

УДК 574.91

DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-2-71-88

## ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОТОПИЧЕСКИХ ПРЕДПОЧТЕНИЙ *SPHAGNUM WULFIANUM* GIRG. В СЕВЕРНОЙ ПАЛЕАРКТИКЕ

© 2021 С.Ю. Попов

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, г. Москва, 119234, Россия  
e-mail: s\_yu\_popov@rambler.ru

**Аннотация.** *Sphagnum wulfianum* является широко распространенным в Северном полушарии циркумбореальным видом. Нами было изучено его распространение в Северной Палеарктике путем обобщения и сведения в единую базу данных сведений из открытых источников (GBIF, литературные данные) и гербарных образцов из LE, MW, NSK, МНА. На этой основе составлена база данных, включающая 3061 образец. Данные с гербарных этикеток и аннотированных списков региональных бриофлор положены на карту Северной Палеарктики в виде точек в программе ArcGis. Изучено биотопическое распределение и его изменчивость по регионам и природным зонам. Анализ географического распространения показывает, что из общего количества образцов 99.3% (3041 образец) найдены в лесной зоне Палеарктики, 0.5% (15 образцов) – в тундровой зоне и 0.2% (5 образцов) – в лесостепной. Это говорит о том, что тундра и лесостепь являются нетипичными биомами для *S. wulfianum*. Типичными биотопами, которые предпочитает этот вид, являются сосняки и ельники долгомошные, где отмечается 49.8% образцов и болота (17.9%). На болотах *Sphagnum wulfianum* встречается преимущественно в периферических частях ареала, особенно в тундре и лесостепи. В Европейской части Северной Палеарктики его распространение практически полностью совпадает с границами ареалов *Picea abies* и *P. obovata*. За Уралом – в азиатской части, такая сопряженность наблюдаются только вдоль южной границы распространения елей. До северной границы елей *Sphagnum wulfianum* едва доходит в Западной Сибири, в Восточной Сибири его находки обнаруживаются значительно южнее.

**Ключевые слова:** *Sphagnum wulfianum*, биомы, биотопическое распределение Северная Палеарктика, экорегионы.

**Поступила в редакцию:** 20.05.2021. **Принято к публикации:** 01.06.2021.

**Для цитирования:** Попов С.Ю. 2021. Географическая изменчивость биотопических предпочтений *Sphagnum wulfianum* Girg. в Северной Палеарктике. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 15(2): 71–88. DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-2-71-88

### ВВЕДЕНИЕ

*Sphagnum wulfianum* относится к подроду *Acutifolia*, монотипной секции *Polyclada* (он является ее единственным представителем). Виды сфагнов, относящиеся к многовидовым секциям или подродам (например, таким как *Cuspidata*, *Subsecunda* и др.) обычно требуют тщательного определения с изучением морфологических признаков под микроскопом. В связи с тем, что *Sphagnum wulfianum* достаточно хорошо морфологически отграничен от видов других подродов и даже секций, он хорошо и надежно определяется уже в поле. Поэтому, с его идентификацией, как вида, проблем обычно не возникает.

Этот вид распространен исключительно в северном полушарии, преимущественно в бореальной зоне Северной Америки и Северной Евразии (Holmen, 1964; Humle, 1984;

McQueen, Andrus, 2007; Кургееиде et al., 2016). В Палеарктике *Sphagnum wulfianum* распространен в пределах лесной зоны от Польши на западе до Приморья на востоке, единичные находки отмечаются в Арктике и лесостепной зоне (Lapshina, Muldiyarov, 1998; Ingerpuu et al., 1998; Ignatov, Ignatova, 2003; Ignatov et al., 2006; Gałka, 2010). Произрастает в сырых (преимущественно хвойных) лесах, реже – на болотах (Daniels, Eddy, 1990; Lane et al., 2018). Таким образом, в настоящее время имеется самое общее представление о географии и экологических предпочтениях этого вида, которое требует уточнений и конкретизации.

