

DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-2-208-248

УДК 574.4

**Е.А. Шишконокова¹, Н.А. Аветов²,
Т.Ю. Толпышева², Ю.А. Лебедь²**

¹ Почвенный институт имени В.В. Докучаева,
119017 г. Москва, Российская Федерация

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Разнообразие сосново-кустарничково-сфагновых болот природного парка «Нумто» (ХМАО – Югра)

Несмотря на рост в последние десятилетия числа исследований сосново-кустарничково-сфагновых болот (рямов) подзоны северной тайги Западной Сибири, их биогеоценотическое разнообразие остается до конца не познанным. В процессе полевых работ, проведенных на территории южной части природного парка «Нумто» и включавших геоморфологические, фитоценотические, почвенные исследования, были выделены и охарактеризованы 6 подтипов рямов – типичный («центральный образ»), с вкраплением мелких мочажин, приозерный, мелкозалежный, лишайниковый (регрессивный), олиго-мезотрофный. Определена приуроченность к торфяным почвам, выявлено видовое разнообразие растительности этих биогеоценозов. На обследованных площадках суммарно зарегистрировано 26 видов сосудистых растений, 57 видов мохообразных и 69 видов

© Шишконокова Е.А., Аветов Н.А., Толпышева Т.Ю., Лебедь Ю.А., 2025

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



лишайников. Произведенная оценка выделенных подтипов по экологическим шкалам Г. Элленберга позволила установить их дифференциацию по ряду экологических факторов и свойств почв (освещенность, температура, континентальность, среди почвенных свойств – влажность, кислотность, богатство азотом). Выраженные отличия подтипов установлены для температуры и влажности почв, а также по фактору освещенности. Повышенной теплообеспеченностью биогеоценозов относительно других подтипов характеризуется приозерный подтип рьяма. Подтипы мелкозалежного и лишайникового рьяма отличаются наиболее низкими показателями как в отношении влажности, так и континентальности, что, возможно, определяет невысокое видовое разнообразие этих подтипов. В свою очередь, к наиболее освещенным относятся подтипы центрального образа рьяма и приозерного рьяма. Приозерный рям также характеризуется наиболее низкими баллами по шкалам кислотности и богатства азотом почв.

Ключевые слова: рьямы, фитоиндикация, экологические шкалы Г. Элленберга, факторы среды, торфяные почвы

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Авторы выражают благодарность за помощь в определении мохообразных Е.А. Игнатовой (биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова), Ю.С. Мамонтову (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН), М.Н. Кожину и Е.А. Боровичеву (Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра Российской академии наук).

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Разнообразие сосново-кустарничково-сфагновых болот природного парка «Нумто» (ХМАО – Югра) / Е.А. Шишконокова, Н.А. Аветов, Т.Ю. Толпышева, Ю.А. Лебедь // Социально-экологические технологии. 2025. Т. 15. № 2. С. 208–248. DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-2-208-248

DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-2-208-248

**E.A. Shishkonankova¹, N.A. Avetov²,
T.Yu. Tolpysheva², Yu.A. Lebed²**¹ V.V. Dokuchaev Soil Science Institute,
Moscow, 119017, Russian Federation² M.V. Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

Diversity of pine-shrub-sphagnum bogs of the Numto Nature Park (Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra)

Despite the increase in the number of studies of pine-shrub-sphagnum bogs (riams) of the northern taiga subzone of Western Siberia in recent decades, the full extent of their biogeocenotic diversity remains unknown. During field work conducted in the southern part of the Numto Nature Park that included geomorphological, phytocenotic, and soil studies, 6 subtypes of riams were identified and characterized: typical ("central image"), interspersed with small hollows, lakeside, shallow-layered, lichen (regressive), and oligo-mesotrophic. Their association with peat soils was determined, and the species diversity of the vegetation of these biogeocenoses was revealed. A total of 26 species of vascular plants, 57 species of bryophytes and 69 species of lichens were noted on the surveyed sites. The assessment of the identified subtypes using the ecological scales of H. Ellenberg allowed us to differentiate them by a number of ecological factors and soil properties (illumination, temperature, continentality, and among soil properties – humidity, acidity, and nitrogen content). Significant differences between the subtypes were established for soil temperature and humidity, as well as for the illumination factor. The lakeside riam subtype is characterized by increased heat supply of biogeocenoses relative to other subtypes. The subtypes of shallow-layered and lichen riam are distinguished by the lowest indicators both in terms of humidity and continentality, which may determine the low species diversity of these subtypes. In turn, the most illuminated subtypes include the central image of the riam and the lakeside riam. The lakeside riam is also

characterized by the lowest scores on the acidity and nitrogen richness scales of the soils.

Key words: riams, phytoindication, ecological scales of H. Ellenberg, environmental factors, peat soils

Acknowledgments. This study was conducted as part of a state assignment from Lomonosov Moscow State University.

The authors are grateful for assistance in identifying bryophytes from E.A. Ignatova (Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University), Yu.S. Mamontov (N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences), and M.N. Kozhin and E.A. Borovichev (Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences).

FOR CITATION: Shishkonankova E.A., Avetov N.A., Tolpysheva T.Yu., Lebed Yu.A. Diversity of pine-shrub-sphagnum bogs of the Numto Nature Park (Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2025. Vol. 15. No. 2. Pp. 208–248. (In Rus.). DOI: 10.31862/2500-2961-2025-15-2-208-248

Введение

Сосново-кустарничково-сфагновые биогеоценозы (рямы) занимают обширные пространства Западной Сибири, являясь неотъемлемым элементом природных болотных комплексов таежной зоны. Наличие выраженного древесного яруса, представленного в основном болотными формами сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), и господство в моховом покрове *Sphagnum fuscum* – главные признаки, обособляющие этот тип биогеоценоза от других типов олиготрофных болот. Несмотря на то, что развитие сфагнового покрова и накопление в большей степени сфагнового торфа служит фактором подавления роста древесной растительности [van Breemen, 1995], на рьямах за счет сравнительно низкого залегания болотных вод и, соответственно, хорошей аэрации в корнеобитаемом слое создаются условия, благоприятствующие развитию древесного яруса [Лисс и др., 2001].

Рямы в Западно-Сибирской низменности обычны для крупных болотных систем, где соседствуют с грядово-мочажинными комплексами, тяготея при этом к наиболее дренированным склонам и окружающим озера территориям [Ильина и др., 1985]. В долине Оби рямы распространены на всех надпойменных террасах, однако доля их среди верховых болот особенно велика на второй террасе, где они нередко полностью слагают болотные массивы, образовавшиеся в небольших котловинах

округлых очертаний. Весьма часто рямы формируются внутри водораздельных лесоболотных ландшафтов, образуя сложные по конфигурации геосистемы, в пределах которых они чередуются с таежными участками [Лисс и др., 2001].

Исторически западносибирские рямы сначала рассматривали как южнотаежный болотный тип [Шумилова, 1962], затем – как в большей мере свойственные среднетаежной подзоне [Ильина и др., 1985], либо в целом обеим подзонам – южной и средней тайги [Березина и др., 1973]. Ряд авторов обращают внимание на значительное число ассоциаций (более 30), выявленных в растительном покрове различных географических вариантов рямов [Лисс и др., 2001, Валеева и др., 2008].

Систематическое исследование северотаежных рямов как специфического подтипа болот Западной Сибири оказалось смещено к концу XX – началу XXI в., что было связано с более поздним промышленным освоением этой подзоны. К этому временному рубежу относятся и исследования, показывающие неоднородность структуры растительности рямов в северной половине таежной зоны. В частности, в работе О.Л. Лисс и Т.Ю. Толпышевой (2005), посвященной развитию сосново-кустарничково-сфагновых фитоценозов в Салымо-Юганской болотной системе, особое внимание было уделено специфике растительности, с одной стороны, участков, прилегающих к минеральным гривам с сосняками-беломошниками, а с другой – территорий, занимающих склоны и центр выпуклого водораздела. Рямы, расположенные в контактной полосе между болотом и лесом, характеризуются значительным покрытием таежных и таежно-болотных видов – *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Carex globularis*. В моховом покрове к *Sphagnum fuscum* нередко примешивается *S. capillifolium* и небольшими вкраплениями – *S. divinum* и *S. angustifolium*, при этом в наиболее увлажненных местобитаниях (лагги, микромочажины) доминирующая роль может переходить к отличающемуся повышенной трофностью *S. fallax*. Для рямов «склоновых» геоморфологических позиций отмечено постепенное развитие микромочажин с активным внедрением по ним *S. balticum*, *S. angustifolium*, *S. majus*. В то же время рямы центральных выпуклых областей крупных болотных массивов отличаются возрастающим покрытием лишайников, что, по мнению авторов, свидетельствует о постепенном развитии их в грядово-мочажинно-регрессивные комплексы фитоценозов.

В свою очередь, И.В. Филиппов и Е.Д. Лапшина (2008) на примере одного из северо-западных участков Салымо-Юганской болотной системы в рамках типа ландшафта сосново-кустарничково-сфагновых болот

Среднего Приобья выделяют рослые ямы, собственно ямы и ямово-мелкоочажинные комплексы. Рослые ямы характеризуются высотой древостоя 8–10 м, сформированного *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* с примесью *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*, и доминированием в моховом покрове *Sphagnum angustifolium*. Собственно ямы отличаются менее высоким древесным ярусом (до 3–4 м), образованным *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* и f. *willkommii*, преобладанием в моховом ярусе *Sphagnum fuscum* и вкраплениями в него лишайников. Отдельно авторы выделяют ямово-мелкоочажинные комплексы, отличающиеся от типичного яма вкраплением небольших очажин с моховым покровом, сформированным главным образом *S. balticum*.

Следует отметить, что одним из импульсов подробного изучения болот на севере таежной зоны послужила организация в 1997 г. природного парка «Нумто», отличающегося значительным разнообразием болотных экосистем. В начале XXI в. были выявлены особенности флоры и растительного покрова северотаежных болот, в том числе и сосново-кустарничково-сфагнового типа [Лисс и др., 2001; Шалатов, 2007, 2009; Валеева и др., 2008; Парк «Нумто»..., 2017; Лапшина и др., 2018; Вережкина, Лапшина, 2019; Толпышева, Шишконокова, 2019 и др.].

