МХИ ЛЕСНЫХ БОЛОТ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. О. Ю. Писаренко^{1,2,*}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

²Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: o_pisarenko@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2023 г.

После доработки 25.06.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

В результате многолетних бриологических исследований лесных болот (согр) южной периферии Западной Сибири выявлено 133 вида мхов. Приводится сводный список с указанием встречаемости и распределения; обсуждаются особенности экологии некоторых видов. Выявлено, что березовые и еловые согры (фоновые и редкие для исследуемой территории типы сообществ) примерно равны по бриофлористическому богатству; более половины видов являются общими для обоих типов сообществ; с высоким постоянством встречаются не более 1/5 зарегистрированных видов, подавляющее большинство отмечены единично. Выраженный микрорельеф в сограх и, соответственно, разнообразие микроместообитаний, обеспечивает сосуществование в одном контуре видов различной экологии и происхождения. На широтном градиенте, в лесных болотах южной тайги и подтайги разнообразие мхов примерно одинаково, далее к югу оно уменьшается, а в степной зоне сокращается более чем наполовину, до набора из 43 наиболее распространенных и постоянных видов.

Ключевые слова: мхи, бриофлора, болота, заболоченные леса, согра, подтайга, лесостепь, степь, редкие виды, *Alnetea glutinosae*

DOI: 10.31857/S0006813623070049, **EDN:** YCJYOI

На Западно-Сибирской равнине болота в сумме занимают около 50% ее территории и играют средообразующую роль: влияют на общий водобаланс, радиационный баланс, на тепловой режим и т.д. (Volota..., 1976). Общеизвестна углерод-депонирующая функция болот (Titlyanova, Vishnyakova, 2022). Планомерное изучение болот Западной Сибири продолжается уже более ста лет (Liss et al., 2001). Накоплен огромный массив данных о факторах и механизмах заболачивания, о закономерностях формирования болот в разных геоморфологических условиях, о сукцессиях болотных биогеоценозов, о происхождении, возрасте, строении и свойствах торфяных залежей и т.д. Однако, по мнению Е.Д. Лапшиной (Lapshina, 2003), флора и растительность болот Западной Сибири к началу XXI века оставались изучены крайне недостаточно, особенно в отношении мохообразных. Бриологические работы были немногочисленны, а опубликованные материалы часто скудны; так, статья с многообещающим названием “Материалы к изучению бриофлоры лугов и болот лесостепной и степной зон Западной Сибири” (Logutenko, 1963) содержала список всего из 26 видов с указанием для каждого 1–3 место-

нахождений (исключением является лишь *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., для которого перечислено 12 точек). Лесные болота южной части территории долгое время вообще выпадали из внимания исследователей (Romanova, 1985). При этом лесные болота (согры) представляют особый интерес: среди всех известных типов болот согры выделяются наиболее высоким флористическим богатством, играют важную роль в поддержании биологического разнообразия регионов (Lapshina, 2003).

Первый сводный список, обобщающий все существующие указания разных авторов по составу растений, отмеченных на болотах в любой части Западной Сибири от тундровой до степной зоны, включал 497 видов высших растений – 321 вид сосудистых растений, 137 видов мхов и 39 видов печеночников (Liss et al., 2001); из них для тундровой зоны указывались 75 видов сосудистых и 109 видов мхов, для таежной – 287 и 81, и для лесостепной – 206 и 62 видов соответственно. Список преследовал общие инвентаризационные задачи, широтно-зональное и ценогическое распределение видов в нем охарактеризованы схематично. Опубликованная через два года

“Флора болот юго-востока Западной Сибири” (Lapshina, 2003) существенно дополнила данные по экологии и распространению видов; в работе приведено 344 вида сосудистых растений и 242 вида мохообразных, из которых 181 — мхи. Однако для южной периферии Западной Сибири монографиями Лапшиной (Lapshina, 2003, 2010) проблема слабой изученности не была закрыта, поскольку положенные в основу этих работ материалы были собраны в основном в подзоне южной тайги, самые южные ключевые участки, озеро Таргач и поселок 86-й квартал, находятся на 56°22′ и 56°15′ с. ш.

В восполнение пробела мы сосредоточили усилия на изучении болот южнее расположенных районов — подтаежных и лесостепных. По результатам исследований была опубликована серия статей: выполнена характеристика фитоценотического разнообразия заболоченных еловых и березовых лесов, составлен продромус заболоченных лесов южной периферии Западной Сибири, включающий три порядка, три союза, девять ассоциаций и три субассоциации класса *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 (Lashchinsky et al., 2014; Lashchinsky, Pisarenko, 2016; Pisarenko, Lashchinsky, 2020). Бриофлористические данные до настоящего времени остались в основном не обнародованными.

Цель этой работы — обобщить и проанализировать накопленную информацию по бриокомпоненту еловых и березовых согр южной периферии Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Обследования болотных сообществ проводились с 1998 по 2016 г. в Омской, Новосибирской, Кемеровской и Томской областях и в северной равнинной части Алтайского края. Выбор участков осуществлялся на основе анализа крупномасштабных топографических карт (1 : 200000—1 : 25000) и космических снимков среднего (Landsat) и высокого (QuickBird) разрешения. При полевых работах выполнялось полное геоботаническое описание на пробных площадках 20 × 20 м, по стандартной методике (Polevaeva..., 1964); для всех описаний сделана геопривязка с использованием 12-канального GPS в системе координат WGS-84. Затем проводилось детальное бриоописание, сопровождаемое сборами мхов всех основных экотопов (подстилки, валежа, стволов деревьев). Всего обследовано 302 участка лесных болот, главным образом в подтаежной и лесостепной биоклиматических подзонах Западно-Сибирской равнины (рис. 1).

Геоботанические описания и бриоописания различных уровней хранятся в Интегрированной ботанической информационной системе IBIS

(Zverev, 2007). Все собранные образцы редких и спорадично встречающихся видов мхов оформлены в гербарий; для относительно частых видов хранятся как минимум по одному образцу для каждого района работ. Материалы находятся в гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK). Дублеты наиболее интересных и объемных образцов переданы в МНА и LE. Этикетки гербаризированных образцов хранятся в виде электронной таблицы и регулярно конвертируются в состав объединенной онлайн-базы “Гербарные образцы Флоры мхов России” (Ivanov et al., 2017; Herbarium ..., 2023). Названия видов мхов в статье следуют принятым во “Флоре мхов России” (Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022; Taxonomic..., 2023). Названия сосудистых растений даны согласно “Конспекту флоры Азиатской России” (Malyshev et al., 2012).

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Абсолютные высоты на рассматриваемой территории варьируют от ~100 до ~350 м над уровнем моря; поверхность повсеместно сложена мощной, в десятки метров, толщей рыхлых четвертичных отложений. В геоморфологическом отношении территория включает несколько районов, различающихся, на фоне общей выровненности, особенностями рельефа (Gorodetskaya, Lazukov, 1975; Zanin, 1958; Nikolayev, 1988). Для северо-западной части (Ишимская и Барабинская равнины) специфичной чертой является выраженный мезорельеф, образованный чередованием невысоких пологих грив (размером до 2—4 км в длину и несколько сот метров в ширину) и межгривных понижений, с перепадами высот 10—20 м. Юго-западная часть, Кулунда — характеризуется многочисленными котловинами конечных и бессточных озер и развитием западного рельефа; это самый пониженный и плоский район изученной территории: средние высоты составляют 100—140 м, величина вертикального расчленения в пределах 5—10 м. К востоку территория повышается до 300—350 м, переходит в предгорные равнины у северного края Алтае-Саянской горной страны — Приобское плато, Присалаирскую равнину, Кольвань-Томскую возвышенность; современный рельеф здесь имеет эрозионное происхождение, его главнейшей особенностью является сложная система овражно-балочной сети (Zanin, 1958; Nikolayev, 1988); глубина вреза речных долин может достигать 100 м. Далее на востоке примыкает полого-холмистая аллювиальная Приаргинская наклонная равнина, к северу она плавно понижается до минимальных отметок 105 м. Юго-восточная часть исследованной территории — Кузнецкая котловина — с геоморфологической точки зрения относится к Алтае-Саян-

Рис. 1. Локализация обследованных массивов лесных болот.

1 – березовые согры; 2 – еловые согры; 3 – граница биоклиматических зон и подзон; с севера на юг – подзона южной тайги, подзона подтайги, зона лесостепи, зона степи (И'ина, 1985); 4 – граница России.

Fig. 1. Localities of studied swamp forests.

1 – birch (*Betula pubescens*) swamp forests; 2 – spruce (*Picea obovata*) swamp forests; 3 – border of bioclimatic zones and sub-zones; from north to south – south taiga, subtaiga, forest-steppe, steppe (И'ина, 1985); 4 – border of Russia.

ской горной области (Olyunin, 1975; Vdovin, 1988). С трех сторон котловина ограничена горными сооружениями – Салаирским кряжем, Горной Шорией и Кузнецким Алатау, а на севере не имеет четкой границы и сливается с ландшафтами Колывань-Томской возвышенности; основная часть расположена в условиях лесостепной подзоны. Для котловины характерен хорошо разработанный эрозионный рельеф с густой сетью оврагов и балок.

Климат территории резко континентальный. Гидротермические показатели закономерно изменяются в широтном направлении: среднегодовая температура воздуха с севера на юг возрастает от -1°C до $+1.5^{\circ}\text{C}$; годовая сумма эффективных температур ($T > 10^{\circ}\text{C}$) возрастает от 1700°C до 2450°C (Novosibirskaya..., 1978). Безморозный период составляет 100–125 дней. Среднегодовое количество осадков варьирует от 450–500 мм на северной окраине территории до 250–300 мм в степной Кулунде. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом – 140–160 дней (Nauchno-prikladnoy..., 1993).

Широтную полосу в пределах примерно 55–57° с.ш. в Западной Сибири выделяют в качестве особой биоклиматической подзоны – подтайги; зональной растительностью выступают травяные осиновые и березовые леса (Gorodkov, 1916; Krylov, 1961; Ermakov et al., 1991). Южнее, в подзоне лесостепи, процент лесистости территории снижается; зональной растительностью становится мозаика березовых и осиновых травяных лесов с остепненными лугами или луговыми степями, в травостое снижается участие мезогигрофитов и мезофитов (Lavrenko, 1985; Makunina, 2016). Травяные мелколиственные леса и луговые и степные сообщества приурочены к дренированным участкам, в понижениях огромные пространства заняты разнообразными болотами. В схеме болотного районирования Западной Сибири, в северной части подтайги происходит смена болотных зон: верховые олиготрофные сфагновые болота, характерные для таежной зоны, замещаются к югу мезотрофными и евтрофными осоково-гипновыми и лесными болотами (Kats, 1971; Volota..., 1976; Liss, Berezina, 1981).

Лесные болота (согры) в Сибири выступают викариантами европейским черноольшаникам (Lapshina, 2010). Облик и состав лесных болот на широтном градиенте изменяется. В таежной зоне Западной Сибири эдификаторную роль в сограх играют хвойные породы: доминирует ель, иногда при значительном участии кедра, иногда с примесью лиственницы или (и) сосны; березовые согры в таежной зоне встречаются изредка и, по мнению Лапшиной, представляют собой пирогенные варианты (Lapshina, 2003, 2010). В подтайге Западной Сибири березовые леса являются коренными; заболоченные осоковые и кочкарно-осоковые березовые согры широко распространены. В Барабинской низменности они занимают слабо дренированные межгрядные пространства и пониженные временно избыточно переувлажненные участки в центральных частях лесных массивов; на приподнятых предгорных равнинах в условиях выработанной овражно-балочной сети, образуют по плоским днищам логов полосы в несколько десятков метров шириной и в несколько сотен метров длиной (Korolyuk, 1993; Lashchinsky et al., 2014). В левобережье в Приобской лесостепи и в степной зоне березовые согры встречаются в центральных пониженных частях ложбин древнего стока и крупных блюдцеобразных западин. В эколого-флористической классификации березовые согры относятся к классу *Alnetea glutinosae*, порядкам *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937 и *Salicetalia auritae* Doing 1962 (Pisarenko, Lashchinsky, 2020).

Физиономически и флористически сообщества довольно однообразны. Разреженный древесный ярус сомкнутостью 0.3–0.4 (0.6) образован *Betula pubescens* Ehrh.; деревья низкорослые, в большинстве случаев не превышают 14–16 м при диаметре стволов около 20–24 см. Подлесок от полностью отсутствующего до довольно густого, с проективным покрытием до 40–60%; обычны *Salix cinerea* L., *Ribes nigrum* L., *Frangula alnus* Mill. Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 20 до 60–80%; наиболее постоянны и обильны *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum fluviatile* L., *Thelypteris palustris* Schott и крупные кочкообразующие осоки *Carex appropinquata* Schum. и *C. cespitosa* L. Осоковые кочки могут иметь высоту до 50 см; занимаемая ими площадь варьирует в разных сообществах. Межкочья весной и во влажные годы летом залиты водой, в сухие периоды года полностью пересыхают. Доминантами и содоминантами травостоя могут также выступать *Carex rostrata* Stokes, *C. riparia* Curt., *C. acutiformis* Ehrh., *C. elata* subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas, *C. juncella* (Fries) Th. Fries, *C. elongata* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. canescens* (Web) Roth. Обычно присутствуют в небольшом обилии *Phragmites australis* (Gav.) Trin ex Steud., *Lysimachia vulgaris* L., *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichenb., *Rumex aquaticus* L., *Scutellaria galericulata* L., *Epilo-*

bium palustre L. и другие виды болотного разнотравья. Мощность торфяного горизонта составляет около 20–40 см. Комплексный микрорельеф и переменный режим увлажнения обеспечивают совместное произрастание видов с контрастными экологическими характеристиками. Напочвенный моховой покров фрагментарный. Мхи отсутствуют на участках с сомкнутым травостоем, а также в заливаемых водой межкочьях и в местах скопления березового опада и осоковой ветоши.

Еловые (*Picea obovata* Ledeb.) согры на рассматриваемой нами территории находятся на южном пределе распространения ели на равнине; они оторваны от южной границы сплошного распространения темнохвойных пород, редки и представлены небольшими изолированными массивами. Основным лимитирующим фактором является недостаток влаги в почве и приземном слое воздуха в середине вегетационного сезона; соответственно, еловые согры приурочены к местообитаниям с повышенным и стабильным увлажнением и повышенной влажностью воздуха — к речным долинам. В эколого-флористической классификации сообщества еловых согр в основном принадлежат порядку *Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae* Lapshina 2010 класса *Alnetea glutinosae*; подробное описание сообществ дано нами ранее (Lashchinsky, Pisarenko, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в обследованных березовых и еловых сограх зарегистрировано 133 вида мхов (табл. 1). Значительная часть встречается в сограх редко: 55 видов отмечены менее чем в 10% обследованных контуров, из них 22 вида найдены лишь по одному разу. Регулярно, с III–V классами постоянства встречается лишь 1/6 от общего числа (21 вид).