В настоящей работе предпринята попытка обобщить все имеющиеся гербарные и литературные данные о географическом распространении и ценологических предпочтениях *Sphagnum wulfianum*, а также выяснить, как изменяются последние, в связи с изменением географической природной обстановки.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Северная Палеарктика является, несомненно, целостной в географическом смысле, однако границы ее, как и всякой естественной географической страны, несколько размыты. В настоящей работе границы исследуемой территории определяются следующим образом. В качестве основы были выбраны карта биомов и карта административного деления по странам Евразии. С юга территория Северной Палеарктики ограничена нами границей Турции, среднеазиатских республик б. СССР, Казахстана, Монголии, Северо-Западного Китая и Маньчжурии. Остальные границы совпадают с береговой линией Европы и Азии (рис. 1).

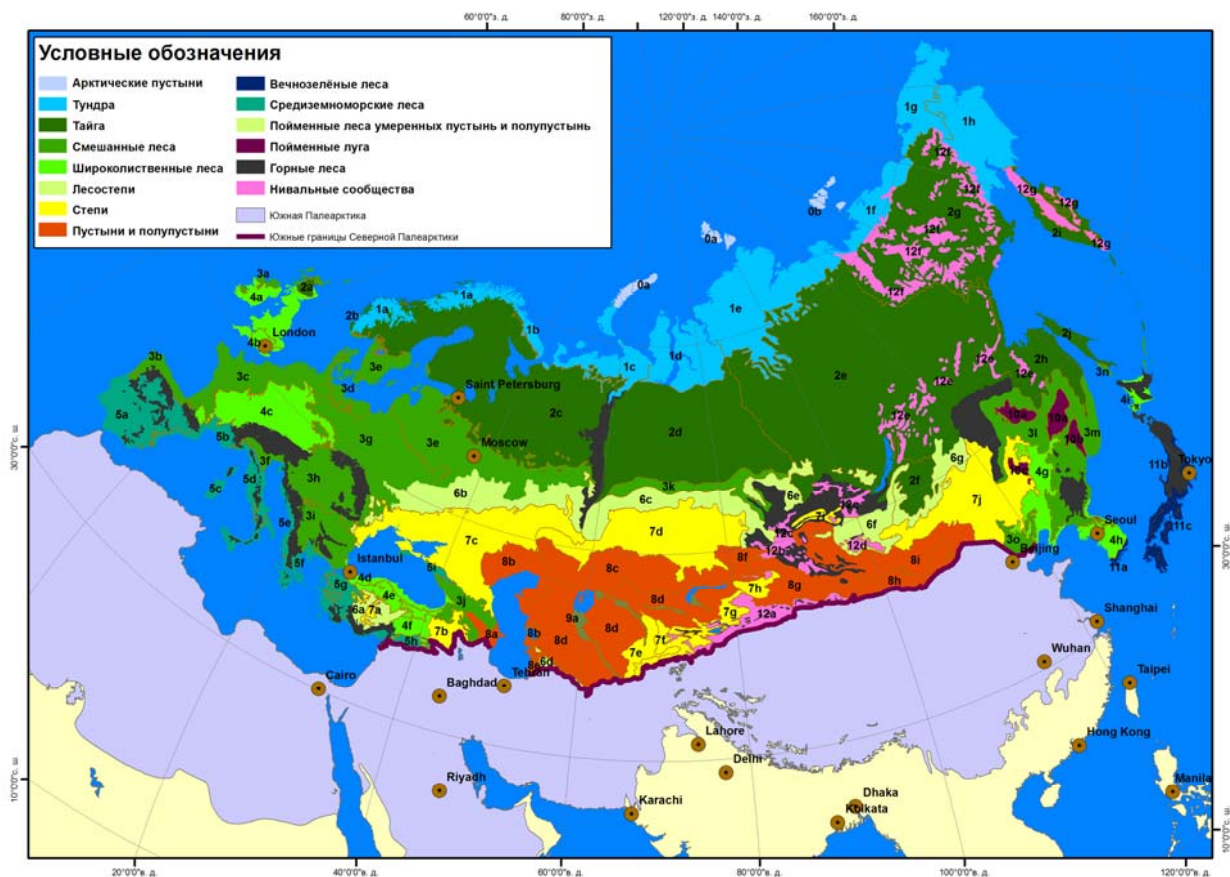


Рис. 1. Биомы и экорегионы Северной Палеарктики (по: Olson et al., 2001) (расшифровку буквенно-цифровых обозначений экорегионов см. в тексте).

Fig. 1. Biomes and ecoregions of the Northern Palearctic (according to: Olson et al., 2001) (for an explanation of the alphanumeric designations of ecoregions, see the text).

В данной работе используется схема районирования суши (Olson et al., 2001), согласно которой, территория Палеарктики подразделяется на широтные зоны – биомы. Эти последние, в свою очередь, подразделяются на долготные – экорегионы (рис. 1).

Приводим список биомов Северной Палеарктики в пределах выделенных границ (Olson et al., 2001) (рис. 1):

**0. Арктические тундры.** Этот биом включает следующие экорегионы:

0a. Арктические пустыни

0b. Арктические пустыни Новосибирских островов

**1. Тундры**

1a. Скандинавские горные тундры

1b. Кольские тундры

1c. Северо-Западно-русские тундры и тундры Новой Земли

1d. Ямало-Гыданские тундры

1e. Таймырские и Центральносибирские тундры

1f. Северо-Востоносибирские прибрежные тундры

1g. Чукотские тундры

1h. Берингийские тундры

**2. Бореальные леса/тайга.**

2a. Каледонские хвойные леса

2b. Скандинавские береговые хвойные леса

2c. Скандинавско-русская тайга

2d. Западносибирская тайга

2e. Востоносибирская тайга

2f. Трансбайкальские хвойные леса

2g. Северовостоочно-Сибирская тайга

2h. Охотско-Маньчжурская тайга

2i. Камчатско-Курильская тайга

2j. Сахалинская тайга

**3. Смешанные леса**

3a. Североатлантические влажные смешанные леса

3b. Кантабрийские смешанные леса

3c. Атлантические смешанные леса

3d. Балтийские смешанные леса

3e. Сарматские смешанные леса

3f. Смешанные леса бассейна По

3g. Центрально-Европейские смешанные леса

3h. Паннонские смешанные леса

3i. Балканские смешанные леса

3j. Кавказские смешанные леса

3k. Западно-Сибирские смешанные леса

3l. Маньчжурские смешанные леса

3m. Уссурийские широколиственные и смешанные леса

3n. Южные сахалино-курильские смешанные леса

3o. Центрально-Китайские смешанные леса

**4. Широколиственные леса**

4a. Кельтские широколиственные леса

4b. Английские низменные буковые леса

4c. Западно-Европейские широколиственные леса

4d. Эвксинско-Колхидские широколиственные леса

4e. Северо-Анатолийские хвойные и лиственные леса

4f. Восточно-Анатолийские широколиственные леса

4g. Северовостоочно-Китайские широколиственные леса

4h. Центральнo-Корейские широколиственные леса

4i. Хоккайдские широколиственные леса

**5. Средиземноморские леса**

5a. Иберийские склерофильные леса

5b. Северовостоchno-Испанские и Южно-Французские средиземноморские леса

5c. Тирренско-Адриатические склерофильные и смешанные леса

5d. Итальянские склерофильные леса

5e. Иллирийские лиственные леса

5f. Эгейско-западнотурецкие склерофильные и смешанные леса

5g. Анатолийские смешанные леса

5h. Восточно-Средиземноморские склерофильные и смешанные леса

5i. Крымские субсреднеземноморские лесные комплексы

**6. Лесостепи**

6a. Центральнo-Анатолийские лесостепи

6b. Восточно-Европейские лесостепи

6c. Казахские лесостепи

6d. Копетдагские редколесья и лесостепи

6e. Южно-Сибирские лесостепи

6f. Селенго-Орхонские лесостепи

6g. Даурские лесостепи

**7. Степи**

7a. Центральнo-Анатолийские степи

7b. Восточно-Анатолийские горные степи

7c. Причерноморские степи

7d. Казахские степи

7e. Алайско-Западно Тяньшанские степи

7f. Гиссаро-Алайские редколесья

7g. Тяньшанская предгорная засушливая степь

7h. Уймонская степь

7i. Саянская межгорная степь

7j. Монгольско-Маньчжурские степи

**8. Пустыни и полупустыни**

8a. Азербайджанские полупустыни и степи

8b. Пустыни Каспийской низменности

8c. Казахские полупустыни

8d. Центральнo-Азиатские пустыни

8e. Копетдагские полупустыни

8f. Алтайские степи и полупустыни

8g. Джунгарские полупустыни

8h. Алашаньские полупустыни

8i. Гобийские пустынные степи

**9. Пойменные леса умеренных пустынь и полупустынь**

9a. Центральнo-азиатские пойменные леса

**10. Пойменные луга**

10a. Амурские луговые степи

10b. Уссурийские луга и лесные луга

10c. Нэньцзянские пойменные луга

**11. Вечнозеленые леса**

11a. Южнокорейские вечнозеленые леса

11b. Нихонкайские вечнозелёные леса

11c. Тайхейоские вечнозеленые леса

**12. Нивальные сообщества**

- 12a. Тяньшанские горные степи и тундры
- 12b. Алтайские альпийские луга и тундры
- 12c. Саянские альпийские луга и тундры
- 12d. Хангайские альпийские луга
- 12e. Трансбайкальские горные тундры
- 12f. Черско-колымская горная тундра
- 12g. Камчатские горные тундры и лесные тундры

Для исследования распространения *Sphagnum wulfianum* на территории Северной Палеарктики нами были изучены образцы из Гербария БИН РАН (LE), Гербария Московского государственного университета (MW), Гербария Главного ботанического сада им. М.В. Цицина РАН (MHA) и Гербария имени М.Г. Попова Центрального Сибирского Ботанического сада СО РАН (NSK). В базе данных фиксировалась информация, отражённая на гербарных этикетках: координаты (если таковые имелись), местонахождение, биотоп, название гербария. Для образцов, этикетки которых не имели географических координат, нами отыскивалось их местонахождение на карте по текстовой привязке. Для найденных точек вычислялись географические координаты, которые заносились в базу данных. Эти операции выполнялись с использованием программы ArcGis. Помимо этого, для составления реляционной и пространственной баз данных, мы воспользовались такими ресурсами как GBIF и «Флора мхов России» (Ivanov et al., 2017). Общий объём базы данных составил 3061 точек.

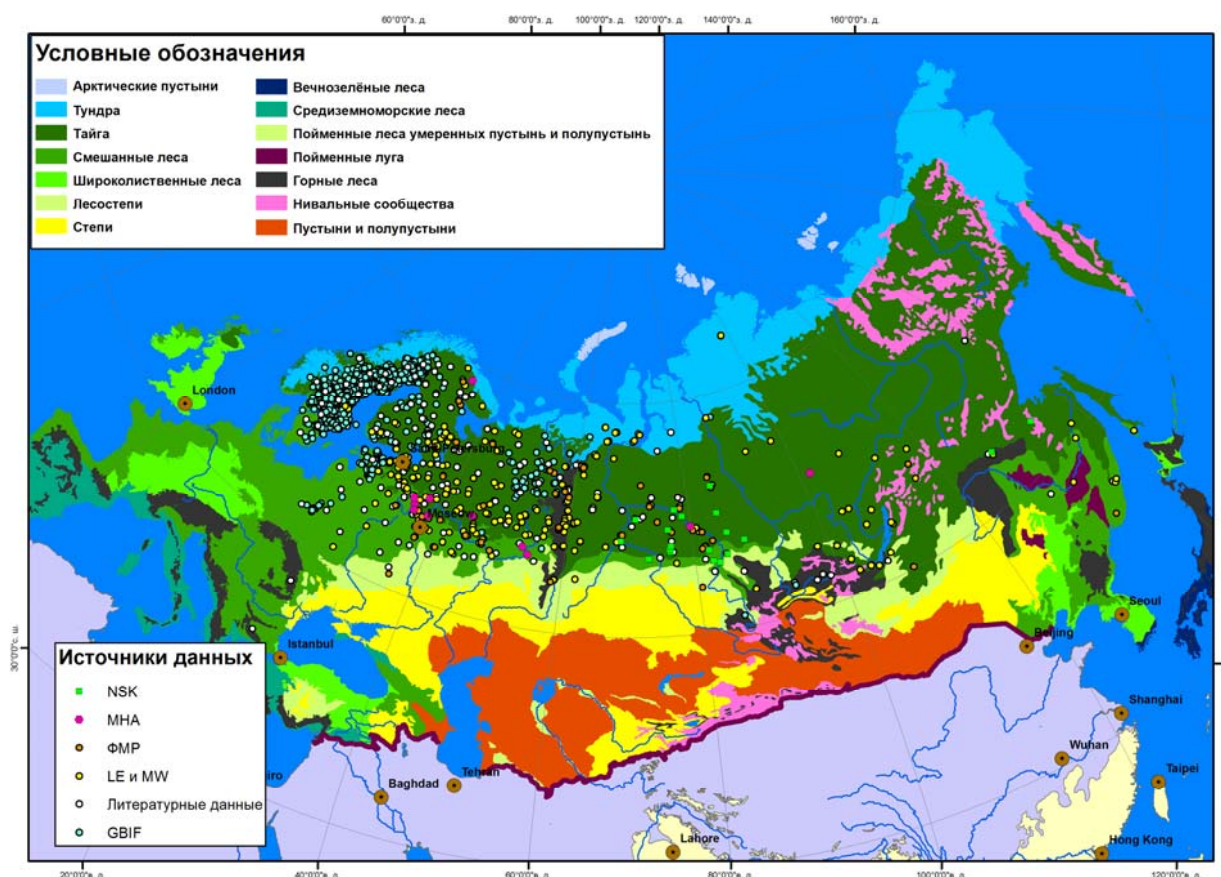


Рис. 2. Точки местонахождений *Sphagnum wulfianum* и биомы Северной Палеарктики (3061 точка).

Fig. 2. Localities of *Sphagnum wulfianum* and biomes of the Northern Palearctic (3061 points).

Для изучения распространения *Sphagnum wulfianum* по природным зонам полученные точки накладывались на карту биомов (Olson et al., 2001) (рис. 2). С использованием этой карты производился пространственный анализ путем наложения точечного слоя находок *Sphagnum wulfianum* на полигональный слой биомов в программе ArcGis. Также, для пространственного анализа данных нами были подобраны карты ареалов основных древесных пород, с распространением которых связано распространение *Sphagnum wulfianum*: ели, сосны, березы, лиственницы (Shimanyuk, 1974). Полученные карты были привязаны к исходному слою границ Северной Палеарктики, ареалы древесных видов оцифрованы в виде полигональных слоев. В дальнейшем, в ходе пространственного анализа данных, карты ареалов деревьев накладывались на карту распространения *Sphagnum wulfianum*, созданную по гербарным и литературным данным. Для изучения биотопического распространения вида учитывались названия растительного сообщества на гербарной этикетке или в аннотированном списке печатной статьи. Поскольку, такая информация не является геоботаническим описанием, это название просто унифицировалось по принадлежности к типу растительности (болота, леса, луга) и серии сообществ (сфагновые, черничные и т.д.) на основании экспертной оценки, и заносилось в отдельный столбец базы данных. Всего из 3061 образца нам удалось извлечь информацию о биотопической принадлежности для 567 образцов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### **Анализ распространения *Sphagnum wulfianum* по биомам и экорегионам в Северной Палеарктике**

В Северной Палеарктике *Sphagnum wulfianum* в своем распространении охватывает, в основном, лесную зону. Вне лесной зоны он встречается только в лесостепи на юге и в южных тундрах, в Арктике. Однако, эти местонахождения его крайне редки (рис. 2; табл. 1). В табл. 1 представлено распределение всех точек находок (3061) *Sphagnum wulfianum* по биомам и экорегионам Северной Палеарктики. Как видно из таблицы, большая часть находок *Sphagnum wulfianum* сосредоточена в бореальных лесах (тайге), где на их долю приходится около 80.6% всего собранного материала, и в умеренных широколиственных и смешанных лесах – 18.2%. Таким образом, на долю равнинных лесов приходится 98.8% всех находок. Если к этой цифре добавить горные леса юга Сибири и Дальнего Востока, получается, что всего только на лесную зону приходится 99.2% всех находок.

По классификации (Olson et al., 2001) каждый биом делится на несколько экологических регионов. Так, биом бореальных лесов (тайги), где изучаемый вид сфагнума имеет самое широкое распространение, подразделяется на Скандинавскую и Русскую тайгу с 2314 находками *Sphagnum wulfianum* (75.3% от всех находок), Западно-Сибирскую тайгу с 92 находками (3%), на Уральские горные леса с 30 находками (1.0%), на Восточно-Сибирскую тайгу с 23 находками вида (0.7%), а также на Трансбайкальские горные леса (5 находок – 0.9%), