

**Разнообразие лишайников, мхов и сосудистых растений
в ельниках болотно-травяных Пинего-Мезенского междуречья
(Архангельская область)**

**Diversity of lichens, mosses and vascular plants
in the paludified herb-rich spruce forests of the Pinego-Mezen watershed
(Arkhangelsk Region)**

Кутенков С. А.¹, Тарасова В. Н.²

Kutenkov S. A.¹, Tarasova V. N.²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия. E-mail: effort@krc.karelia.ru

¹ Institute of Biology of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

² Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия. E-mail: tarasova1873@gmail.com

² Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

Реферат. Ельники болотно-травяные Пинего-Мезенского междуречья характеризуются высоким видовым и ценоотическим разнообразием. Приуроченность сообществ к различным типам местопроизрастания (заливаемым поймам, долинам ручьев и болотным окрайкам) является ведущим фактором, обеспечивающим разнообразие сообществ по составу сосудистых растений и мхов. Среди других действующих факторов среды для сосудистых растений – густота древесного яруса и соотношение ели и лиственных пород в древостое. Для мхов большее влияние оказывает соотношение пород в древостое и обилие валежа на участке. Основное влияние на разнообразие лишайников оказывает структура древостоя, обеспечивающая наличие и качество субстрата для эпифитной и эпиксильной групп лишайников, преобладающих в сообществах такого типа. Положение сообществ в ряду от пойменных условий к болотным окрайкам менее значимо для состава лишайнофлоры.

Ключевые слова. Биологическое разнообразие, болотные леса, градиентный анализ, малонарушенные лесные сообщества, неметрическое многомерное шкалирование, поймы.

Summary. The paludified herb-rich spruce forests of the Pinego-Mezen watershed are characterized by a high species and coenotical diversity. The habitat type (floodplain, stream valley, mire margin) is the main compositional gradient for vascular plant and moss diversity. The density, basal area and proportion of spruce and deciduous species in the tree stand are less significant. The main compositional gradient of the lichen diversity is the tree stand structure, which provides the availability and quality of the substrate for the epiphytic and epixilic lichens that prevail in such communities. The gradient of paludified herb-rich spruce forests from floodplain habitat to mire margins is less significant for the composition of lichen flora.

Key words. Biological diversity, floodplains, forested mires, gradient analysis, NMS, old-growth forests.

Введение. Ельники болотно-травяные (ЕБТ) распространены по всей таежной зоне европейского севера России (Кучеров, Кутенков, 2021). Они развиваются в условиях повышенного богатства почвы элементами минерального питания при различной степени избыточности проточного увлажнения: по окраинам жестководных болот, в местах разгрузки минерализованных грунтовых вод, по долинам ручьев, ложбинам стока и поймам рек, преимущественно в районах залегания известняков. Отличительными чертами всех ельников данной группы является значительное участие в травяно-кустарничковом ярусе *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и других видов гидрофильного разнотравья, а также мозаичный моховой покров, с участием влаголюбивых бриевых мхов и *Sphagnum warnstorffii* (Russ.) (Кутенков, Кузнецов, 2013; Кучеров, Кутенков, 2021).

Сообщества имеют пограничный характер между сфагновой и травяной группами ассоциаций еловых лесов, характеризуются сложной пространственной структурой и высоким флористическим богатством (Кутенков, Кузнецов, 2013; Евстигнеев, Горнова, 2017; Кучеров, Кутенков, 2021). Они часто являются рефугиумами, длительное время (сотни лет) существующие без катастрофических нарушений (пожаров, ветровалов, рубок). Стабильные условия, влажный микроклимат, а также сложная структура древесного яруса и наличие мертвой древесины на разных стадиях разложения, обеспечивающие разнообразие экологических ниш, способствуют формированию богатой и специфичной лишайнофлоры (Kuusinen, 1996; Holien, 1997; Пыстина, 2003; Глушковская и др., 2013; Тарасова, 2020).

