov karstovykh logov i formirovaniya spetsificheskikh pochv pod nimi [Temperature scenario as a cause of stable meadows with peculiar soil cover in karst hollows]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 9–15.

Tsyganov D. N. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in a mixed coniferous-broad leaved forests subzone]. 1983. Moscow: Nauka, 198 p.

Yurkovskaya T. K. Bolota [Mires]. Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR [Vegetation of the European Part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980. P. 300–345.

Zaugol'nova L. B. Ponyatie optimumov u rastenii [The concept of ecological optima in plants]. *Zhurnal obshchei biologii [Biology Bull. Reviews]*. 1985. Vol. 46, no. 4. P. 106–113.

Zaugol'nova L. B., Khanina L. G., Komarov A. S., Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Ostrovskii M. A., Zubkova E. V., Glukhova E. M., Palenova M. M., Gubanov V. S., Grabarnik P. Ya. Informatsionno-analiticheskaya sistema dlya otsenki suksessionnogo sostoyaniya lesnykh soobshchestv [A data analysis system for assessing the state of successional forest communities]. Pushchino: Pushchinskii nauchnyi tsentr RAN, 1995. 51 p.

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.

Hutchinson G. E. The niche. An abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, 1965. P. 26–78.

Hutchinson G. E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol.* 1957. Vol. 22. P. 415–427.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina O. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Djachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Yukonine 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. Vol. 15. P. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01

McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 2002. 304 p.

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*. 2006. Vol. 188. Springer-Verlag. Berlin. P. 49–65.

Vitt D. H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes. In: Shaw A. J. & Goffinet B. (eds.). *Bryophyte Biology*. 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.

Wojtun B., Sendyk A., Martyniak D. Sphagnum species along environmental gradients in mires of the Sudety Mountains (SW Poland). *Boreal Environment Research*. 2013. Vol. 18. P. 74–88.

Received March 06, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Попов Сергей Юрьевич

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

Федосов Владимир Эрнестович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, I, стр. 12, Москва, Россия, 119992
эл. почта: fedosov_v@mail.ru
тел.: 89636201520

CONTRIBUTORS:

Popov, Sergei

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

Fedosov, Vladimir

M. V. Lomonosov Moscow State University
1–12 Leninskiye Gory, 119992 Moscow, Russia
e-mail: fedosov_v@mail.ru
tel.: +79636201520