Наиболее обычен и массов *Plagiomnium ellipticum*, образующий на отдельных участках моновидовые заросли площадью до нескольких квадратных метров. В постоянно влажных и обогащенных полуразложившейся органикой местах бывает обилён *Climacium dendroides*. В западинах с относительно долго стоящей водой разрастаются *Calliergon cordifolium* и *Calliergonella cuspidata*, часто встречается *Drepanocladus aduncus*. Мхи обильны на пониженных участках, но основное разнообразие связано с повышенными элементами микрорельефа. В экотопической структуре бриоценофлоры с западинами связано 22% видового состава, а 55% приурочены к приствольным повышениям и корневым лапам деревьев, валежу, верхушкам отмерших осоковых кочек и т.п. — обычны *Brachythecium mildeanum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *Timmia megapolitana*, *Campylium stellatum*; встречаются *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*,

Таблица 1. Встречаемость видов мхов на лесных болотах юга Западной Сибири
Table 1. Occurrence of moss species in swamp forests in the south of Westn Siberia

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	III	III	III	=	2
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. et Taylor	u				2
<i>Anomodontella longifolia</i> (Schleich. ex Brid.) Ignatov et Fedosov	u				2
<i>Atrichum flavisetum</i> Mitt.	u	+		=	2
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	III	IV	IV	~ =	4
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.		u		=	2
<i>Brachythecium campestre</i> (Müll. Hal.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel		u		=	2
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	III	IV	IV	=	3
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch, Schimp. et W. Gümbel		u		~	2
<i>Brachythecium rotaeanum</i> De Not.	II	II	II		2
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel		u		=	2
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Bruch, Schimp. et W. Gümbel	II	II	III	=	2
<i>Bryum bimum</i> (Schreb.) Turner	I	I	I	=	3
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	I	I	II	=	2
<i>Bryum lonchocaulon</i> Müll. Hal.		+		=	2
<i>Bryum moravicum</i> Podp.	u			=	2
<i>Bryum pallens</i> Sw.		u		=	1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	II	II	II	~	4
<i>Callicladium haldaneanum</i> (Grev.) H.A. Crum	III	III	III		2
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	III	III	II	~	4
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	II	I		~	4
<i>Calliergon richardsonii</i> (Mitt.) Kindb.	I			~	5
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	III	III		~	4
<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	III	III		=	3
<i>Campylium chrysophyllum</i> (Brid.) J. Lange	I			=	2
<i>Campylium protensum</i> (Brid.) Kindb.	II	II		~	3
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	I	II		~	4
<i>Campylophyllopsis sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra	II	I		=	2
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	I	II	II	=	2
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	I	+		~	1
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	V	IV	II	~ =	4
<i>Conardia compacta</i> (Müll. Hal.) H. Rob.	u			=	5
<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce		I		~	2
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	II	II	I	=	3
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.	II	I	II		2
<i>Dicranum fragilifolium</i> Lindb.	II				2
<i>Dicranum fuscescens</i> Turn.	II	II	I		2
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	II	II	II		2
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	II	II		=	2

Таблица 1. Продолжение

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экоотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	I	+		=	2
<i>Dicranum undulatum</i> Schrad. ex Brid.	I	+		=	3
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	I			=	5
<i>Ditrichum cylindricum</i> (Hedw.) Grout		u		=	2
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	III	IV	III	~	4
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schmp.) Hedenäs	I	I	I	~	3
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	II	+		=	2
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	I	I		=	2
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	I			=	3
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.	I			=	4
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	u	u		=	1
<i>Haplocladium microphyllum</i> (Sw. ex Hedw.) Broth.	I	I	II		2
<i>Helodium blandowii</i> (F. Weber et D. Mohr) Warnst.	III	II	II	~ =	4
<i>Herzogiella turfacea</i> (Lindb.) Z. Iwats.	II			=	2
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	II				4
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet et Hedenäs	I	II	II	~	2
<i>Hygroamblystegium varium</i> (Hedw.) Mönk.	u	I	I		2
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra et Stebel	III	I	I	=	2
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	IV	I		=	2
<i>Isopterygiella pulchella</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova	I			=	2
<i>Jochenia pallescens</i> (Hedw.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	II	II	III		2
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson	II	II	I	=	2
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	II	II	~	2
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.		I	I		2
<i>Lewinskya elegans</i> (Schwägr. ex Hook. et Grev.) F. Lara, Garilleti et Goffinet	II	II	II		2
<i>Mnium marginatum</i> (Dicks. ex With.) P. Beauv	u	+		=	5
<i>Mnium spinosum</i> (Voit) Schwägr.	I			=	4
<i>Mnium stellare</i> Hedw.	III	II		=	3
<i>Myrinia pulvinata</i> (Wahlenb.) Schimp.	u	u			2
<i>Myurella julacea</i> (Schwägr.) Schimp.	u			=	2
<i>Myuroclada longiramea</i> (Müll. Hal.) Min Li, Y.F. Wang, Ignatov et Huttunen	+			=	1
<i>Myuroclada maximowiczii</i> (G.G. Borshch.) Steere et W.B. Schofield		u		=	2
<i>Neckera pennata</i> Hedw.	I				2
<i>Nyholmiella obtusifolia</i> (Brid.) Holmen et E. Warncke	I	II	I		2
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske		I		=	1
<i>Physcomitrium pyriforme</i> (Hedw.) Hampe		u		=	2
<i>Plagiomnium confertidens</i> (Lindb. et Arnell) T.J. Kop.	I			=	2
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	III	III	III	=	2
<i>Plagiomnium drummondii</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.		+		=	2
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	V	IV	II	~	4

Таблица 1. Продолжение

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	I			~ =	1
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop.	I	I	I	=	2
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	II	II	II	=	3
<i>Plagiothecium latebricola</i> Bruch, Schimp. et W. Gumbel		+		=	3
<i>Plagiothecium svalbardense</i> Frisvoll	I	I		=	2
<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) H.A. Crum	u			=	5
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Bruch, Schimp. et W. Gumbel	II	II	II		2
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	V	III	II	=	2
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.		+		=	1
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	III	III	III	=	2
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews		I		~	1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	I	+	I	~	2
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	I	II		=	2
<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.		u		=	3
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.		I		=	4
<i>Pseudoamblystegium subtile</i> (Hedw.) Vanderp. et Hedenäs		+			2
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	u			~	4
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	II	I		=	2
<i>Pylaisia condensata</i> (Mitt.) A. Jaeger	I	I			2
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gumbel	II	II	III		2
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	II	I		~	4
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	II	+		~	4
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	II	+		=	1
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J. Kop.	I			=	1
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	IV	III	II	=	2
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov	I	I		=	2
<i>Sciuro-hypnum latifolium</i> (Kindb.) Ignatov et Huttunen		u		~	4
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov et Huttunen	II	II	II	=	2
<i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen		I		=	2
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russow) C.E.O. Jensen	+	+		=	5
<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen		+		~	5
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.		I		=	5
<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen	I	I		=	4
<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg et Hassel	u	u		=	5
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson		I		=	3
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.		I		=	5
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	I	I		~	3
<i>Sphagnum jensenii</i> H. Lindb.		u		~	5
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.		u		~	5
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	II	I		=	4