Проведенные ранее исследования показывают, что приуроченность к различным условиям местопроизрастания, в частности, положение в ландшафте и относительно элементов гидрологической сети, отражается на флористическом составе сообществ и, как следствие, в высоком синтаксономическом разнообразии ЕБТ (Кучеров и др., 2010; Кучеров, Кутенков, 2021).

Настоящая работа посвящена изучению биологического разнообразия ЕБТ на Пинево-Мезенском междуречье. В массивах малонарушенных лесов на карбонатных моренах востока Архангельской области ельники болотно-травяные занимают значительные площади (~10 % от лесной площади) (Глушковская и др., 2013). ЕБТ здесь также распространены в различных условиях – от окраев жестководных водораздельных болот до заливаемых речных пойм. Основной задачей исследования является определить, влияют ли условия произрастания ельников болотно-травяных на разнообразие и специфичность флоры сосудистых растений, мхов и лишайников.

Материалы и методы. Материалом для работы служат авторские материалы, полученные в ходе работ на Пинево-Мезенском междуречье на территории окрестностей государственного ландшафтного заказника регионального значения «Пучкомский» в 2019–2020 гг., в бассейнах рек Нюхча и Явзора, притоков р. Пинега (63,7° с. ш., 46,0° в. д. – 63,9° с. ш., 46,5° в. д.). Район исследования находится на севере Восточно-Европейской равнины на границе Пинежского р-на Архангельской области с Удорским р-ном Республики Коми. Рельеф – слабовсхолмленная равнина со средней высотой 220 м над ур. м. Гидрографическая сеть представлена почти исключительно реками и ручьями, озера отсутствуют. Территория слабо заболочена, доля открытых болот составляет около 15 % площади. Растительность северотаежного типа; в основном представлена еловыми, редко – сосновыми лесами, иногда с участием лиственницы.

Обследование производилось маршрутным методом на основе заложения и описания пробных площадей (ПП) в ельниках болотно-травяных трех типов местопроизрастания: 1) в поймах рек, в условиях сезонного затопления, как правило, в понижениях за современным береговым валом реки на торфянистых почвах (10 ПП), 2) вдоль ручьев, на торфяных и торфянистых почвах (4 ПП), 3) в окрайках болот, в пределах границ торфяной залежи болотных массивов (6 ПП).

Для каждой ПП (25 × 25 м, площадь 0,06 га) фиксировали: географическое положение, координаты GPS, высоту над уровнем моря, тип сообщества, сомкнутость крон (%), относительную сумму поперечных сечений стволов древостоя и валежа (м²га⁻¹) с учетом породного состава, таксационные параметры древостоя (возраст, высота, диаметр ствола) и регистрировали видовое разнообразие и обилие сосудистых растений, мхов и лишайников. Для сосудистых растений и мхов использована % шкала покрытия. Для оценки встречаемости лишайников использована трехбалльная шкала: 1 – вид встречен на ПП однократно в незначительном количестве; 2 – вид отмечен на 2–3 единицах субстрата; 3 – массовый вид. Виды, требующие камерального определения, гербаризировались с целью дальнейшего определения в лабораторных условиях, при помощи микроскопической техники, согласно общепринятым методикам.

Ординация (градиентный анализ) проведена методом неметрического многомерного шкалирования (NMS) (Kruskal, Wish, 1978) в пакете PCORD 6.0 (McCune, Mefford, 2011) отдельно по проективному покрытию сосудистых растений, мхов и встречаемости лишайников. Нагрузки на оси ординации оценены с использованием коэффициента Серенсена. Для интерпретации данных использована корреляция осей ординации с факторами среды (r). В обработку были включены следующие показатели: глубина торфяной залежи (косвенно отражает условия местопроизрастания); сомкнутость древостоя (%); сумма площадей поперечных сечений стволов живых деревьев (м²га⁻¹) (сеч_сумм на рис. 1–3) и отдельно сухостоя (сеч_сух), валежа (сеч_валеж), ели (сеч_Е), лиственных деревьев (сеч_листв); доли участия в древостое (%) ели (Е), березы (Б), ивы (И), ольхи (Ол). Кроме того, рассчитана корреляция осей ординации с такими показателями биологического разнообразия лишайников, как: число охра-

няемых видов, включая список бионадзора (Красная книга ..., 2020) (КК), число индикаторных (Инд) и специализированных (Спец) видов малонарушенных лесов (Выявление и обследование ..., 2009), общее число видов лишайников ($N_{\text{лиш}}$), а также число видов сосудистых растений ($N_{\text{ср}}$), число видов мхов ($N_{\text{мх}}$) и общее проективное покрытие мохового яруса (покр_мх).