Одно из главных отличий растительности северотаежных ям от среднетаежных заключается в существенном увеличении примеси сосны сибирской (*Pinus sibirica*) в древостое. Для северной части парка «Нумто» Э.И. Валеева с соавторами описывают ямы с доминированием в древесном ярусе *P. sibirica* с примесью *P. sylvestris* [Валеева и др., 2008]. Нами в центральной части парка также были встречены участки подобных приречных ям, однако в данной работе, охватывающей юг парка, этот тип ям не рассматривается.

На территории парка, расположенной южнее и юго-западнее озера Нумто, распространены кустарничково-сфагновые и кустарничково-лишайниковые редко облесенные сосной и единичными кедрами сообщества, ближе к югу парка, в районе Сибирских увалов, ямы приобретают черты, более свойственные среднетаежным вариантам [Там же].

Д.В. Московченко с соавторами (2017) разделяют облесенные сосной болота парка «Нумто» на две группы. К первой относят лесные болотные микроландшафты сосново-сфагново-кустарничкового типа, примыкающие к суходолам, минеральным островам, рекам, ручьям, крупным озерам. Для них характерно доминирование в травяно-кустарничковом ярусе *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, к которым примешиваются *Eriophorum vaginatum* и осоки.

Моховой ярус в основном образуют сфагновые мхи. Микроландшафты второй группы обычно приурочены к окраинам олиготрофных болотных комплексов и отличаются, по сравнению с болотами первой группы, более разреженным ярусом из угнетенной сосны. Во вторую группу авторы включают широкий спектр мохово-лесных болот-рямов. Наиболее распространенные из них в парке – сфагново-кустарничково-сосновые, в южной части нередко кустарничково-сфагновые, кустарничково-лишайниковые облесенные *Pinus sylvestris*, на севере парка – *P. sibirica*. Для растительного покрова этих рямов свойственно преобладание в кустарничковом ярусе *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, видов рода *Oxycoccus*, а кроме сфагновых мхов обычно присутствие зеленых мхов и лишайников. По оценке Д.В. Москвиченко с соавторами (2017), общая площадь двух описанных выше групп микроландшафтов составляет 6,9% от площади всех болот парка.

По данным Е.Л. Веревкиной с соавторами (2021), на сосново-кустарничково-сфагновых болотах (северных рямах) парка «Нумто» представлены 21 вид высших сосудистых растений, 31 вид мхов и печеночников, 16 видов лишайников. Вместе с тем, с биогеоценотической точки зрения разнообразие рямов северной тайги и, в частности, парка «Нумто», продолжает оставаться недостаточно познанным.

При наличии хорошо известного «центрального образа» рямов, выделенного и описанного в рамках сосново-кустарничково-сфагнового типа биогеоценотической классификации болот, предложенной О.Л. Лисс с соавторами [Лисс и др., 2001, с. 237–242], определенная доля их территории подвергается модификации в результате влияния со стороны граничащих с рямами экосистем – таежных лесов, крупных озер ледникового генезиса, грядово-мочажинных и различных мезотрофных болот. Кроме того, свою лепту в разнообразие рямов вносят регрессивные явления в болотообразовании [Шишконокова и др., 2016], также способствующие формированию их специфических вариантов.

Не претендуя на полноту выявления, мы предлагаем выделить шесть подтипов биогеоценозов сосново-кустарничково-сфагновых болот, достаточно распространенных в южной половине парка «Нумто» и физиономически хорошо различимых:

- 1) типичный («центральный образ»);
- 2) с вкраплением мелких мочажин;
- 3) приозерный;
- 4) мелкозалежный;
- 5) лишайниковый (регрессивный);
- 6) олиго-мезотрофный.

Цель работы заключается в расширении информационной базы о биогеоценозах рямов северной тайги и в выявлении на этой основе возможности обособления подтипов сосново-кустарничково-сфагновых биогеоценозов по ряду экологических параметров, в том числе предусмотренных шкалами ординации Г. Элленберга [Ellenberg, 1974], широко применяемых в экологических исследованиях.

Материалы и методы

Природный парк «Нумто» располагается в центральной части Западно-Сибирской равнины на севере Ханты-Мансийского автономного округа – Югры на границе с Ямало-Ненецким автономным округом. Площадь парка составляет 597 189,5 га [Веревкина, Лапшина, 2023].

Характерной особенностью ландшафтов природного парка «Нумто» является большой процент покрытия территории торфяными болотами, которые в среднем занимают до 63% площади всего парка, в то время как площадь лесов составляет около 23,3%. Без учета многочисленных мелких внутриболотных озерков 13,7% площади акватории приходится на крупные озера, реки и старицы [Валеева и др., 2008].

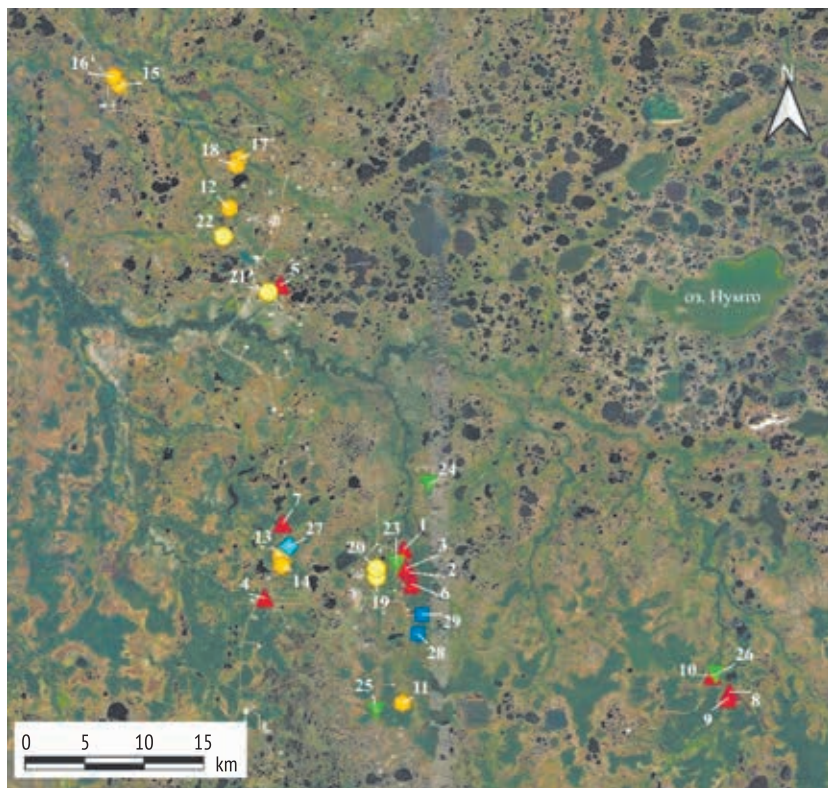
Территория парка относится к северотаежной подзоне лесной зоны Западной Сибири. Согласно схеме физико-географического районирования Н.А. Гвоздецкого с соавторами (1973), ландшафты северной и центральной частей парка относятся к Надымской провинции, в то время как самая южная часть парка входит в провинцию Сибирские увалы.

Исследованием, приведенным в настоящей работе, охвачены главным образом ландшафты северного макросклона провинции Сибирские увалы и юга Надымской провинции. Если Сибирские увалы представляют собой сравнительно дренированную территорию с более благоприятными лесорастительными условиями, то Надымская провинция отличается крайне высокой заболоченностью.

Всего на территории парка было заложено и обследовано 29 участков с рямами (рис. 1). Из них к подтипу типичного ряма («центральный образ») отнесено 10, с вкраплением мелких мочажин – 8, приозерного – 4, мелкозалежного – 4, лишайникового (регрессивного) – 1, олиго-мезотрофного – 2 (рис. 2).

К мочажинам мы относим выраженные понижения на рямах, где происходит поступательное торфонакопление за счет произрастающих там сфагновых и, в меньшей степени, гипновых мхов. В отличие от мочажин для регрессивных ям характерно днище из минерального субстрата, перекрытое тонкой пленкой печеночников, в ряде случаев с малым участием листостебельных мхов, реже – лишайников. В регрессивных

ямах торфонакопление резко замедленно или временно прекращено, что часто косвенно проявляется в выраженном перепаде микрорельефа, достигающем в этом случае наибольшей амплитуды в условиях рямов. В то же время присутствуют и промежуточные варианты микропонижений, в которых сочетаются как регрессивные процессы, так и торфонакопление.



Подтипы рямов [Subtypes of riams]

- ▲ Типичный («центральный образ») [Typical «central image»] riam
- С вкраплением мелких мочажин [Interspersed with small hollows]
- ◆ Лишайниковый (регрессивный) [Lichen (regressive) riam]

- Приозерный [Lakeside riam]
- ▼ Мелкозалежный [Shallow-layered riam]
- Олиго-мезотрофный [Oligo-mesotrophic riam]

Рис. 1. Карта расположения обследованных пробных площадей с выделенными подтипами рямов

Fig. 1. Map of the location of the studied sites with suggested subtypes of riams



Рис. 2. Подтипы рямов:

- a* – типичный («центральный образ»);
- b* – с вкраплением мелких мочажин;
- c* – приозерный; *d* – мелкозалежный;
- e* – лишайниковый (регрессивный);
- f* – олиго-мезотрофный

Fig. 2. Subtypes of riams:

- a* – typical («central image»);
- b* – interspersed with small hollows;
- c* – lakeside riam; *d* – shallow-layered;
- e* – lichen (regressive);
- f* – oligo-mesotrophic riam

Для каждой пробной площади были составлены полные геоботанические описания по стандартным методикам [Полевая геоботаника, 1959–1976]. Видовой состав травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов растительного сообщества был описан на пробных площадях 100 м^2 ($10 \times 10 \text{ м}$). Зона для выявления особенностей древесного яруса составляла 400 м^2 , она захватывала собственно пробную площадь и прилегающие к ней по периметру участки рям. Пробные площади были привязаны к системе координат с использованием датчика GPS (Garmin Etrex 10), при этом на основе как полевых наблюдений, так и анализа космических снимков устанавливалась ландшафтная приуроченность рассматриваемых участков болот.

На пробных площадях определялись сомкнутость древесного яруса (в долях единицы) и общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (в процентах), производился учет видового состава растительного сообщества.

Обилие-покрытие сосудистых растений в пределах пробной площади оценивалось по комбинированной шкале Браун-Бланке, видов мохово-лишайникового яруса в процентах, также измерялись высота видов, определялись их фенофаза и жизненность.

Был охарактеризован болотный микрорельеф и приуроченность к нему видов сообщества.

Отбор колонок торфа производился с помощью бура Гиллера, были выделены генетические горизонты олиготрофных торфяных почв, выявлен их ботанический состав и установлен литологический состав подстилающего торф минерального ложа.

На основе составленных полевых описаний растительности (использовались данные по травяно-кустарничковому ярусу) была проведена экологическая оценка среды по шкалам Г. Элленберга, включающая факторы освещенности, температуры, континентальности, влажности и кислотности почв, а также богатство их азотом.

Латинские названия (табл. 1) сосудистых растений даны с некоторыми дополнениями по «Конспекту флоры Азиатской России» [Baykov, 2012], мхов и печеночников – по «An annotated checklist of bryophytes of Europe» [Hodgetts et al., 2020], лишайников – по Index Fungorum. Гербарий трудноопределяемых видов растений и лишайников передан в Гербарий им. Д.П. Сырейщикова (MW).

Результаты и обсуждение

Наряду с характерными для рямов общими чертами (выраженный древесный ярус и господство покрова из *Sphagnum fuscum*), выделенные подтипы рямов отличаются друг от друга рядом особенностей, среди

которых – геоморфологическая приуроченность, мощность торфяной залежи, обводненность, видовой состав растительности (в т.ч. доминанты соответствующих ярусов), высота древостоя и растений травяно-кустарничкового яруса, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, кроме того, проективное покрытие, образованное только эпигейными лишайниками. Важное значение для обособления подтипов приобретают особенности микро- и нанорельефа (высота кочек и занятая ими площадь (в процентах), наличие микромочажин и/или регрессивных ям и доля площади, ими занятой).

В целом рямы северного типа, представленного в южной части парка «Нумто», характеризует низкая сомкнутость древостоя, местами не образующего выраженного яруса. Доминирует *Pinus sylvestris* болотных форм, при этом примесь *P. sibirica* в составе древесного яруса присутствовала не на всех обследованных пробных площадях, а только в 66% случаев, на остальных пробных площадях кедр отмечался только в качестве подростка. Характерная формула древостоя для рямов с участием *P. sibirica* была представлена следующими вариантами: 8С2К, 9С1К, 10С+К, реже 7С3К. Высота древостоя, а также участие в его составе других видов (кроме *P. sylvestris*) определяются в первую очередь глубиной залежи и трофностью местообитания.

Кустарниковый ярус на всех обследованных пробных площадях образован *Betula nana*, но часто она является низкорослой и из-за этого не выделяется по высоте из травяно-кустарничкового яруса, в ряде случаев (на 6% пробных площадей) она доминирует в его составе. Из кустарничков на большинстве участков (38%) наиболее обилен *Ledum palustre*, на меньшем количестве пробных площадей (по 10%) роль доминанта переходит к *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, еще реже (6%) – к *Empetrum nigrum*. На остальных пробных площадях присутствуют несколько равнозначных по обилию видов кустарничков.

В сложении травяно-кустарничкового яруса обследованных рямов весьма значима роль болотных трав, из них выделяется морошка, местами она становится доминирующим видом. В то же время отмечается группа трав, позволяющих дифференцировать экологические условия на различных подтипах рямов, в частности, *Carex globularis* выступает индикатором маломощных торфяных почв, а присутствие и значительная доля влаголюбивых трав (пушиц и осок) указывают на повышенный в целом уровень болотных вод.

Моховой ярус формируется преимущественно гигрофитным *Sphagnum fuscum*, присутствие других гигрофитных и гигро-гидрофитных видов сфагновых мхов определяется большей частью выраженностью микрорельефа. На кочках самым распространенным мхом после

Sphagnum fuscum выступает *Pleurozium schreberi* (83% – здесь и далее указан процент встречаемости от общего количества пробных площадей). В межкочечных понижениях чаще всего встречаются *Sphagnum balticum* (45%), *S. angustifolium* (38%). В микромочажинах наиболее обычен *S. balticum* (31%). Среди печеночников преимущественное распространение получила *Mylia anomala*, отмеченная на кочках на 66% участков и на 28% – в межкочечных понижениях и микромочажинах. Значительное участие *M. anomala* свидетельствует о развитии регрессивной стадии болотообразовательного процесса [Толпышева, Шишконокова, 2017]. В регрессивных ямах чаще других печеночников встречается *Gymnocolea inflata* (14%).

Большинство выявленных нами на рямах видов лишайников характерны для заболоченных регионов Западной Сибири [Седельникова, 2017]. Среди эпигейных лишайников преобладают виды семейства Cladoniaceae, среди эпифитных – Parmeliaceae.

Покрытие, образованное эпигейными лишайниками, для большинства обследованных пробных площадей составляет в среднем 3–5%, редко оно достигает 20% и более. Как правило, увеличение площади проективного покрытия происходит за счет кустистых видов рода *Cladonia* (подрод *Cladina*).

Виды с шиловидными и трубчатыми подециями обычно встречаются в смеси друг с другом или образуют небольшие пятна и чаще приурочены к оголенному торфу, что отмечалось нами ранее [Толпышева, Шишконокова, Аветов, 2015]. К числу чаще встречающихся эпигейных лишайников на обследованных сосново-кустарничково-сфагновых болотах принадлежат *Cladonia rangiferina* (83%), *C. stellaris* (62%), *C. cornuta* (52%), *C. deformis* (45%), *C. crispata* (41%).

Видовой состав эпифитных лишайников во всех рассматриваемых в данной работе подтипах ряма во многом совпадает, что обусловлено сходным видовым составом деревьев и кустарничков, при этом небольшие различия выявляются на пробных площадях с большим разнообразием древесных пород, сопряженным, в свою очередь, с суглинистым характером подстилающих торф отложений или с близостью к сграм рек.

На обследованных участках прежде всего встречались *Evernia mesomorpha* (86%), *Hypogymnia physodes* (86%), *Parmeliopsis ambigua* (83%), *Vulpicida pinastri* (83%), *Cetraria sepincola* (76%), *Parmeliopsis hyperopta* (72%), *Bryoria furcellata* (62%), *Imshaugia aleurites* (52%) – виды эпифитов, характерные для болот бореальной зоны Западной Сибири [Толпышева, Шишконокова, 2019].

Общая характеристика выделенных подтипов рямов

1. Рямы «центрального образа»

Широкое распространение в парке получили типичные рямы, или рямы «центрального образа». Они обычно приурочены к центральным частям дренированных олиготрофных болот, однако могут примыкать и к минеральным островам с лесными массивами. Микрорельеф участков этой группы образуют кочки, занимающие большую часть поверхности (до 70–90%), высота кочек достигает в среднем 50 см, спорадически присутствующие микромочажины занимают менее 2–3% поверхности болота, выделяясь на общем фоне моховым покровом, состоящим в значительной мере из *Sphagnum balticum* и *Warnstorfia fluitans*. Кроме того, в этом подтипе рямов местами встречаются регрессивные ямы, почвенная поверхность которых покрыта пленкой печеночников (*Gymnocolea inflata*, *Cladopodiella fluitans*), нередко с вкраплениями *Sphagnum compactum*. На одном из рямов центрального образа в регрессивных ямах были отмечены отдельные экземпляры *S. subfulvum* и *S. squarrosum*.

Эпигейные лишайники занимают в среднем до 3–5% площади, причем преобладающим видом является *Cladonia rangiferina*. Особенно часто вкрапления лишайников отмечаются на вершинах кочек и вокруг стволов деревьев, реже на склонах кочек. В экотонной зоне найдены виды рода *Peltigera*, отсутствующие на рямах других подтипов.

Для древесного яруса характерны формулы древостоя 9С1К, 10С+К. При подстилании торфа супесчано-песчаными породами в древесном ярусе преобладает *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* (до 4–6 м высотой), местами к ней примешивается *P. sylvestris* f. *uliginosa* (до 6–8 м высотой) и *P. sibirica* (до 8 м). На пробных площадях, заложенных на Сибирских увалах, в более богатых по трофности местообитаниях с преобладанием подстилающих торф суглинистых пород, отмечены вкрапления *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Betula pusescens*.

Травяно-кустарничковый ярус развит довольно пышно, в нем заметную роль играют болотные травы *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*. Почвы рямов «центрального образа» – торфяные олиготрофные мало-мощные (мощность залежи 55–80 см). В профиле почвы (т.е. в верхних 50 см залежи) отмечены верховые торфа – фускум, комплексный сфагновый, в двух профилях в нижней части горизонта ТО торф содержит остатки мезотрофных видов, позволяющие отнести почвы к подтипу остаточно-эвтрофных [Классификация..., 2004].

2. Рямы с вкраплениями мелких мочажин

Эти рямы преимущественно располагаются в верхних частях и по окраинам крупных ложбин стока, в том числе в местностях увалистого типа. Их можно также рассматривать как экотоны, занимающие пограничное положение с грядово-мочажинными комплексными болотами. Отличительной чертой рямов этого подтипа, закрепленной в названии, является вкрапление в значительной мере неориентированных по стоку небольших мочажин (площадью до 1,5–2 м²), которые занимают от 5–7 до 20–25% их поверхности. Наличие мочажин повышает разнообразие видов, как травяно-кустарничкового, так и мохового ярусов.