Таблица 1. Окончание

Виды/Species	Лесные болота/ Swamp forests			Экотоп/ Ecotope	Верность болотным местообит./ Swamp habitat adherence
	1	2	3		
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	II	I	I	~	4
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	I	I	II	~	5
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	III	I		=	4
<i>Stereodon pratensis</i> (W.D.J. Koch ex Spruce) Warnst.	II	II	III		4
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. et Brid.) Hedenäs	u			~	5
<i>Symblepharis elongata</i> (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov	II	I		=	3
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	II	I		=	2
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A. Jaeger	II	+		=	4
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	III	II		=	4
<i>Timmia megapolitana</i> Hedw.	IV	III		=	4
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	II	I		~ =	5
<i>Warnstorffia pseudostraminea</i> (Müll. Hal.) Tuom. et T.J. Kop.		+		~	2
<i>Weissia brachycarpa</i> (Nees et Hornsch.) Jur.		u		=	2
<i>Zygodon sibiricus</i> Ignatov, Ignatova, Z. Iwats. et B.C. Tan	u				2

Примечание.

Лесные болота: 1 – еловые согры, 2 – березовые согры подтайги и лесостепи, 3 – березовые согры степной зоны. *Встречаемость* видов дана в классах постоянства: V – 81–100%; IV – 61–80%; III – 41–60%; II – 21–40%; I – 11–20%; + < 10%; u – единственная находка.

Занимаемые экотопы:

~ пониженные и часто обводненные элементы микрорельефа, западины;

= повышенные элементы микрорельефа (приствольные повышения, осоковые кочки, корневые лапы деревьев, вывороты, валех);

|| стволы деревьев.

Балл верности болотным местообитаниям приведен по Е.Д. Лапшиной (Lapshina, 2003): (5) виды облигатно связаны с торфяными и водно-болотными отложениями; (4) характерны для болот, имеют здесь высокую частоту встречаемости, но иногда растут и в других типах местообитаний; (3) на болотах широко распространены и обычны, но ценотический оптимум лежит за пределами болотных местообитаний; (2) неболотные (индифферентные) виды, заходят на болота по соответствующим нишам; (1) заходят на болота редко и случайно.

Note.

Swamp forests: 1 – spruce (*Picea obovata*) swamp forests, 2 – birch (*Betula pubescens*) swamp forests in subtaiga and forest-steppe zone, 3 – birch swamp forests in the steppe zone. The occurrence of species is ranked: V – 81–100%; IV – 61–80%; III, 41–60%; II, 21–40%; I, 11–20%; + < 10%; u – the only find.

Occupied ecotopes:

~ depressed and often flooded microrelief;

= elevated elements of the microrelief (trunk elevations, sedge tussocks, root paws of trees, eversion, fallen wood);

|| – tree trunks.

Swamp habitat adherence to mire habitats is ranked according to Lapshina (2003): (5) species are obligately associated with peat and bog habitats; (4) species are common in bogs, but sometimes grow in other types of habitats; (3) widespread and common in bogs, but the cenotic optimum is outside the mire habitats; (2) indifferent species, take place in mires in suitable habitats; (1) occur in mires rarely and accidentally.

Mnium stellare, *Thuidium recognitum* и др.; изредка на приствольных повышениях присутствуют небольшие куртинки сфагновых мхов, из которых более обычен *Sphagnum warnstorffii*. Доля видов эпифитно-эпиксильного комплекса в бриоценофлоре составляет 23%; спорадически встречаются *Amblystegium serpens*, *Callicladium haldaneanum*, *Jochenia pallescens*, *Lewinskya elegans*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Platygyrium repens*, *Pylaisia polyantha*, *Nyholmiella obtusifolia* и др.

Хорошо выраженный микрорельеф и изменяющийся в течение вегетационного периода уровень грунтовых вод обеспечивают разнообразие и контрастность условий микроместообитаний. По отношению к фактору увлажнения среди выявленных видов преобладают гигромезофиты – 36%; 22% приходится на гигрофиты (приуроченные к обводненным западинам *Calliargon* spp., *Calliargonella cuspidata*, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus* spp., *Plagiomnium ellipticum*, *Pseudobryum*

cinclidioides и др.); 34% составляют мезофиты и 8% — ксеромезофиты, последние две группы образуют в основном виды эпифитно-эпиксильного комплекса. По отношению к фактору трофности абсолютно преобладают мезотрофные и мезоэвтрофные виды — 79%; 21% составляют олиго- и мезоолиготрофы (*Sphagnum* spp., *Dicranum bonjeanii*, *D. polysetum*, *D. undulatum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis* и др).

Сравнение брионаселения еловых и березовых согр показало, что оба типа сообществ примерно равны по видовому разнообразию мхов — в них было отмечено 104 и 109 видов соответственно. Следует учесть, что характеристика еловых согр, редких на изученной территории сообществ, получена в результате обследования вдвое меньшего числа пробных площадей, нежели фоновых березовых — 93 против 209. В обоих типах присутствуют 80 из выявленных видов; в первую очередь это наиболее постоянные и массовые *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium mildeanum*, *Climacium dendroides*, *Drepanocladus aduncus*, *Plagiomnium ellipticum*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Timmia megapolitana*. Только в еловых сограх встречаются лесные мезофиты и мезоигрофиты *Dicranum fragilifolium*, *Fissidens bryoides*, *F. osmundoides*, *Herzogiella turfacea*, *Homalia trichomanoides*, *Isopterygiella pulchella*, *Mnium spinosum*, *Myuroclada longiramea*, *Neckera pennata*, *Plagiomnium confertidens*, *P. medium*, *Rhytidiadelphus subpinnatus* и др. Преимущественно с березовыми сограми связано разнообразие сфагнов (*Sphagnum balticum*, *S. capillifolium*, *S. fimbriatum*, *S. fuscum*, *S. jensenii*, *S. platyphyllum*), а также только здесь собраны *Polytrichum strictum*, *Warnstorfia pseudostraminea*. В значительной степени различия состава брионаселения еловых и березовых согр обеспечивают единично найденные виды: *Conardia compacta*, *Myurella julacea*, *Platydictya jungermannioides*, *Zygodon sibiricus* и др. (табл. 1) в случае первых, и *Brachythecium rutabulum*, *Barbula unguiculata*, *Ditrichum cylindricum*, *Myuroclada maximowiczii*, *Physcomitrium pyriforme*, *Polytrichum longisetum*, *Weissia brachycarpa* и др. в случае вторых.

Для лесных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири известно 149 видов мхов (Lapshina, 2003), причем 36 из них отмечены лишь по одному разу; список получен обобщением данных 365-и геоботанических описаний. Т.е. общий уровень бриоразнообразия согр в широтном ряду южной части лесной зоны остается приблизительно равным.

Е.Д. Лапшина предлагает дифференцировать виды по степени верности болотным местообитаниям, ранжируя их в пять групп (от облигатно связанных с торфяными болотами до неболотных видов, заходящих на болота редко и случайно (табл. 1) и выделяя верные болотные виды в каче-

стве ядра болотной флоры (Lapshina, 2003). В этих терминах, к верным болотным видам среди зарегистрированных в южнотаежных сограх относится 68 видов (46%); а в сограх изученной нами территории — 55 видов (41%).

При сравнении видовых списков было выявлено, что 109 видов (или более 2/3) из отмеченных в южнотаежных сограх встречаются и в сограх изученной нами территории; причем 74 из них — те, что отмечены и в еловых и в березовых сограх; среди последних 54 относятся к верным болотным видам.

Из видов, отмеченных в южнотаежных сограх, 43 не найдены в сограх подтайги и лесостепи; практически все они и в южнотаежных сограх найдены единично. Половина из них являются неболотными видами (*Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Atrichum tenellum* (Roehl.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel, *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen, *Brachythecium erythrorrhizon* Bruch, Schimp. et W. Gümbel, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) P.C. Chen, *Bryum caespiticium* Hedw., *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats., *Mnium lycopodioides* Schwägr., *Schistostega pennata* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr, *Tortella fragilis* (Hook. et Wilson) Limpr и др.). Один вид — *Elodium paludosum* Austin — является крайне редким, известен в Западной Сибири лишь из двух точек в Томской области (Lapshina, 2003; Ignatov et al., 2022).

Большой интерес представляют “верные” болотные виды, для которых исчезновение при продвижении на юг можно считать закономерным. Например, *Sphagnum aongstroemii* C. Hartm. — в Западной Сибири распространено преимущественно в тундровой зоне, в лесной зоне очень редок, самые южные единичные находки — в южнотаежной зоне, 56–57° с.ш. (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023); южнее встречается в высокогорьях Алтая.

У ряда видов ценогический оптимум лежит в других типах болотных сообществ, в южнотаежных сограх они были отмечены единично, а южнее, в сограх подтайги и лесостепи не были найдены вовсе. Так, у *Sphagnum obtusum* Warnst. ценогический оптимум — в осоково-сфагновых топях, преимущественно в таежной зоне; *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. предпочитает верховые и переходные болота; в южнотаежных сограх отмечен единично, в подтайге и лесостепи не найден; *Sphagnum wulfianum* Girg. в южнотаежной зоне обычен, проникает на юг до Алтайского края (53.9° с.ш.), но встречается здесь только в рослых рямках; *Sarmentypnum exannulatum* (Schimp.) Hedenäs — на Западно-Сибирской равнине самые южные находки сделаны на южной периферии Большого Васюганского болота (56.3° с.ш.), ценогический оптимум вида — в мезотрофных осо-

ковых и осоково-моховых топях; *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske в подтайге встречается, но не в сограх, ценотический оптимум вида в осоково-сфагновых топях (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023). *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. — ценотический оптимум в осоково-гипновых топях, в лесной зоне редок, считается реликтом (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023). *Meesia triquetra* (L. ex Lolycl.) Ångstr. — аналогично. *Meesia uliginosa* Hedw. в лесной зоне крайне редок; на юге Западно-Сибирской равнины найден лишь дважды на широте 56–57° (Lapshina, 2003; Herbarium..., 2023), южнее известен по единичным сборам в болотах Салаира и Кузнецкого Алатау. У *Drepanocladus sendtneri* (Schimp. ex H. Müll) Warnst. ценотический оптимум в осоково-гипновых топях, в сограх в южной тайге отмечен единственный раз (Lapshina, 2003), в подтайге единичные находки только на открытых болотах.

С другой стороны, в южнотаежных сограх не были отмечены 23 вида из встреченных (в большинстве случаев единично) в сограх подтайги и лесостепи. Из них только три относятся к верным болотным видам — *Sphagnum balticum*, *S. jensenii*, *S. platyphyllum* — все они в лесной зоне Западной Сибири широко распространены, ценотический оптимум в топях открытых болот. Прочие относятся к неболотным видам; из них часть связана с переувлажненными местообитаниями (*Cratoneuron filicinum*, *Physcomitrium pyriforme*, *Sciuro-hypnum latifolium*, *Warnstorfia pseudostraminea*), другие приурочены к обнаженным субстратам (*Atrichum flavisetum*, *Barbula unguiculata*, *Ditrichum cylindricum*, *Funaria hygrometrica*, *Myuroclada maximowiczii*), третьи являются лесными эпифитами и эпиксилами (*Brachythecium rotaeanum*, *Haplocladium microphyllum*, *Nyholmia obtusifolia*, *Pyralisia condensata* и др.).

При движении с севера на юг, из подтайги в степную зону, разнообразие обитающих в березовых сограх мхов падает более чем на половину, редуцируется до набора самых постоянных и массовых видов (табл. 1). В первую очередь практически полностью выпадают сфагны за исключением *Sphagnum teres* и *S. squarrosum*, самые южные находки этих двух видов — в березовых сограх близ оз. Вавилон Алтайского края (52.0635° с.ш., 81.0628° в.д.). Из единично найденных в сограх видов мхов ни один не связан с южными вариантами сообществ. В полном объеме сохраняется только набор эпифитов, все из которых являются лесными, а не болотными видами.

В бриофлористическом отношении среди наших находок наиболее интересны следующие.

Zygodon sibiricus. Довольно редкий эпифит, приуроченный к старовозрастным долинным лесам, преимущественно в горных районах. В Западной Сибири известны единичные местонахождения; две наши находки — единственные в

Новосибирской области: в еловых сограх на стволах крупномерных осин (Pisarenko, 2012; Herbarium..., 2023).

Anomodontella longifolia. Вид обычен в Европейской России, где растет на стволах старых широколиственных деревьев; не редок на Дальнем Востоке; на юге Сибири встречается в гумидных горных районах, преимущественно на затененных обнажениях известняков. На юге Западно-Сибирской равнины известен по нескольким находкам на небольших скальных обнажениях в долинах малых рек. Один раз обнаружен на стволах елей, в большом обилии, в еловой согре в центральной части крупного болотного массива (Pisarenko, 2016; Herbarium..., 2023).

Anomodon viticulosus. Обычен на Кавказе, в равнинных районах европейской части России встречается спорадически в зоне широколиственных лесов, к северу редет; растет на стволах старых широколиственных деревьев. В Сибири является эпилитом и встречается только в горах Алтая и Салаиро-Кузнецкого региона. На равнине единственная находка, в том же болотном массиве, что и предыдущий вид, вместе с ним, на стволах елей (Pisarenko, 2016; Herbarium..., 2023).

Brachythecium rutabulum. Неморальный вид; в европейской части России обычен, в Сибири редок и приурочен к гумидным горным районам Алтая и Западного Саяна. На равнине единственная находка, в березовой кочкарно-осоковой согре, на приствольных повышениях (Новосибирская обл., Северный р-н, между поселками Чуваши и Ивановка, 56.3523° с.ш., 78.7968° в.д., 140 м над ур. м., 06.VII.2009).

Fissidens adianthoides. Вид с обширным ареалом, но везде довольно редок. Для Западно-Сибирской равнины имеются единичные находки, в лесной зоне практически все — из еловых и березовых согр (Pisarenko, Lapshina, 2021; Herbarium..., 2023).

Три следующих вида в рассматриваемой бриоценофлоре представляют интересную группу перигляциальных реликтов тундрово-степных ландшафтов позднего плейстоцена — начала голоцена (Lapshina, 2003); современное распространение этих видов связано преимущественно с арктическими и горными районами. Кроме нижеперечисленных, на торфяных болотах Западной Сибири эту группу составляют *Distichium capillaceum*, *D. inclinatum* (Hedw.) Bruch et Schimp., *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth., *Tortella fragilis* (Hook. et Wilson) Limpr (Lapshina, 2003).

Conardia compacta. В России встречается в районах распространения карбонатных пород, повсеместно редок; типичные местообитания вида — расщелины скал и богатая карбонатами сырая почва. На юге Сибири встречается в центральном и юго-восточном Алтае. В Западной Сибири, до нашего сбора в еловой согре Омской обл. (Мамон-

тов, Pisarenko, 2011), было известно два местонахождения: в елово-березовой согре на юго-востоке Томской обл. (Lapshina, 2003) и в равнинной части Алтайского края (Nozhnikov, 2006).

Platydictya jungermannioides. В России широко распространен в горных районах от Кавказа, Алтая и Саян до Кольского п-ова, Таймыра и Чукотки. На Западно-Сибирской равнине наша находка в еловой согре (Новосибирская обл., Кыштовский р-н, окр. пос. Худышка, 56.6387° с.ш., 78.7968° в.д., 140 м над ур. м., 11.VII.2009) дополняет предыдущие единичные указания (Lapshina, 2003).

Myurella julacea. Вид широко распространен в холодных районах обоих полушарий; в Сибири встречается на большей части территории от высокой Арктики до Даурии и высокогорий Алтая и Саян. В горных районах обычен; растет на скальных выходах (особенно известняковых), на почвенных обнажениях среди камней, по бортам ручьев; в высокогорных и арктических тундрах встречается на криотурбационных пятнах и в нивальных сообществах. На равнине в отсутствие щебнистых субстратов очень редок. Наше указание (Кемеровская обл., Мариинский р-н, окр. пос. Тенгулы, долина р. Кия, 56.397° с.ш., 87.5672° в.д., 120 м над ур. м., 13.VI.2008) является третьим для лесной зоны Западной Сибири; ранее был найден в сограх в Северном р-не Новосибирской обл. и в Шегарском р-не Томской обл. (Lapshina, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На лесных болотах (березовых и еловых сограх) подтайги и лесостепи Западной Сибири выявлено 133 вида мхов. Из них лишь 21 вид имеют высокие показатели встречаемости и отмечены более чем в 40% обследованных контуров. Березовые и еловые согры, соответственно, фоновые и редкие для обсуждаемой территории типы сообществ, примерно равны по видовому разнообразию мхов; 60% выявленных видов встречаются в обоих типах сообществ. На широтном градиенте с севера на юг, общий уровень разнообразия мхов в сограх южной тайги и подтайги примерно равен, далее резко падает более чем в половину, редуцируясь в степной зоне до набора из 43-х самых постоянных и массовых видов (табл. 1).

С учетом данных Лапшиной (Lapshina, 2003), суммарное число выявленных на лесных болотах юга Западной Сибири видов составляет 169. В терминах верности болотным местообитаниям (Lapshina, 2003), 41% из них относятся к верным болотным видам, а 59% — к индифферентным и случайным.

Свойственный сообществам согр выраженный микрорельеф обуславливает разнообразие микроместообитаний, что обеспечивает сосущество-

вание в одном контуре видов различной экологии и происхождения. В густонаселенных районах, лесные болота являются островками естественной растительности в окружении глубоко антропогенно трансформированных ландшафтов и обеспечивают выживание множества видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания и при финансовой поддержке проекта № FSUS-2023-0003 “Экосистемы травяных сосновых и мелколиственных лесов как регуляторы азотного и углеродного баланса в лесостепном ландшафте Западной Сибири”, соответствует теме Центрального сибирского ботанического сада СО РАН-АААА-А21-121011290026-9 “Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирование популяций”; гербарные образцы хранятся в NSK (USU_440537).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bolota...] Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. 1976. Л. 447 с.
- [Ermakov et al.] Ермаков Н.Б., Королюк А.Ю., Лашинский Н.Н. 1991. Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири. Новосибирск. 96 с.
- [Gorodetskaya, Lazukov] Городецкая М.Е., Лазуков Г.И. 1975. Западная Сибирь. Геоморфологическое районирование. — В кн.: Равнины и горы Сибири. М. С. 118–121.
- [Gorodkov] Городков Б.Н. 1916. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. — В кн.: Ежегодник Тобольского Губернского музея. Вып. 27. Тобольск. С. 1–56.
- Herbarium specimens of Russian mosses. <http://arctoa.ru/Flora/basa.php> (accessed: 1 May 2023).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6: Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). Moscow. 472 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kučera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Moss flora of Russia. Vol. 5: Hypopterygiales — Hypnales (Plagiotechiaceae — Brachytheciaceae). Moscow. 600 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Muñoz J., Bedharek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia. Vol. 2: Oedipodiales — Grimmiales. Moscow. 560 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N. T. 2018. Moss flora of Russia. Vol. 4: Bartramiales — Aulacomniales. Moscow. 543 p.
- [Pina] Ильина И.С. 1985. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины. — В кн.: Растительный по-

- кров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск. С. 8–17.
- [Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. – *Arctoa*. 26(1): 1–10. <https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- [Kats] Кац Н.Я. 1971. Болота земного шара. М. 295 с.
- [Korolyuk] Королюк А.Ю. 1993. Структурная организация растительного покрова и методы ее изучения (на примере Барабинской равнины): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- [Krylov] Крылов Г.В. 1961. Леса Западной Сибири. М. 255 с.
- [Lapshina] Лапшина Е.Д. 2003. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск. 296 с.
- [Lapshina] Лапшина Е.Д. 2010. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск. 186 с.
- [Lashchinsky et al.] Лашинский Н.Н., Тищенко М.П., Писаренко О.Ю., Лашинская Н.В. 2014. Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья Оби. – *Растительность России*. 24: 63–85. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.63>
- [Lashchinsky, Pisarenko] Лашинский Н.Н., Писаренко О.Ю. 2016. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения. – *Растительность России*. 28: 89–107. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.28.89>
- [Lavrenko] Лавренко Н.Н. 1985. Березовые и осиновые леса. – В кн.: *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск. С. 125–137.
- [Liss et al.] Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слукса З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. 2001. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула. 584 с.
- [Liss, Berezina] Лисс О.Л., Березина Н.А. 1981. Болота Западно-Сибирской равнины. М. 204 с.
- [Logutenko] Логутенко Н.В. 1963. Материалы к изучению бриофлоры лугов и болот лесостепной и степной зон Западной Сибири. – В кн.: *Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири*. Труды ЦСБС. Вып. 6. Новосибирск. С. 334–337.
- [Makunina] Макунина Н.И. 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с.
- [Malyshev et al.] Мальшев Л.И., Доронькин В.М., Зуев В.В., Власова Н.В., Никифорова О.Д., Овчинникова С.В., Ковтонюк Н.К., Шеховцова И.Н., Гребенюк А.В., Олонова М.В., Ломоносова М.Н., Курбатский В.И., Пименов М.Г., Красников А.А., Липин А.С., Петрук А.А., Хан И.В., Гончарова С.Б., Якубов В.В., Дурникин Д.А., Пешкова Г.А., Фризен Н.В., Баркалов В.Ю., Шауло Д.Н., Байкова Е.В., Балде Е.А., Соловьев С.В. 2012. Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск. 640 с.
- [Mamontov, Pisarenko] Мамонтов Ю.С., Писаренко О.Ю. 2011. Флора мохообразных Омской области (Западная Сибирь). – *Turczaninowia*. 14 (1): 90–103.
- [Nauchno-prikladnoy...] Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1–6. Выпуск 20. Томская, Новосибирская, Кемеровская области, Алтайский край. 1993. СПб. 717 с.
- [Nikolayev] Николаев В.А. 1988. Геоморфологическое районирование сельскохозяйственной зоны Западно-Сибирской равнины. – В кн.: *Рельеф Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск. С. 139–145.
- [Nozhnikov] Ножников А.Е. 2006. Список листостебельных мхов Алтайского края. – В сб.: *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. Барнаул-Кемерово. 12: 56–67.
- [Novosibirskaya...] Новосибирская область, природа и ресурсы. 1978. Новосибирск. 152 с.
- [Olyunin] Олюнин В.Н. 1975. Горы Южной Сибири. Геоморфологическое районирование. – В кн.: *Равнины и горы Сибири*. М. С. 245–328.
- Pisarenko O.Yu. 2012. New moss records from Novosibirsk Province. 2. New bryophyte records. 1. – *Arctoa*. 21: 289.
- [Pisarenko] Писаренко О.Ю. 2016. Листостебельные мхи Салаиро-Кузнецкого региона и прилегающих равнин Западной Сибири: разнообразие и закономерности распределения: Дис. докт. биол. наук. Новосибирск. 385 с.
- Pisarenko O., Lapshina E. Moss occurrences of the Great Vasyugan Bog system. Central Siberian Botanical Garden SB RAS. Occurrence dataset accessed via GBIF.org (accessed 20 December 2021). <https://doi.org/10.15468/z8s6qu>
- [Pisarenko, Lashchinsky] Писаренко О.Ю., Лашинский Н.Н. 2020. Заболоченные леса подтайги и лесостепи Западной Сибири. – *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 50: 52–78. <https://doi.org/10.17223/19988591/50/3>
- [Polevaya...] Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. Л. 530 с.
- [Romanova] Романова Е.А. 1985. Растительность болот. – В кн.: *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск. С. 138–160.
- Taxonomic treatments of Moss Flora of Russia. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/taxonomy-ru.php> (accessed: 16 May 2023).
- [Titlyanova, Vishnyakova] Титлянова А.А., Вишнякова Е.К. 2022. Изменение продуктивности болотных и травяных экосистем по широтному градиенту. – *Почвы и окружающая среда*. 5 (2): 1–19. <https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176>
- [Vdovin] Вдовин В.В. 1988. Кузнецко-Салаирская провинция. – В кн.: *Рельеф Алтае-Саянской горной области*. Новосибирск. С. 40–71.
- [Zanin] Занин Г.В. 1958. Геоморфология Алтайского края. – В кн.: *Природное районирование Алтайского края*. Т. 1. М. С. 62–98.
- [Zverev] Зверев А.А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск. 304 с.

MOSSES OF FOREST SWAMPS IN THE SOUTHERN WEST SIBERIA

O. Yu. Pisarenko^{a,b,#}

^aCentral Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

^bNovosibirsk State University
Pirogova Str., 2, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: o_pisarenko@mail.ru

Long-term bryological research in birch and spruce forest swamps in the southern periphery of West Siberia are resulted in summary list of 133 moss species. Constancy and ecological features are given for all the species; some examples are discussed. It is shown that birch and spruce forest swamps (background and rare types of communities for the study area), are approximately equal in the diversity of moss species, and 60% of the recorded species were found in both types of communities. On the latitudinal gradient from north to south, the number of moss species in the forest swamps of the southern taiga and subtaiga is approximately equal, further south it decreases and in the steppe zone it is reduced by more than half, to the set of 43 most widespread and constant species. It was revealed that in forest swamp communities only a few moss species have high occurrence rates (*Plagiomnium ellipticum*, *Climacium dendroides*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus aduncus* in depressions and *Brachythecium mildeanum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *Timmia megapolitana*, *Campyllum stellatum* and some others on elevated microsites); the vast majority of species are rare. A well-developed microrelief determines the diversity of microhabitats, to ensure the coexistence of species of different ecology and origin. More than half of the recorded species are indifferent to mires and random. The most interesting findings (*Anomodon viticulosus*, *Anomodontella longifolia*, *Brachythecium rutabulum*, *Conardia compacta*, *Fissidens adianthoides*, *Myurella julacea*, *Platydictya jungermannioides*, *Zygodon sibiricus*) are discussed. In densely populated areas, forest swamps are islands of natural vegetation and ensure the survival of many species.

Keywords: mosses, bryoflora, wetlands, mire, swampy forests, subtaiga, forest-steppe, steppe, rare species, *Alneta glutinosae*

ACKNOWLEDGMENTS

The study corresponds to the state task of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No AAAA-A21-121011290026-9 “Vegetation of North Asia: diversity, ecological and geographical patterns of formation, functioning of populations”; it was financially supported by the project No FSUS-2023-0003 “Ecosystems of herbaceous pine and small-leaved forests as regulators of nitrogen and carbon balance in the forest-steppe landscape of Western Siberia”; herbarium specimens are stored at NSK (USU_440537).

REFERENCES

- Bolota Zapadnoy Sibiri, ikh stroenie i gidrologicheskiy rezhim. 1976. [Wetlands of West Siberia, their structure and hydrological regime]. Leningrad. 447 p. (In Russ.).
- Ermakov N.B., Korolyuk A.Yu., Lashchinskiy N.N. 1991. Floristicheskaya klassifikatsiya mezofil'nykh travyanykh lesov Yuzhnoi Sibiri [Floristic classification of mesophilic grass forests in Southern Siberia]. Novosibirsk. 96 p. (In Russ.).
- Gorodetskaya M.Ye., Lazukov G.I. 1975. Zapadnaya Sibir'. Geomorfologicheskoye raionirovaniye [West Siberia. Geomorphological zoning]. — In: Ravniny i gory Sibiri. Moscow. P. 118–121 (In Russ.).
- Gorodkov B.N. 1916. Opyt deleniya Zapadno-Sibirskoy nizmennosti na botaniko-geograficheskiye oblasti [The experience of dividing the West Siberian lowland into botanical-geographical areas]. — In: Ezhegodnik Tobol'skogo Gubernskogo muzeya. Vol. 27. Tobol'sk. P. 1–56 (In Russ.).
- Herbarium specimens of Russian mosses. <http://arctoa.ru/Flora/basa.php> (accessed: 1 May 2023).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6: Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kučera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Moss flora of Russia. Vol. 5: Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. 600 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Muñoz J., Bedharek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia. Vol. 2: Oedipodiales – Grimmiales. Moscow. 560 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N.T. 2018. Moss flora of Russia. Vol. 4: Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ. and Engl.).
- Il'ina I. S. 1985. Osnovnye geograficheskiye zakonomernosti rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoi ravniny

- [The main geographical patterns of the vegetation cover of the West Siberian]. — In: *Rastitel'nyi pokrov Zapadno-Sibirskoi ravniny*. Novosibirsk. P. 8–17 (In Russ.).
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. — *Arctoa*. 26(1): 1–10.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Kats N.Ya. 1971. *Bolota zemnogo shara* [Wetlands of the Earth]. Moscow. 295 p. (In Russ.).
- Korolyuk A.Yu. 1993. *Strukturnaya organizatsiya rastitel'nogo pokrova i metody ee izucheniya (na primere Barabinskoi ravniny)* [Structural organization of the vegetation cover and its study methods (on the Baraba Plain example)]: Abstr. Diss. ... Kand. Sci. Novosibirsk. 16 p. (In Russ.).
- Krylov G.V. 1961. *Lesa Zapadnoi Sibiri* [Forests of West Siberia]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Lapshina E.D. 2003. *Flora bolot yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* [Flora of wetlands in the southeast of West Siberia]. Tomsk. 296 p. (In Russ.).
- Lapshina E.D. 2010. *Rastitel'nost' bolot yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* [Mire vegetation of West Siberian south-east]. Novosibirsk. 186 p. (In Russ.).
- Lashchinskiy N.N., Tishchenko M.P., Pisarenko O.Yu., Lashchinskaya N.V. 2014. Vegetation cover of subtaiga landscapes in peneplain on a right bank of Ob River. — *Vegetation of Russia*. 24: 63–85 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.63>
- Lashchinsky N.N., Pisarenko O.Yu. 2016. Dark coniferous forests of West Siberian Plain on their Southern limit. — *Vegetation of Russia*. 28: 89–107 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.28.89>
- Lashchinsky N.N., Tishchenko M.P., Pisarenko O.Yu., Lashchinskaya N.V. 2014. Vegetation cover of subtaiga landscapes in peneplain on a right bank of Ob River. — *Vegetation of Russia*. 24: 63–85 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.63>
- Lavrenko N.N. 1985. *Berezovye i osinovyie lesa* [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. — In: *Rastitel'nyi pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny*. Novosibirsk. P. 125–137 (In Russ.).
- Liss O.L., Abramova L.I., Avetov N.A., Berezina N.A., Inisheva L.I., Kurnishkova T.V., Sluka Z.A., Tolpysheva T.Yu., Shvedchikova N.K. 2001. *Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie* [Mire systems of Western Siberia and their conservation value]. Tula. 584 p. (In Russ.).
- Liss O.L., Berezina N.A. 1981. *Bolota Zapadno-Sibirskoy ravniny* [Wetlands of the West Siberian Plain]. Moscow. 204 p. (In Russ.).
- Logutenko N.V. 1963. *Materialy k izucheniyu brioflory lugov i bolot lesostepnoy i stepnoy zon Zapadnoy Sibiri* [Materials for the study of the bryoflora of meadows and wetlands of the forest-steppe and steppe zones of West Siberia]. — In: *Rastitel'nost' stepnoy i lesostepnoy zon Zapadnoy Sibiri*. *Trudy tsentral'nogo sibirskogo botanicheskogo sada*. Vol. 6. Novosibirsk. P. 334–337 (In Russ.).
- Makunina N.I. 2016. The forest-steppe vegetation of the West Siberian Plain and the Altai-Sayan mountain region. Novosibirsk. 183 p. (In Russ.).
- Malyshev L.I., Doron'kin V.M., Zuyev V.V., Vlasova N.V., Nikiforova O.D., Ovchinnikova S.V., Kovtonyuk N.K., Shekhovtsova I.N., Grebenyuk A.V., Olonova M.V., Lomonosova M.N., Kurbatskii V.I., Pimenov M.G., Krasnikov A.A., Lipin A.S., Petruk A.A., Khan I.V., Goncharova S.B., Yakubov V.V., Durnikin D.A., Peshkova G.A., Frizen N.V., Barkalov V.Yu., Shauro D.N., Baikova E.V., Balde E.A., Solov'yev S.V. 2012. *Konpekt flory Aziatskoy Rossii: sosudistye rasteniya* [Synopsis of the flora of Asiatic Russia: vascular plants]. Novosibirsk. 640 p. (In Russ.).
- Mamontov Yu.S., Pisarenko O.Yu. 2011. Bryophyte flora of Omsk province (West Siberia). — *Turczaninowia*. 14 (1): 90–103 (In Russ.).
- Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu SSSR. Seriya 3. *Mnogoletniye dannye* [Scientific and applied reference book on the climate of the USSR. Series 3. Long-term data]. 1993. Chasti 1–6. Vypusk 20. Tomskaya, Novosibirskaya, Kemerovskaya oblasti, Altaijskiy kray. St. Petersburg. 717 p. (In Russ.).
- Nikolayev V.A. 1988. *Geomorfologicheskoye raionirovaniye sel'sko-khozyaistvennoy zony Zapadno-Sibirskoi ravniny* [Geomorphological zoning of the agricultural zone of the West Siberian Plain]. — In: *Rel'yef Zapadno-Sibirskoi ravniny*. Novosibirsk. P. 139–145 (In Russ.).
- Nozhnikov A.E. 2006. List of mosses of Altaj region. — In: *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. Barnaul-Kemerovo. 12: 56–67 (In Russ.).
- Novosibirskaya oblast', priroda i resursy [Novosibirsk region, nature and resources]. 1978. Novosibirsk. 152 p. (In Russ.).
- Olyunin V.N. 1975. *Gory Yuzhnoi Sibiri. Geomorfologicheskoye raionirovaniye* [Mountains of Southern Siberia. Geomorphological zoning]. — In: *Ravniny i gory Sibiri*. Moscow. P. 245–328 (In Russ.).
- Pisarenko O.Yu. 2012. New moss records from Novosibirsk Province. 2. New bryophyte records. 1. — *Arctoa*. 21: 289.
- Pisarenko O.Yu. 2016. *Listostebel'nye mkhi Salairo-Kuznetskogo regiona i privileyushchikh ravnin Zapadnoy Sibiri: raznoobraziye i zakonomernosti raspredeleniya* [Mosses of the Salair-Kuznetsk region and adjacent plains of West Siberia, diversity and distribution patterns]: Diss. ... Doct. Sci. Novosibirsk. 385 p. (In Russ.).
- Pisarenko O.Yu., Lashchinsky N.N. 2020. Swamp forests of the West-Siberian subtaiga and forest-steppe. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 50: 52–78 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17223/19988591/50/3>
- Pisarenko O., Lapshina E. Moss occurrences of the Great Vasyugan Bog system. Central Siberian Botanical Garden SB RAS. Occurrence dataset accessed via GBIF.org. <https://doi.org/10.15468/z8s6qu> (accessed 20 December 2021).

- Polevaya geobotanika 1964. [Field geobotany]. Vol. 3. Leningrad. 530 p. (In Russ.).
- Romanova E.A. 1985. Rastitel'nost' bolot [Vegetation of mires]. — In: Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny. Novosibirsk. P. 138–160 (In Russ.).
- Taxonomic treatments of Moss Flora of Russia. <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/taxonomy-ru.php> (accessed: 16 May 2023).
- Titlyanova A.A., Vishnyakova E.K. 2022. Productivity changes of wetland and grassland ecosystems along a latitudinal gradient. — Pochvy i okruzhayushchaya sreda. 5(2): 1–19 (In Russ.). <https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176>
- Vdovin V.V. 1988. Kuznetsko-Salairskaya provintsiya [Kuznetsk-Salair province]. — In.: Rel'yef Altaye-Sayanskoi gornoj oblasti. Novosibirsk. P. 40–71 (In Russ.).
- Zanin G.V. 1958. Geomorfologiya Altaiskogo kraja [Geomorphology of the Altai Territory]. — In: Prirodnoe rayonirovanie Altaiskogo kraja. Vol. 1. Moscow. P. 62–98 (In Russ.).
- Zverev A.A. 2007. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in vegetation research]. Tomsk. 304 p. (In Russ.).