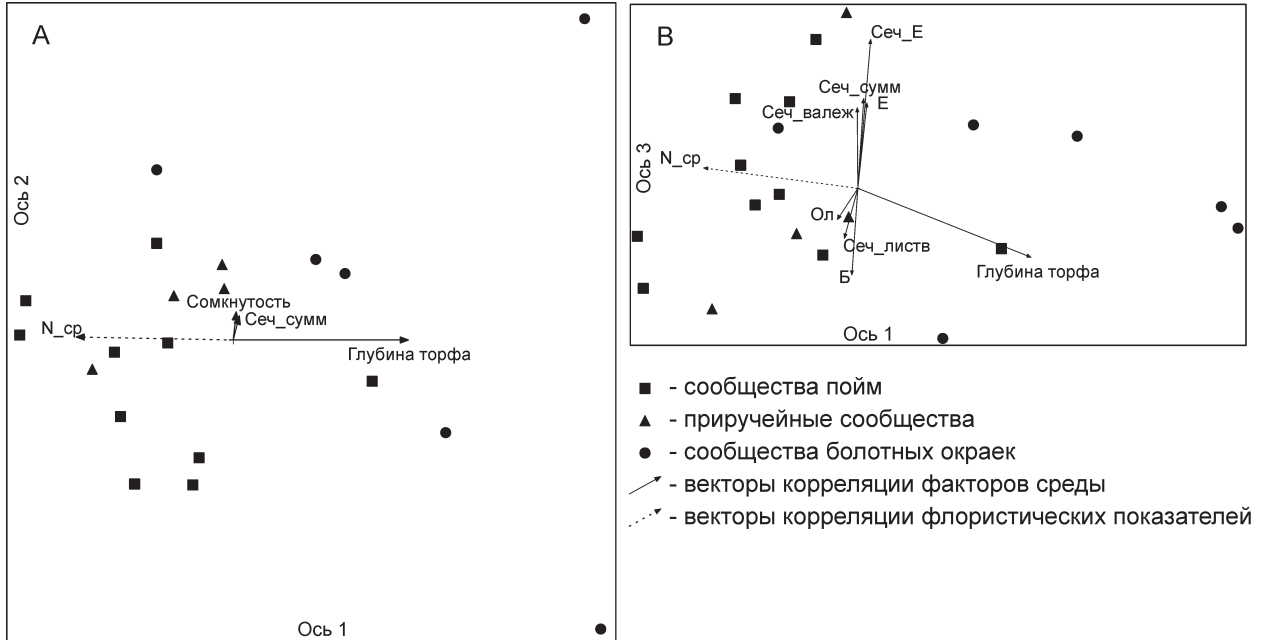


Рис. 1. NMS ординация ПП по проективному покрытию видов сосудистых растений ельников болотно-травяных: А – 1 и 2 оси, В – 1 и 3 оси. Условные обозначения в тексте.

Результаты и обсуждение

Всего в сообществах ЕБТ выявлено 153 вида сосудистых растений, 78 видов мхов, 206 видов лишайников и близких к ним грибов, что составляет, соответственно, 70, 57 и 90 % всей выявленной флоры изучаемой территории. О богатстве лишенофлоры говорит и то, что на площади всего 1,25 га выявлено ~20 % разнообразия лишайников Архангельской области (включая арктические острова) и 36 % видов, отмеченных на материковой части региона. В составе лишенофлоры ЕБТ встречается 22 % охраняемых в области лишайников (включая список бионадзора) (Красная книга ..., 2020) и 30 % видов, предложенных в качестве индикаторов биологически ценных лесов на Северо-западе России (Выявление и обследование ..., 2009). Градиентный анализ позволил выявить основные факторы разнообразия отдельных компонентов сообществ ЕБТ исследованной территории.