В травяно-кустарничковом ярусе на кочках доминируют *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*. В микромочажинах обычна *Eriophorum vaginatum*, нередко осоки *Carex paupercula*, *C. pauciflora*, моховой покров образуют *Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, в него местами в качестве примеси внедряются *Warnstorfia fluitans* и печеночники (см. табл. 1).

Вкрапления лишайников в покров из мхов могут составлять от долей процента до 7%, чаще всего они разрастаются вокруг стволов небольшими куртинами и представлены по большей части *Cladonia rangiferina*.

От предыдущего подтипа рямы с вкраплением мочажин отличается более скудный состав древесных пород. На большинстве обследованных участков преобладает *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, нередко *P. sylvestris* f. *willkommii*, реже присутствует небольшая примесь *P. sylvestris* f. *uliginosa* и *P. sibirica* (10С, 10С+К). *P. sylvestris* f. *litwinowii* преобладает на участках с глубокой залежью, *P. sylvestris* f. *uliginosa* единична или тяготеет к маломощным торфяным почвам.

Глубина торфяной залежи на рямах с вкраплением мочажин значительно варьирует (Т 80–210 см), позволяя отнести почвы ко всем трем видам (по мощности торфяной залежи) от маломощных до среднемощных и мощных. Состав подстилающих торф пород пестрый: от связного песка до тяжелого суглинка. Торфяная залежь в пределах почвенного профиля складывается верховыми торфами – в основном фускум, с вкраплениями сфагнового, ангустифолиума, пушицево-сфагнового.

3. Приозерные рямы

Выделяются большей частью по своему местоположению: такие рямы примыкают непосредственно к берегам крупных озер с песчаным дном, их берега чаще всего сравнительно дренированные. В сухие

сезоны по берегам озер образуются песчаные пляжи. Для микрорельефа болот этого подтипа характерны высокие кочки (до 85 см). В то же время вдоль берега могут встречаться пониженные участки, где высокие кочки перемежаются с низкими кочками и межкочечными понижениями, единичными микроочажинами, при этом регрессивных ям на приозерных рямах не отмечено. Обычно вдоль берега формируется выраженный береговой торфяной вал, несколько более дренированный, чем прилегающая часть болота.

Почвы олиготрофные торфяные маломощные и среднемощные (Т 90–150). Состав подстилающих торф пород варьирует от связного песка до глины. Торфяная залежь в пределах почвенного профиля слагается верховыми торфами – фускум, ангустифолиум, во многих горизонтах с заметной примесью песка.

В древостое в рямах этого подтипа по сравнению с рямами «центрального образа» увеличивается присутствие *Pinus sibirica* (7СЗК, 8С2К), встречается подрост *Betula pubescens*, однако деревья разрежены и не образуют сомкнутого яруса. *Pinus sylvestris* может быть представлена всеми экологическими формами, что и на предыдущем подтипе ряма, но преобладает *P. sylvestris* f. *litwinowii*.

Состав мхов в удаленной от вала части в целом достаточно характерен для типичных рямов, в то время как береговой вал отличается определенное своеобразие, здесь заметно больше *Sphagnum divinum*, *S. angustifolium*, присутствуют *S. russowii*, *Aulacomnium palustre*, более разнообразны политриховые мхи (*Polytrichum hyperboreum*, *P. longisetum*, *P. juniperinum*). На валу и прилегающих к нему кочках местами заметно увеличивает свое присутствие *Pleurozium schreberi*, реагирующий на большую дренированность данного подтипа болота.

Эпигейные лишайники могут отсутствовать, но чаще они есть, их проективное покрытие достигает до 20%. Они занимают более освещенные участки, не занятые другими растениями. Лишайников с кубковидными и шиловидными подециями мало, фон создают кустистые виды кладоний и местами тундровые виды *Nephromopsis cucullata* и *Foveolaria nivalis*. Они образуют крупные куртины на кочках, склонах и межкочьях, на береговом валу. Доминирует *Cladonia stellaris*, а *C. rangiferina* (более мезофитный вид, чем *C. stellaris*) на обследованных пробных площадях является содоминантом. *C. stellaris* – более ксерофитный вид, чем другие виды лишайников подрода *Cladina* [Ahti, 1961].

Для дренированных участков приозерных рямов характерно пышное развитие кустарничков, что выражается в увеличении не только

их сомкнутости, но и высоты по сравнению с кустарничками, произрастающими на рьях «центрального образа». Так, измеренная на валу приозерного рья высота видов составила для *Betula nana* до 119 см против 60–70 см на рьях «центрального образа», *Ledum palustre* – до 90 см против 40–60 см, *Empetrum nigrum* – 26 см против 11 см, *Andromeda polifolia* – до 60 см против 30 см. Последний вид на приозерных рьях может выступать в сочетании с *Vaccinium uliginosa* как доминант *Ledum palustre*, что необычно для рьям других подтипов. Также обращает на себя внимание отсутствие *Carex globularis* на всех обследованных пробных площадях этого подтипа сосново-кустарничково-сфагновых болот. В то же время именно на участках приозерных рьям замечено поселение в микропонижениях ряда мочажинных болотных трав (*C. limosa*, *Eriophorum russeolum*), отсутствующих в других подтипах.

4. Мелкозалежные рьям

Выделяются по небольшой мощности (от 30 до 50 см) сформировавшейся на них торфяной залежи. Здесь развиты олиготрофные (верховые) торфяно-глеевые и торфянисто-глеевые маломощные почвы. Обследованные нами участки этого подтипа рьям приурочены к породам легкого гранулометрического состава – от связного песка до среднего суглинка. Торфяная залежь в пределах почвенного профиля складывается верховыми торфами – преимущественно фускум, а также сфагновым мочажинным, кустарничково-сфагновым и переходным сфагновым торфом, залегающим по границе с минеральным (глеевым) горизонтом.

Рьям этого подтипа занимают значительные площади, непосредственно примыкая к периферии заболачивающихся минеральных островов, локальным водоразделам, к крупным массивам мерзлых плоскобугристых болот. В пределах мелкозалежных рьям отмечены как мочажины, так и регрессивные ямы, а также их взаимопереходы – все эти разновидности микропонижений могут занимать от 5 до 20% поверхности болота этого подтипа.

Растительность микропонижений дифференцирована: на участках дна, покрытого *Gymnocolea inflata*, встречаются стебли *Sphagnum compactum*, по склонам обычны *S. balticum*, *Mylia anomala*, более влажные места занимает *Sphagnum jensenii* или *S. lindbergii*. Нередко к ним подселяются травы – *Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum vaginatum* и кустарнички – *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*. В составе травяно-кустарничкового яруса на всех пробных площадях присутствуют *Carex globularis*.

Эпигейные лишайники могут как отсутствовать, так и присутствовать в виде вкраплений (до 3–5%), более всего распространены *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*.

В древесном ярусе обычно преобладает *Pinus sylvestris*, однако при подстилении суглинистыми отложениями разнообразие пород возрастает. Один из таких участков в районе Сибирских увалов характеризовался формулой древостоя 7С2Е1К+Лс. На мелкозалежных рямах повышается участие *P. sylvestris* f. *uliginosa* (высотой до 8 м), что создает условия для формирования более высокорослого и сомкнутого древостоя по сравнению с рямами «центрального образа».

5. Лишайниковые рямы

В особый подтип рямов нами выделены биогеоценозы со значительным покрытием эпигейными лишайниками. Главное отличие лишайниковых рямов от болот сосново-кустарничково-сфагново-кладинового типа, выделенных для северотаежной подзоны О.Л. Лисс с соавторами (2001), а также кустарничково-пушицево-сфагновых мелкозалежных болот, описываемых для территории парка «Нумто» Е.Л. Веревкиной и Е.Д. Лапшиной (2019), состоит в сравнительно хорошем развитии древесного яруса, имеющего большую сомкнутость (0,3–0,4) и высоту (до 7 м) произрастающих сосен (*P. sylvestris* f. *uliginosa*, *P. sylvestris* f. *litwinowii*) и *P. sibirica*. Формула древостоя 8С2К+Б. Единичные экземпляры порослевой *Betula pubescens* многоствольной формы встречаются спорадически.

Кроме того, в отличие от кустарничково-кладиновых болот с сосной, здесь сфагновые мхи преобладают над лишайниками. Видовое разнообразие последних невелико, однако проективное покрытие эпигейных лишайников максимально (35%) по сравнению с другими подтипами ряма. Доминирует *Cladonia stellaris*, среди других видов, создающих значимое покрытие, выделяются *C. rangiferina* и *C. stygia*.

Для лишайникового ряма также характерна относительная мелкозалежность (Т 65–75 см): здесь распространены ареалы торфяных олиготрофных маломощных почв. Профиль сверху вниз сложен верховыми видами торфа – кустарничково-сфагновым, сфагновым, фускум и переходным сфагново-гипновым. Подстилающие породы – легкий и средний суглинок. Дренажность лишайникового ряма, прежде всего, связана с его положением на локальном водоразделе и относительно легким гранулометрическим составом подстилающих пород. Присутствуют редкие мелкие регрессивные ямы (занимающие до 2–3%

площади), перекрытые пленкой из печеночника *Gymnocolea inflata* и водорослей с примесью отдельных стеблей мха *Sphagnum squarrosum* и лишайника *Cladonia crispata*.

6. Олиго-мезотрофные ямы

Обследованные нами олиго-мезотрофные ямы приурочены к участкам, примыкающим к сограм рек. Этот подтип отличает повышенная трофность, которая проявляется в более сомкнутом, рослом, разнообразном древостое, чем на остальных подтипах ямов. Преобладает *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, обычно примесь *P. sibirica* (отдельные из них достигают до 10–12 м в высоту), *Betula pubescens* и *Picea obovata*. Повышение трофности проявляется не только в древесном ярусе. На олиго-мезотрофных ямах заметно возрастает участие *Betula nana*, экземпляры которой здесь выше и достигают 1,0–1,2 м. Экотонное лесо-болотное положение ямов этого подтипа проявляется в появлении в составе напочвенной растительности лесных видов *Equisetum sylvaticum* и *Ptilium crista-castrensis*.