Сосудистые растения. При NMS ординации ПП на основе проективного покрытия сосудистых растений было получено максимальное значение нагрузки для первой оси из всех рассматриваемых вариантов ординации: 0,64, тогда как для второй и третьей эти значения составляют 0,15 и 0,09 (см. рис. 1). Это свидетельствует об одном преобладающем градиенте растительности в анализируемой группе сообществ. По оси 1 происходит разделение описаний на две группы – пойменные и приречные с одной стороны, и болотные окрайки – с другой. Высокую корреляцию ($r = 0,76$) среди анализируемых факторов ось имеет со значением глубины торфа. Положительную корреляцию с 1 осью имеет покрытие осок (*Carex cespitosa* L., *C. rostrata* Stokes) и некоторых других болотных видов: *Eriophorum vaginatum* L., *Equisetum palustre* L., *Rubus chamaemorus* L., а также лесных *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. Отрицательную корреляцию – *Filipendula ulmaria*, а также видов, характерных для речных пойм: *Atragea sibirica* L., *Thalictrum flavum* L., *Urtica dioica* L., *Stellaria nemorum* L., *Valeriana wolgensis* Kazak., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Veronica longifolia* L. и др. По этой же оси наблюдается снижение общего числа видов сосудистых растений.

Вторая ось ординации имеет слабую связь с сомкнутостью ($r = 0,30$) и общей суммой сечений ($r = 0,28$) древостоя. Среди растений наибольшую положительную корреляцию имеет покрытие тенелюбивых/теневыносливых лесных видов: *Luzula pilosa* L. Willd., *Lycopodium annotinum* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Vaccinium myrtillus*, а также

Carex loliacea L. и *Listera cordata* (L.) R. Br. Отрицательную – поросли *Alnus incana* (L.) Moench., *Padus avium* L., *Salix pentandra* L., а также *Calamagrostis phragmitoides* (L.) Roth., *Carex appropinquata* Schumach., *C. rhynchophysa* C. A. Mey., *Menyanthes trifoliata* L. Это также подтверждает связь данной оси ординации с фактором освещенности. Третья ось коррелирует с соотношением ели и березы в древостое, а также с общим площадями сечения древостоя и валежа.

Таким образом, наибольший вклад в разнообразие сосудистых растений изученных сообществ ЕБТ оказывает тип местопроизрастания (пойменно–болотный градиент), значительно меньшее влияние – характеристики древостоя (сомкнутость и площадь сечений древостоя, породный состав). От поймы к болотной окрайке снижается число видов сосудистых растений на ПП: среднее и максимальное число видов в описании для пойменных сообществ составляет 63 и 72, для приречных – 60 и 66, для болотных окраек – 48 и 57, соответственно.

Мхи. При NMS ординации ПП на основе проективного покрытия мхов получена сходная с сосудистыми растениями картина. Нагрузка на 1 ось ординации составила 0,63, на 2 и 3 – по 0,13 (рис. 2). Корреляция значений первых осей при ординации ПП по сосудистым растениям и мхам составила 0,67. Основной градиент видового разнообразия мхов также соответствует распределению сообществ от пойм к болотным окрайкам, причем в данном случае приречные сообщества занимают промежуточное положение между поймами и окрайками. Высокое значение корреляции ($r = 0,66$) с градиентом имеет глубина торфа. Положительную корреляцию с 1 осью имеют проективные покрытия всех видов сфагновых мхов, в особенности *Sphagnum warnstorffii* и *S. centrale* S. Jens. и ряда других болотных мхов – *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb., *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenäs, также лесных видов: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Dicranum* spp. Отрицательную – *Mnium stellare* Hedw., *Amblystegium serpens* Schimp., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout, *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr, *Rhytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T. J. Кор. Вдоль оси происходит увеличение общего проективного покрытия мхов.

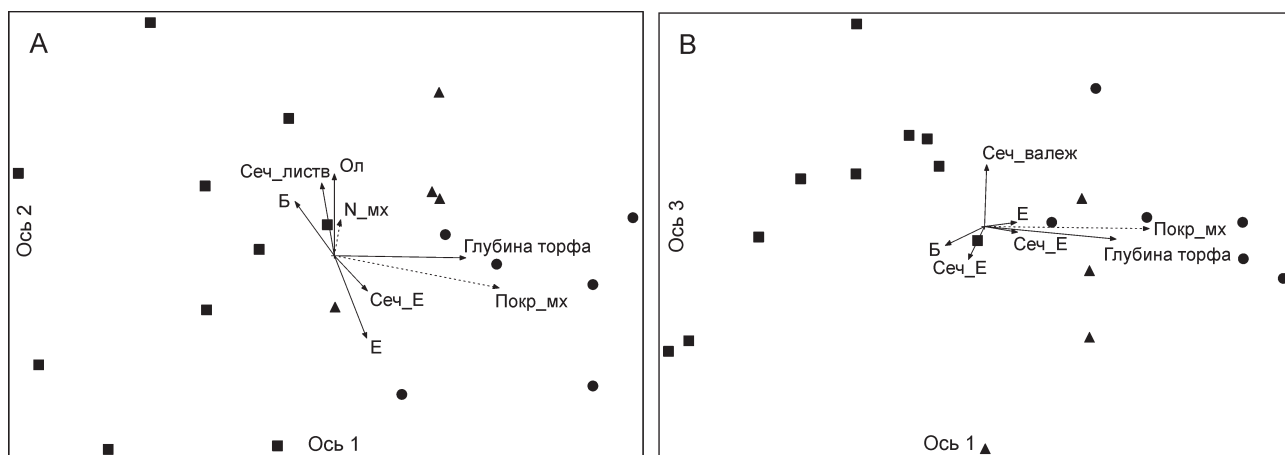


Рис. 2. NMS ординация ПП по проективному покрытию видов мхов ельников болотно-травяных: А – 1 и 2 оси, В – 1 и 3 оси. Условные обозначения на рис. 1 и в тексте.

Вторая ось в наибольшей степени коррелирует с соотношением ели и лиственных пород в древостое, третья – с площадью сечения валежа.

Как и в случае с сосудистыми растениями, основным локальным фактором среды, обеспечивающим разнообразие мохового покрова ЕБТ, является пойменно–болотный градиент. Вторым фактором по воздействию, значительно уступающим первому, является соотношение ели и березы в древостое, которое оказывает опосредованное влияние на напочвенный моховой покров через качество и количество опада. Обилие валежа также сказывается на разнообразии видов мохового покрова. Показатели древостоя, отражающие условия освещенности (сомкнутость и общая сумма сечений), напротив, не оказывают заметного влияния на разнообразие мхов.

Лишайники. При NMS ординации ПП на основе встречаемости видов лишайников нагрузки на 1, 2 и 3 оси составили 0,42, 0,21 и 0,15, соответственно (см. рис. 3). По сравнению с напочвенным растительным покровом, действие основного фактора на лишайники выражено слабее. Ось 1, отра-

жающая основной градиент, в наибольшей степени положительно коррелирует с долей участия ели в древостое и суммой площадей сечений стволов ели ($r = 0,52$ и $0,48$, соответственно), и отрицательно – с долей участия березы ($r = -0,46$) и суммой площадей сечений стволов лиственных деревьев ($r = -0,48$). С этим градиентом изменяются различные показатели видового богатства лишайников. Так, общее число видов, число охраняемых и специализированных видов при увеличении доли березы и других лиственных пород в древостое возрастают. Отрицательную корреляцию с осью имеет большое число эпифитных лишайников, использующих в качестве форофита лиственные деревья: это нитрофильные виды родов *Lecanora*, *Lecidea*, *Nephroma*, *Pertusaria*, *Ramalina*, семейства *Physciaceae* и др. С усложнением видовой структуры древесного яруса возрастает число специализированных видов, большая часть которых относится к калиционидным и цианобионтным лишайникам, имеющих высокие требования к наличию и качеству субстрата. С увеличением доли участия и суммы площадей сечений стволов ели возрастает встречаемость видов, произрастающих на увлажнённых, замшелых субстратах в условиях затенения: *Coeogonium pineti* (Ach.) Lücking et Lumbsch, *Icmadophyla ericetorum* (L.) Zahlbr., *Micarea* sp.

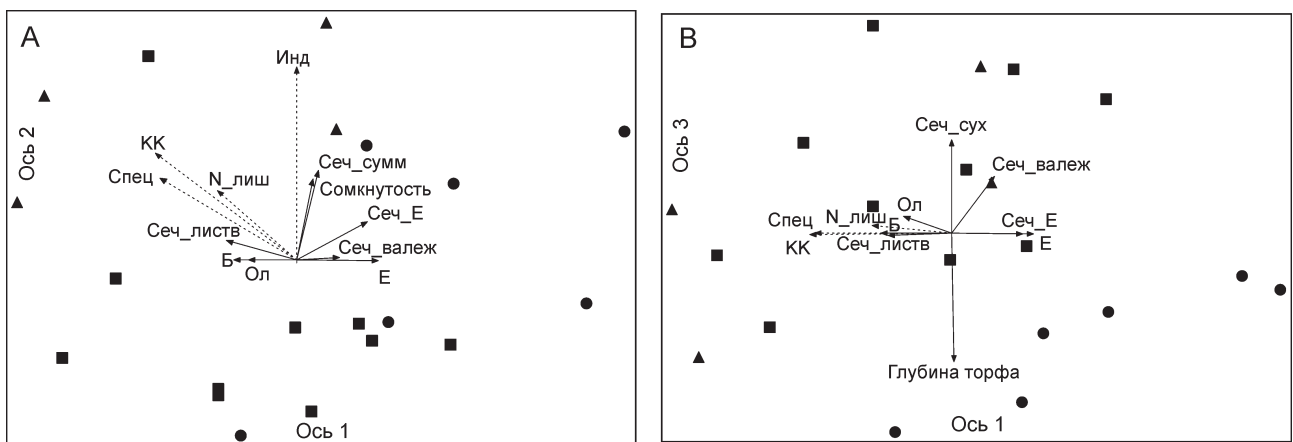


Рис. 3. NMS ординация ПП по встречаемости лишайников ельников болотно-травяных: А – 1 и 2 оси, В – 1 и 3 оси. Условные обозначения на рис. 1 и в тексте.

Ось 2, второй по значимости градиент, связан с сомкнутостью крон ($r = 0,52$) и суммой площадей сечений живых деревьев ($r = 0,54$). При увеличении значений этих характеристик местообитания, косвенно отражающих условия освещенности и увлажнения, показатели видового богатства лишайников (особенно число индикаторных видов, чуть менее выражено – число охраняемых и специализированных видов) возрастают.

Ось 3 коррелирует с глубиной торфа ($r = -0,65$), а также с суммой площадей сечений сухостоя ($r = 0,56$) и валежа ($r = 0,43$). По оси происходит дифференциация групп сообществ пойм и приручейных с одной стороны и болотных окраек – с другой. Это указывает на некоторое влияние пойменно-болотного градиента на лишайники, однако, не на показатели видового богатства, а наиболее вероятно – на их качественный состав и встречаемость видов. Так, например, только в пойменных лесах обнаружены такие виды, как *Chaenotheca sphaerocephala* Nád., *Chaenothecopsis viridialba* (Kremp.) A. F. W. Schmidt, *Leptogium cyanescens* (Rabenh.) Körb., *Peltigera venosa* (L.) Baumg., в них большей встречаемостью обладают виды *Acolium karelicum* (Vain.) M. Prieto et Wedin, *Ramalina thrausta* (Ach.) Nyl. и *Rostania occulta* (Bagl.) Otolora, P. M. Jørg. et Wedin. С другой стороны, только в ЕБТ, прирученных к окрайкам болот, обнаружено место произрастания *Usnea longissima* Ach., здесь чаще, по сравнению с другими биотопами, встречаются виды *Lopadium disciforme* (Flot.) Kullh. и *Microcalicium dissimulatum* (Ach.) Vain.

Заключение. Ельники болотно-травяные в пределах Пинего–Мезенского междуречья характеризуются высоким видовым разнообразием сосудистых растений, мхов и лишайников. Всего в их сообществах выявлено 153 вида сосудистых растений, 78 видов мхов, 206 видов лишайников и близких к ним грибов, что составляет, соответственно, 70, 57 и 90 % всей выявленной флоры изучаемой территории, что позволяет рассматривать ЕБТ в роли центров биологического разнообразия исследуемой территории для данных групп организмов.

Ведущим фактором, обеспечивающим видовое разнообразие сосудистых растений и мхов в ельниках болотно-травяных, является положение сообществ в ряду от пойменных условий к болотным окрайкам. Среди других действующих факторов среды для сосудистых растений – густота древесного яруса (освещенность) и соотношение ели и лиственных пород в древостое. Для мхов большее влияние оказывает соотношение пород в древостое и обилие валежа на участке.

Основное влияние на разнообразие лишайников оказывает не положение сообществ в ряду от пойменных условий к болотным окрайкам, а структура древостоя, обеспечивающая наличие и качество субстрата для эпифитной и эпиксильной групп лишайников, преобладающих в сообществах такого типа. Второй по значимости фактор – густота древесного яруса, косвенно отражающая условия освещенности и относительной влажности под пологом леса. Чем более сомкнуты древостой и больше в них доли участия лиственных видов деревьев, тем выше общее разнообразие лишайников, число охраняемых и специализированных видов.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность Архангельскому отделению Всемирного Фонда Дикой Природы (WWF) за организацию и проведение экспедиций. Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН по теме АААА-А19-119062590056-0.

ЛИТЕРАТУРА

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / Отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. – СПб.: «Победа», 2009. – 258 с.

Глушковская Н. Б., Загидуллина А. Т., Корепанов В. И., Коткова В. М., Кушневская Е. В., Мирин Д. М., Столповский А. П., Филиппов Б. Ю. Ландшафтное и биологическое разнообразие на территории междуречья Северной Двины и Пинеги. – СПб.: Всемирный фонд дикой природы, 2013. – 116 с.

Евстигнеев О. И., Горнова М. В. Ельники высокотравные – климаксные сообщества на низинных болотах Брянского полесья // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2017. – Вып. 2 (3). DOI: 10.21685/2500-0578-2017-3-3

Красная книга Архангельской области. – Архангельск: Сев. (Арктич.) федер. ун-т, 2020. – 478 с.

Кутенков С. А., Кузнецов О. Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // *Разнообразие и динамика лесных экосистем России.* Кн. 2. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013. – С. 152–206.

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Мезоэвтрофные ельники таволгово-дернистоосоковые и аконитово-таволговые сфагновые Европейской России и Урала // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*, 2021. – Т. 30, № 2. – С. 5–24. DOI: 10.24412/2073-1035-2021-10387

Кучеров И. Б., Разумовская А. В., Чуракова Е. Ю. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область) // *Бот. журн.*, 2010. – Т. 95, № 9. – С. 1268–1301.

Пыстина Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 239 с.

Тарасова В. Н. Лишайники малонарушенных лесов верховий реки Нюхча (Пинежский район, Архангельская обл.) // *Современная микология в России*, 2020. – Т. 8. – С. 176–178.

Holien H. The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters // *Nordic Journal of Botany*, 1997. – Vol. 17. – P. 55–76.

Kruskal J. B., Wish M. Multidimensional scaling // *Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences*, number 07–011. Sage Publications, Newbury Park, 1978.

Kuusinen M. Importance of spruce swamp-forests for epiphyte diversity and flora on *Picea abies* in southern and middle boreal Finland // *Ecography*, 1996. – Vol. 19. – P. 41–51.

McCune B., Mefford M. J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, 2011.