Повышенная влажность и затененность местообитания снижает проективное покрытие, образованное эпигейными лишайниками. Максимальное покрытие, создаваемое ими, составляет 5%, преобладает *Cladonia rangiferina*.

Почва – торфяная олиготрофная остаточо-эвтрофная маломощная сфагновая или торфяно-глеевая (Т 65 см, Т 35 см). Торф – слаборазложенный верховой (фускум, мочажинный, комплексный), подстилаемый переходными торфами – древесно-сфагновым, древесно-травяным высокой степени разложения. Рельеф в большей части кочковатый, присутствуют единичные мелкие микромочажины (занимающие от 5 до 15% площади), занятые сфагновыми мхами и *Warnstorfia fluitans*, регрессивные ямы не отмечены.

Оценка экологических условий выделенных подтипов ямов по шкалам Г. Элленберга

Расчеты, проведенные по шкалам Г. Элленберга, позволили оценить подтипы ямов по различным экологическим условиям и свойствам почв.

Шкала освещенности

Наименее освещенными являются 4 и 6 подтипы яма (мелкозалежный рям и олиго-мезотрофный рям) (рис. 3а), что хорошо согласуется с их лучшей облесенностью, более высокорослым и сомкнутым древостоем. На наш взгляд, именно этот фактор в первую очередь может влиять на видовой состав лишайников, на уменьшение их разнообразия.

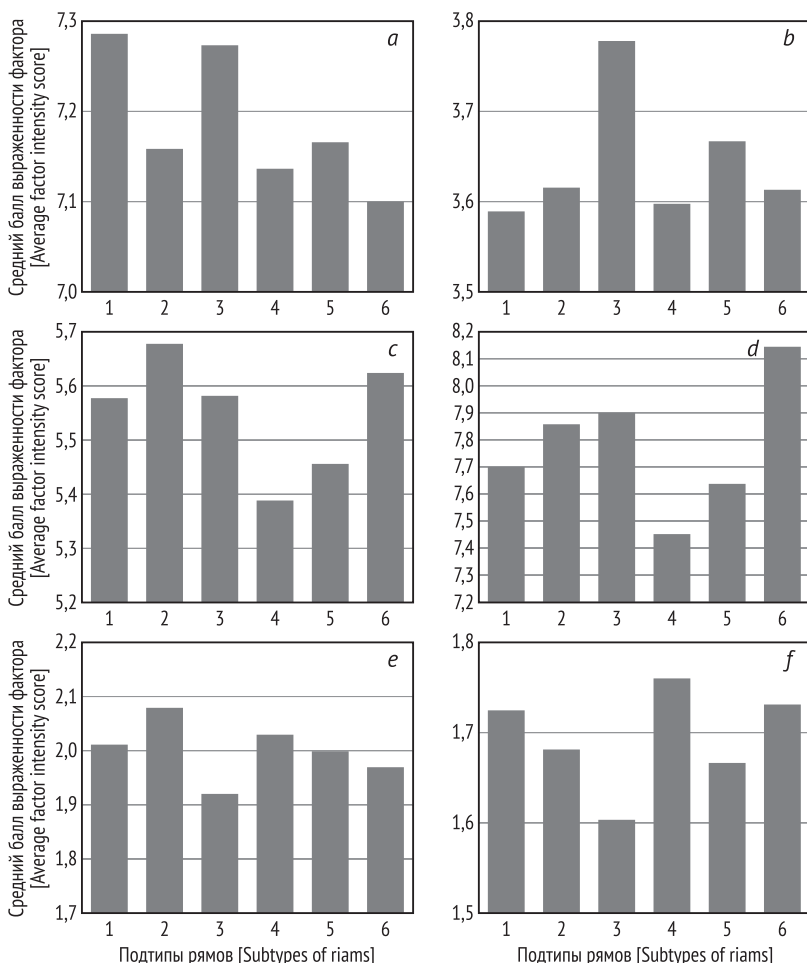


Рис. 3. Оценка влияния различных экологических условий и свойств почв на подтипы рямов:

a – освещенность; *b* – температура; *c* – континентальность; *d* – влажность почв; *e* – кислотность почв; *f* – богатство азота в почве

Подтипы рямов: 1 – типичный («центральный образ»); 2 – с вкраплением мелких мочажин; 3 – приозерный; 4 – мелкозалежный; 5 – лишайниковый (регрессивный); 6 – олиго-мезотрофный

Fig. 3. Assessment of the influence of various environmental conditions and soil properties on riam subtypes:

a – illumination; *b* – temperature; *c* – continentality; *d* – soil moisture; *e* – soil acidity; *f* – nitrogen richness in soil

Subtypes of riams: 1 – typical ("central image"); 2 – interspersed with small hollows; 3 – lakeside riam; 4 – shallow-layered; 5 – lichen (regressive); 6 – oligo-mesotrophic riam

Наиболее освещены оказались 1 подтип ряма («центральный образ» ряма) и 3 подтип ряма (приозерный рям). В последнем случае хорошая освещенность объясняется лучшей инсоляцией из-за близости открытой поверхности озера. Интерпретация относительно высокой освещенности рямов центрального образа в этом ряду затруднена. Близкими к ним по значениям, но несколько менее освещенными оказались 2 и 5 подтипы: на подтипе ряма с вкраплениями мелких мочажин довольно хорошая освещенность может быть обусловлена преобладанием на большинстве участков более низкорослых форм болотной сосны и присутствием мочажин без деревьев и с разреженным покровом кустарничков, на лишайниковом подтипе – за счет более высоких отражательных свойств лишайников.

Шкала температуры

Самым теплым среди всех подтипов является 3 подтип (приозерный рям) (рис. 3b), что, очевидно, связано с примыкающими к биотопам данного подтипа озерами, являющимися аккумуляторами тепла.

Несколько менее теплым является лишайниковый подтип ряма. Можно предположить, что здесь играет свою роль как дренированность данного местообитания, так и собственно особенности лишайникового покрова. Исследование изменений температуры почвы под лишайниками, мхами и кустарничками в Сибири показало, что лишайниковые маты обеспечивают рост локальных температур почвы [Loranty et al., 2018]. Так, в летнее время года почва под лишайниками на 1–2 °С теплее, чем под мхами. Температурные условия остальных подтипов близки.

Шкала континентальности

Максимальными показателями по фактору континентальности отличаются рям с вкраплениями мелких мочажин и олиго-мезотрофный рям (рис. 3с). Для них характерен самый высокий уровень болотных вод в течение всего вегетационного сезона и слабая дренированность.

Низкими значения баллов континентальности оказались в условиях подтипов 4 (мелкозалежный рям) и 5 (лишайниковый рям), общими особенностями которых, способными в той или иной степени повлиять на этот фактор среды, является мелкозалежность и сравнительно хорошая дренированность.

Рямы 1 и 3 подтипов (соответственно «центральный образ» ряма и приозерный рям) занимают промежуточное положение, что обусловлено как присутствием площадок с более глубокой залежью, так и влиянием озера.

Шкала влажности почв

Влажность почв хорошо коррелирует с ландшафтными особенностями рассматриваемых подтипов. Наиболее влажным почвами отличается подтип олиго-мезотрофных рямов, примыкающих к пойменным ландшафтам (рис. 3d). Здесь на собственно болотные условия накладывается еще и близость согр рек, во многом влияющая на разгрузку болотных вод, а также создающая особый «приречный» микроклимат.

Закономерна повышенная гидроморфность у следующих за олиго-мезотрофными рьями по убыванию градиента влажности приозерного подтипа рья и рья с вкраплением мелких мочажин. В первом случае сказывается влияние озера, испарения с его поверхности и возможного затопления прибрежных местообитаний (например, нагонной волной в период весеннего половодья). В случае рья с вкраплениями мелких мочажин избыточная влажность обусловлена замедлением стока, приводящим к застою влаги и образованию микромочажин.

Наиболее сухими оказались мелкозалежный и лишайниковый подтипы, по всей видимости, в меньшей степени накапливающие влагу из-за малой мощности торфяной залежи и дренированности местообитания. Подтип «центрального образа» рья занимает промежуточную позицию.

Шкала кислотности почв

Выраженной дифференциации подтипов рямов по этому признаку не выявляется (рис. 3е), в то же время присутствуют небольшие различия. Для всех рямов характерны растения, произрастающие на почвах от сильноокислых до кислых, при этом несколько повышена по сравнению с остальными подтипами кислотность у приозерного рья (подтип 3).

Шкала богатства азотом

Анализируя исследуемые подтипы, необходимо отметить, что приозерный рям (3 подтип рья) является наименее богатым азотом (рис. 3f).

Мелкозалежный рям (4 подтип) наиболее богат азотом, что может быть объяснено как тем, что мощность торфяной залежи на данном подтипе рья наименьшая, так и тем, что эти биоценозы расположены близко к окраинам минеральных островов. Минеральные горизонты почв лучше обеспечены азотом ввиду значительно более высокой плотности сложения, чем сфагновый слаборазложенный торф.

Особенности видового состава различных подтипов рямов

На обследованных пробных площадях суммарно было зафиксировано 26 видов сосудистых растений, 57 видов мхов и 69 видов лишайников. Перечень видов и их подразделение по подтипам приведены в табл. 1.

В целом содержание таблицы отражает видовую специфику выделенных подтипов рямов, в то же время следует учитывать неравномерность распределения учетных площадок, связанную с большей распространенностью и исследованностью отдельных подтипов – рямов «центрального образа» и рямов с вкраплением мелких мочажин, что в определенной мере предопределило общее количество видов как в отдельных группах растений и лишайников, так и в целом по подтипам рямов. Можно предположить, что в последующем дополнительные исследования позволят полнее выявить видовой состав различных подтипов, в первую очередь олиго-мезотрофного, отличающегося близостью к самым трофным и флористически разнообразным биогеоценозам парка – сограм.

При этом, несомненно, на количество видов в отдельных подтипах влияют и другие факторы, например, наличие выраженного болотного микрорельефа (мочажин, регрессных ям, берегового вала), а также близость к лесным массивам. Так, наибольшее количество трав, кустарничков и мхов выявлено для подтипа рям с вкраплением мелких мочажин, отличающегося комплексным характером микрорельефа, а меньшее количество растений этих групп отмечено для мелкозалежного подтипа, где преобладали пробные площади с относительно выровненным микрорельефом. Повышенное разнообразие печеночников в рямах центрального образа и с вкраплением мочажин может быть связано как с лучшей их изученностью, так и со значительным распространением затапливаемых микропонижений, где отмечаются очаги регресса. Интересно, что наибольшее количество (28) эпигейных видов лишайников найдено на пробных площадях рямов с вкраплением мелких мочажин. Эти участки, по сравнению с остальными подтипами, отличались менее высокой кислотностью почвы и большей континентальностью произрастающих видов травяно-кустарничкового яруса. Несколько меньше эпигейных лишайников (20 видов) отмечено на рямах «центрального образа». Самое низкое видовое разнообразие эпигейных лишайников выявлено для площадок приозерного подтипа рям. На двух подтипах рям (приозерном и лишайниковом) доминирующая роль переходила к *Cladonia stellaris*. В случае приозерного рям повышению конкурентной способности *C. stellaris* по отношению к *C. rangiferina* способствовали хорошая освещенность и более высокие температуры по сравнению с другими подтипами, в случае лишайникового рям – дренированность, определяемая геоморфологическим положением.

Таблица 1

Видовой состав сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников (доминантов, содоминантов и ассектаторов) в различных подтипах сосново-кустарничково-сфагновых болот южной части парка «Нумто»
[Species composition of vascular plants, mosses, liverworts, and lichens (dominants, co-dominants, and assemblers) in various subtypes of pine-shrub-sphagnum bogs in the southern part of Numto Park]

Виды растений [Plant species]	Подтипы ярмов [Subtypes of riams]					
	1	2	3	4	5	6
Деревья [Trees]						
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+		+		+	+
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.				+		
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	+			+		+
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	+, CD	+	CD, +	+	+	+, CD
<i>P. sylvestris</i> L.	D	D	D	D	D	D
Итого [Total]: 5	4	2	3	4	3	4
Кустарнички и травы [Shrubs and herbs]						
<i>Andromeda polifolia</i> L.	+	+	CD, +		+	+
<i>Betula nana</i> L.	+, CD	+	+	+, CD	+	CD
<i>Carex globularis</i> L.	CD, +, D	+		CD, D	+	D, +

Продолжение табл. 1

Виды растений [Plant species]	Подтипы рямов [Subtypes of riams]					
	1	2	3	4	5	6
<i>Carex limosa</i> L.			+			
<i>C. pauciflora</i> Lightf.	+	+	+			+
<i>C. paupercula</i> Michx.	+	+			+	+
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	+, D	D, CD, +	+, CD	+, CD	+, D	+
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Empetrum nigrum</i> L.	+, CD	CD, +	+	+, CD	+	+
<i>Eriophorum russeolum</i> Fr.			+			
<i>E. vaginatum</i> L.	+	+, CD	+	+	+	CD, +
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.						+
<i>Ledum palustre</i> L.	+, CD, D	D, CD, +	D	D, +	D, CD	+, D
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	+	+	+	+	+	+
<i>O. palustris</i> Pers.		+	+			+
<i>Pinguicula villosa</i> L.		+				
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	CD, +, D	D, CD, +	CD	CD	+	CD, +
<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm.					+	

<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>V. uliginosum</i> L.	CD, +, D	+, CD, D	+, CD	CD	CD, +	+
<i>V. vitis-idaea</i> L.	+	+	+	+	+	+
Итого [Total]: 21	15	17	16	12	15	17
<i>Mxu</i> [Mosses]						
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+	+	+			+
<i>Dicranum elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	+	+				+
<i>D. fuscescens</i> Turner						+
<i>D. majus</i> Turner					+	
<i>D. polysetum</i> Sw.			+	+	+	+
<i>D. undulatum</i> Schrad. ex Brid.	+	+	+			
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	+	+	+		+	
<i>P. sphagnicola</i> (Bruch et al.) Broth.	+			+		
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	+					+
<i>P. hyperboreum</i> R.Br.			+			
<i>P. juniperinum</i> Hedw.		+	+			
<i>P. longisetum</i> Sw. ex Brid.			+			
<i>P. piliferum</i> Hedw.		+				

Продолжение табл. 1

Виды растений [Plant species]	Подтипы ямов [Subtypes of riams]					
	1	2	3	4	5	6
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	+	+	+	+	+	+
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	+, CD	+, CD	+, CD	+	+	+
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.						+
<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	+, CD	+, CD	+		+	Д
<i>S. balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen	+	+, CD	+	+	+	+
<i>S. capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	+	+	+, CD		+	
<i>S. compactum</i> Lam. & DC.		+		+	+	
<i>S. divinum</i> Flatberg & K. Hassel	+	+, CD	CD, +	+		+
<i>S. fallax</i> (H. Klinggr.) H.Klinggr.				+		+
<i>S. flexuosum</i> Dozy & Molk.	+					
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.	D	D	D	D	D	D, CD
<i>S. jensenii</i> H. Lindb.		CD	+		+	
<i>S. lindbergii</i> Schimp.	+	+	+	+		
<i>S. russowii</i> Warnst.	+	+	+	+		

<i>S. squarrosus</i> Crome		+			+	
<i>S. subfulvum</i> Sjörs		+				
<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	+		+			+
Итого [Total]: 30	17	19	18	11	12	14
Печеночники [Liverworts]						
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.		+				
<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske			+			
<i>Calypogeia muelleriana</i> (Schiffn.) Müll. Frib.	+		+			+
<i>C. sphagnicola</i> (Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske	+					
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	+		+			
<i>C. loitlesbergeri</i> Schiffn.	+	+				
<i>Cephaloziella elachista</i> (J.B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Schiffn.		+				
<i>C. rubella</i> (Nees) Warnst.			+			
<i>C. spinigera</i> (Lindb.) Warnst.		+				
<i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort.	+	+		+	+	
<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i> (Dumort.) Váňa & L. Söderstr.	+			+		
<i>F. pleniceps</i> (Austin) Lindb.	+					

Продолжение табл. 1

Виды растений [Plant species]	Подтипы рямов [Subtypes of riams]					
	1	2	3	4	5	6
<i>Liochlaena lanceolata</i> Nees			+			
<i>Lophozia murmanica</i> auct., non Kaal.		+				
<i>L. silvicola</i> H. Buch		+	+			
<i>L. ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.		+				
<i>Mylia anomala</i> (Hook.) Gray	+	+	+	+	+	+
<i>Odontoschisma denudatum</i> (Mart.) Dumort.		+				
<i>O. elongatum</i> (Lindb.) A. Evans	+					
<i>O. fluitans</i> (Nees) L. Söderstr. & Váňa	+	+		+		
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A. Evans			+			
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	+					
<i>Riccardia latifrons</i> (Lindb.) Lindb.	+					
<i>Schljakovia kunzeana</i> (Huebener) Konstant. & Vilnet	+	+				
<i>Solenostoma</i> sp.	+					
<i>Sphenobolus minutus</i> (Schreb.) Berggr.	+					
Итого [Total]: 27	16	12	7	4	2	2

Эпигейные лишайники [Epigeic lichens]						
<i>Cetraria ericetorum</i> Opiz				+		
<i>C. islandica</i> (L.) Ach.		+				
<i>C. laevigata</i> Rassad.	+					
<i>Cladonia amaurocraea</i> (Flörke) Schaer.	+	+	+	+		
<i>C. arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	+	+	+	+	+	
<i>C. botrytes</i> (K.G. Hagen) Willd.	+	+		+		
<i>C. cariosa</i> (Ach.) Spreng.		+				
<i>C. carneola</i> (Fr.) Fr.				+		
<i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaer.	+	+			+	
<i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.		+		+		+
<i>C. coccifera</i> (L.) Willd.		+	+			
<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	+			+		+
<i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm.	+	+	+	+	+	+
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.	+	+		+	+	
<i>C. cryptochlorophaea</i> Asahina		+				+
<i>C. deformis</i> (L.) Hoffm.	+	+	+	+	+	+
<i>C. ectocyna</i> Leight.					+	

Продолжение табл. 1

Виды растений [Plant species]	Подтипы рямов [Subtypes of riams]					
	1	2	3	4	5	6
<i>Cladonia farinacea</i> (Vain.) Evans	+			+		
<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.	+	+				+
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.	+	+			+	+
<i>C. grayi</i> G. Merr. ex Sandst.		+				
<i>C. macilenta</i> Hoffm.		+				
<i>C. maxima</i> (Asahina) Ahti		+				
<i>C. mitis</i> Sandst.	+	+				+
<i>C. ochrochlora</i> Flörke						+
<i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer.		+	+	+		+
<i>C. polydactyla</i> (Flörke) Spreng.	+			+		+
<i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm.						+
<i>C. ramulosa</i> (With.) J.R. Laundon						+
<i>C. rangiferina</i> (L.) F.H. Wigg.	+	+	+, CD	+	CD	+
<i>C. stellaris</i> (Opiz) Pouzar et Vězda	+	+	D	+	D	
<i>C. stygia</i> (Fr.) Ruoss		+			CD	

<i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr.	+	+	+		+	+
<i>C. uncialis</i> (L.) F.H. Wigg.		+				
<i>Foveolaria nivalis</i> (L.) Chesnokov et al.			+		+	
<i>Govardia nigricans</i> (Ach.) Halonen et al.		+				
<i>Icmadophyla ericetorum</i> (L.) Zahlbr.	+	+			+	
<i>Nephromopsis cucullata</i> (Bellardi) Divakar et al.		+	+	+	+	
<i>N. nigricascens</i> (Nyl.) Divakar et al.		+		+		
<i>Peltigera polydactylon</i> (Neck.) Hoffm.	+					
<i>P. scabrosa</i> Th. Fr.	+					
Итого [Total]: 41	20	28	11	17	14	15
Эпифитные лишайники [Epiphytic lichens]						
<i>Bryoria furcellata</i> (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	+	+	+	+	+	+
<i>B. simplicior</i> (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	+	+	+			
<i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.	+	+	+	+	+	+
<i>Cliostomum griffithii</i> (Sm.) Coppins	+					
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	+	+	+	+	+	+
<i>Hypogymnia bitteri</i> (Lyng) Ahti					+	
<i>H. farinacea</i> Zopf	+					

Продолжение табл. 1

Виды растений [Plant species]	Подтипы рямов [Subtypes of riams]					
	1	2	3	4	5	6
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S.L.F. Mey	+	+			+	+
<i>Japewia tornoënsis</i> (Nyl.) Tønsberg		+	+		+	
<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.			+		+	
<i>L. circumborealis</i> Brodo et Vitik.	+					+
<i>L. pulicaris</i> (Pers.) Ach.	+		+			
<i>Lecanora</i> sp.				+		
<i>Lecidea helvola</i> (Körb. ex Hellb.) Th. Fr.			+			
<i>Leptra amara</i> (Ach.) Hafellner	+					
<i>Melanohalea olivacea</i> (L.) O. Blanco et al.	+	+	+	+	+	+
<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Norman	+	+				+
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	+	+	+		+	+
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	+	+	+	+	+	+
<i>P. hyperopta</i> (Ach.) Arnold	+	+	+	+	+	+
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale		+				

<i>T. ciliaris</i> (Ach.) Gyeln.		+				
<i>Usnea filipendula</i> Stirt.						+
<i>U. glabrescens</i> (Nyl. ex Vain.) Vain.	+					
<i>U. hirta</i> (L.) F.H. Wigg.	+	+		+		+
<i>U. subfloridana</i> Stirt.						+
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop) J.-E. Mattsson et M.J. Lai	+	+	+	+	+	+
Итого [Total]: 28	19	16	14	10	13	15
Итого всех видов [Total of all species]	91	94	69	58	59	67

Примечание. Подтипы рябов: 1 – типичный («центральный образ»); 2 – с вкраплением мелких мочажин; 3 – приозерный; 4 – мелкозалежный; 5 – лишайниковый (регрессивный); 6 – олиго-мезотрофный.

Условные обозначения: + – вид присутствует в небольшом количестве экземпляров или единично, D – доминирующий вид, CD – содоминирующий вид. Последовательность этих условных обозначений слева направо отражает распространенность того или иного вида в данном сообществе.

[Note. Subtypes of riams: 1 – typical “central image” riam, 2 – riam interspersed with small hollows, 3 – lakeside riam; 4 – shallow-layered riam; 5 – lichen (regressive) riam; 6 – oligo-mesotrophic riam.

Legend: + – species present in small numbers or as single specimens, D – dominant species, CD – co-dominant species. The order of symbols from left to right reflects the prevalence of a particular species in a given community.]

Количество собранных видов эпифитных лишайников также во многом зависело от степени обследованности разных подтипов рямов и их местоположения, при этом заметна локализация по подтипам видов или даже родов. Так, больше видов рода *Usnea* найдено в рямах олиго-мезотрофного подтипа, граничащих с сограми рек.

Наименьшее количество видов деревьев (*Pinus sylvestris* и *P. sibirica*) характерно для рямов с вкраплением мелких мочажин, что связано с более высоким уровнем грунтовых вод и в среднем большей глубиной залежи, чем на других подтипах, что обусловило более олиготрофный состав древесной растительности. Наибольшее количество видов деревьев (4) произрастает на подтипах рямов «центрального образа», мелкозалежном и олиго-мезотрофном. Это связано с повышенной доступностью элементов питания для корневых систем деревьев (в частности, с мелозалежностью, повышенной трофностью из-за близости к сограм или окраинам минеральных островов, суглинистым составом подстилающих торф пород).

В целом, наибольшее разнообразие высших растений и лишайников выявлено в «центральном» подтипе (91) и подтипе с вкраплениями мелких мочажин (94), наименьшее – в мелкозалежном и лишайниковом подтипах (58 и 59 соответственно) (см. табл. 1). В подтипе мелкозалежного рьяма тенденция к уменьшению видового разнообразия растений, помимо слабовыраженного микрорельефа, возможно, также обусловлена относительно низкими температурой, освещенностью и влажностью почв (см. рис. 3а, b, d). В лишайниковом рьяме, в свою очередь, средние баллы по шкалам температуры и освещенности несколько выше, но при этом значения по шкале влажности почв близки к мелкозалежному подтипу и меньше, чем в четырех остальных подтипах. Именно на этих двух подтипах найдено наименьшее количество видов мхов.

Таким образом, проведенное исследование позволило расширить представления о сосново-кустарничково-сфагновых болотах подзоны северной тайги Западной Сибири. Полученные данные по геоморфологическим закономерностям распространения растительности, почвам этих болот, а также проведенная оценка по экологическим шкалам Г. Элленберга позволили оценить возможность обособления подтипов рямов, распространенных в южной части природного парка «Нумто». Предложенное подразделение сосново-кустарничково-сфагновых биогеоценозов на подтипы можно будет использовать в работах по оценке земель, при ландшафтном картографировании, в проектах природоохранной направленности, в том числе в процессе экологического мониторинга, в подзоне северной тайги Западной Сибири.

Выводы

1. Подразделение сосново-кустарничкового-сфагнового типа биоценоза на подтипы возможно на основе комплексного рассмотрения их фитоценотических, почвенных, геоморфологических и экологических особенностей.

2. Выраженные отличия подтипов, выявленные по экологическим шкалам Г. Элленберга, установлены для температуры и влажности почв, а также по фактору освещенности. Самыми теплообеспеченным является приозерный подтип рьяма. Подтипы мелкозалежного и лишайникового рьяма выделяются наиболее низкими показателями влажности и континентальности. В свою очередь, к наиболее освещенным относятся подтипы центрального образа рьяма и приозерного рьяма. Приозерный рьям также характеризуется наиболее низкими баллами по шкалам кислотности почв и богатства азотом.

3. На обследованных пробных площадях рьямов суммарно было зафиксировано 26 видов сосудистых растений, 57 видов мхов и печеночников, 69 видов эпигейных и эпифитных лишайников.

4. Неоднородность экологических условий на различных подтипах рьямов проявляется в видовом разнообразии, а также морфологии отдельных видов. Наибольшее количество видов отличает рьям с вкраплением мелких мочажин, что главным образом обусловлено неоднородностью микрорельефа. Наименьшее количество видов отмечено на рьямах с пониженной влажностью почв – лишайниковом и мелкозалежном. Расчеты по шкалам Г. Элленберга показали, что более благоприятные условия (лучшая освещенность и теплообеспеченность) компенсируют у приозерных рьямов выявленные сравнительно высокую кислотность почв и низкую обеспеченность азотом, что выражается в более пышном развитии кустарничков и возрастании доли *Pinus sibirica* в древостое.

5. Мощность торфяной залежи в исследуемых подтипах рьяма варьирует в пределах от 30 см в мелкозалежном подтипе рьяма до 210 см в подтипе «рьям с вкраплениями мелких мочажин», при этом возрастание мощности торфяной залежи сопровождается снижением высоты древостоя. Гранулометрический состав постилающего торфяную залежь минерального ложа, несмотря на обнаруженную неоднородность, не влияет на дифференциацию рьямов на подтипы.

Библиографический список / References

Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / О.Л. Лисс, Л.И. Абрамова, Н.А. Аветов и др. Тула, 2001. [Liss O.L., Abramova L.I.,

Avetov N.A. et al. Bolotnye sistemy Zapadnoi Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie [Bog systems of Western Siberia and their conservation significance]. Tula, 2001.]

Валеева Э.И., Московченко Д.В., Арефьев С.П. Природный комплекс парка «Нумто». Новосибирск, 2008. [Valeeva E.I., Moskovchenko D.V., Arefev S.P. Prirodnyi kompleks parka «Numto» [Numto Park natural complex]. Novosibirsk, 2008.]

Веревкина Е.Л., Лапшина Е.Д. Мир болот природного парка «Нумто». Характеристика, типология и значение для устойчивого развития. Екатеринбург, 2019. [Verevkina E.L., Lapshina E.D. Mir bolot prirodnogo parka «Numto». Kharakteristika, tipologiya i znachenie dlya ustoichivogo razvitiya [The wetland world of the “Numto” Nature Park. Characterization, typology and importance for sustainable development]. Ekaterinburg, 2019.]

Веревкина Е.Л., Лапшина Е.Д. Леса и лесные болота природного парка «Нумто» // Ботаника и ботаники в меняющемся мире: Труды Международной научной конференции, посвященной 135-летию кафедры ботаники и 145-летию Томского государственного университета, Томск, 14–16 ноября 2023 года. Томск, 2023. С. 38–40. [Verevkina E.L., Lapshina E.D. Forests and forested mires of the Numto Nature Park. *Botanika i botaniki v menyayushchemsya mire: Trudy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 135-letiyu kafedry botaniki i 145-letiyu Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, Tomsk, 14–16 noyabrya 2023 goda*. Tomsk, 2023. Pp. 38–40. (In Rus.)]

Веревкина Е.Л., Лапшина Е.Д., Филиппов И.В. Видовое богатство растительных сообществ болот южной части природного парка «Нумто» // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее. Материалы Шестого Международного полевого симпозиума. Томск, 2021. С. 62–64. [Verevkina E.L., Lapshina E.D., Filippov I.V. Species richness of mire plant communities in the southern part of the “Numto” Nature Park. *Zapadno-Sibirskie torfyaniki i tsikl ugleroda: proshloe i nastoyashchee. Materialy Shestogo Mezhdunarodnogo polevogo simpoziuma*. Tomsk, 2021. Pp. 62–64. (In Rus.)]

Гвоздецкий Н.А., Криволуцкий А.Е., Макунина А.А. Схема физико-географического районирования Тюменской области // Физико-географическое районирование Тюменской области. М., 1973. С. 9–27. [Gvozdetskii N.A., Krivolutskii A.E., Makunina A.A. Scheme of physiographic zoning of the Tyumen Oblast. *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie Tyumenskoi oblasti*. Moscow, 1973. Pp. 9–27. (In Rus.)]

Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004. [Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Russian soil classification system]. Smolensk, 2004.]

Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2012. [Konspekt flory Aziatskoi Rossii: sosudistye rasteniya [Prospectus of the flora of Asian Russia: Vascular plants]. Novosibirsk, 2012.]

Лапшина Е.Д., Филиппов И.В., Веревкина Е.Л. Дополнение к флоре мхов и печеночников природного парка «Нумто» (Ханты-Мансийский автономный округ, Западная Сибирь) // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2018. Т. 9. № 1. С. 3–21. [Lapshina E.D., Filippov I.V., Verevkina E.L. A contribution to the moss and hepatic flora of Nature Park “Numto” (Khanty-Mansi

Autonomous District, Western Siberia). *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2018. Vol. 9. No. 1. Pp. 3–21. (In Rus.)]

Лисс О.Л., Толпышева Т.Ю. Развитие сосново-кустарничково-сфагновых комплексов фитоценозов на болотах Среднего Приобья // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 8. С. 1216–1227. [Liss O.L., Tolpysheva T.Yu. The development of bog moss-pine-dwarf shrub phytocoenotic complexes in the bogs of the Middle Ob. *Botanical Journal*. 2005. Vol. 90. No. 8. Pp. 1216–1227. (In Rus.)]

Московченко Д.В., Глазунов В.А., Тигеев А.А. Типология болотных комплексов природного парка «Нумто» // Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых природных территорий в промышленно развитых регионах. Материалы межрегиональной конференции, посвященной 20-летию природного парка «Нумто». Нижневартовск, 2017. С. 44–47. [Moskovchenko D.V., Glazunov V.A., Tigeev A.A. Typology of bog complexes of the Numto Nature Park. *Sovremennoe sostoyanie i perspektiva razvitiya seti osobo okhranyaemykh prirodnnykh territorii v promyshlennno razvitykh regionakh. Materialy mezhregional'noi konferentsii, posvyashchennoi 20-letiyu prirodnogo parka «Numto»*. Nizhnevartovsk, 2017. Pp. 44–47. (In Rus.)]

О процессе болотообразования в таежной зоне (подзонах средней и южной тайги) Западной Сибири / Н.А. Березина, Г.Г. Куликова, О.Л. Лисс, С.Н. Тюремнов // Природные условия Западной Сибири. Вып. 3. М., 1973. С. 91–106. [Berezina N.A., Kulikova G.G., Liss O.L., Tyuremnov S.N. On the process of bog formation in the taiga zone (subzones of middle and southern taiga) of Western Siberia. *Prirodnye usloviya Zapadnoi Sibiri*. Moscow, 1973. Vol. 3. Pp. 91–106. (In Rus.)]

Парк «Нумто»: природа и историко-культурное наследие / под ред. Д.В. Московченко. Сургут, 2017. [Park «Numto»: priroda i istoriko-kulturnoe nasledie [The Numto Park: Nature and historical and cultural heritage]. Surgut, 2017.]

Полевая геоботаника / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. Т. 1–5. М.; Л., 1959–1976. [Polevaya geobotanika [Field geobotany]. Vol. 1–5. Moscow; Leningrad, 1959–1976.]

Проявления регрессивных процессов на болотах южной части природного парка «Нумто» (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) / Е.А. Шишконокова, Н.А. Аветов, Н.А. Березина и др. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2016. Т. 121. Вып. 3. С. 39–50. [Shishkonakova E.A., Avetov N.A., Berezina N.A. et al. Manifestations of regressive processes in the bogs of the southern part of Numto Nature Park (Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2016. Vol. 121. Issue 3. Pp. 39–50. (In Rus.)]

Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. Новосибирск, 1985. [Ilyina I.S., Lapshina E.I., Lavrenko N.N. et al. *Rastitelnyi pokrov Zapadno-Sibirskoi ravniny* [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. Novosibirsk, 1985.]

Седельникова Н.В. Видовое разнообразие лишенобиоты Западной Сибири и оценка участия видов лишайников в основных ее горных и равнинных фитоценозах. Новосибирск. 2017. [Sedelnikova N.V. *Vidovoe raznoobrazie*

likhenobioty Zapadnoi Sibiri i otsenka uchastiya vidov lishainikov v osnovnykh ee gornyykh i ravninnykh fitotsenozakh [Species diversity of lichenobiota of Western Siberia and assessment of lichen species participation in its main mountain and plain phytocenoses]. Novosibirsk, 2017.]

Толпышева Т.Ю., Шишконокова Е.А. Лишайники в структуре сосново-кустарничково-сфагнового-кладониевых биогеоценозов севера таежной зоны Западной Сибири // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета, Тверь, 8–11 ноября 2017 года. Тверь, 2017. С. 399–401. [Tolpysheva T.Yu., Shishkonakova E.A. Lichens in the structure of pine-shrub-sphagnum-cladina bogs ecosystems in the North taiga zone West Siberia. *Bioraznoobrazie: problem izucheniya i sokhraneniya. Materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta, Tver, 8–11 noyabrya 2017 goda*. Tver, 2017. Pp. 399–402. (In Rus.)]

Толпышева Т.Ю., Шишконокова Е.А. Лишайники южной части природного парка «Нумто» (ХМАО – Югра, Западная Сибирь) // Растительный мир Азиатской России. 2019. № 1 (33). С. 15–22. [Tolpysheva T.Yu., Shishkonakova E.A. Lichens species composition in the South part of the regional Park "Numto" (Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra, West Siberia). *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2019. No. 1 (33). Pp. 15–22. (In Rus.)]

Толпышева Т.Ю., Шишконокова Е.А., Аветов Н.А. Эпигейные лишайники болот природного парка «Нумто» (ХМАО – ЮГРА) // Современная микология в России. 2015. Т. 4. С. 358–360. [Tolpysheva T.Yu., Shishkonakova E.A., Avetov N.A. Epigeic lichens of the bogs of the Numto Nature Park (Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra). *Current Mycology in Russia*. 2015. Vol. 4. Pp. 358–360. (In Rus.)]

Филиппов И.В., Лапшина Е.Д. Типы болотных микроландшафтов озерно-болотных систем Среднего Приобья // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2008. Т. 1. № S1. С. 115–124. [Filippov I.V., Lapshina E.D. Peatland unit types of lake-bog systems in the Middle Priob'ie (Western Siberia). *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2008. Vol. 1. No. S1. Pp. 115–124. (In Rus.)]

Шалатонов Е.Н. Особенности болот юго-западной части природного парка «Нумто» // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 191–194. [Shalatonov E.N. Features of the swamps of the south-western part of the Numto Nature Park. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2009. No. 9. Pp. 191–194. (In Rus.)]

Шалатонов Е.Н. Флора болот природного парка «Нумто» (Ханты-Мансийский автономный округ) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2007. № 7. С. 122–130. [Shalatonov E.N. Swamp flora of the Numto Nature Park. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2007. No. 7. Pp. 122–130. (In Rus.)]

Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. [Shumilova L.V. *Botanicheskaya geografiya Sibiri* [Botanical geography of Siberia]. Tomsk, 1962.]

Ahti T. Taxonomic studies on reindeer lichens (Cladonia, subgenus Cladina). Helsinki. *Ann. Bot. Fennicae*. 1961. Vol. 32. No. 1. P. 160.

van Breemen N. How Sphagnum bogs down other plants. *Tree*. 1995. Vol. 10. No. 7. Pp. 270–275.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974.

Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L. et al. 2018. Understory vegetation mediates permafrost active layer dynamics and carbon dioxide fluxes in open-canopy larch forests of northeastern Siberia. *Plos. One*. 2018. No. 13 (3). e0194014

Статья поступила в редакцию 18.12.2024, принята к публикации 14.02.2025

The article was received on 18.12.2024, accepted for publication 14.02.2025

Сведения об авторах / About the authors

Шишконокова Екатерина Анатольевна – кандидат географических наук; старший научный сотрудник отдела генезиса, географии, классификации и цифровой картографии почв, Почвенный институт им. В.В. Докучаева, г. Москва

Ekaterina A. Shishkonakova – PhD in Geography; senior researcher at the Department of Genesis, Geography, Classification, and Digital Cartography of Soils, V.V. Dokuchaev Soil Institute, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4396-2712>

E-mail: shishkonakova_ea@esoil.ru

Аветов Николай Андреевич – кандидат биологических наук; ведущий научный сотрудник кафедры географии почв факультета почвоведения, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Nikolay A. Avetov – PhD in Biology; leading researcher at the Soil Geography Department of the Soil Science Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2679-5166>

E-mail: awetowna@mail.ru

Толпышева Татьяна Юрьевна – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник кафедры микологии и альгологии биологического факультета, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Tatyana Yu. Tolpysheva – Dr. Hab. in Biology; leading researcher at the Department of Mycology and Algology of the Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University

E-mail: tolpysheva@mail.ru

Лебедь Юлия Александровна – студентка факультета почвоведения, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Yulia A. Lebed – student at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0608-7285>

E-mail: ulyalebed@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Е.А. Шишконокова – участие в полевых работах, анализ данных и интерпретация результатов

Н.А. Аветов – участие в полевых работах, анализ данных и интерпретация результатов

Т.Ю. Толпышева – определение лишайников, участие в интерпретации результатов

Ю.А. Лебедь – участие в полевых работах, участие в интерпретации результатов

Contribution of the authors

E.A. Shishkonakova – participation in fieldwork, data analysis, and interpretation of results

N.A. Avetov – participation in fieldwork, data analysis, and interpretation of results

T.Yu. Tolpysheva – lichen identification, participation in interpretation of results

Yu.A. Lebed – participation in fieldwork, participation in interpretation of results

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript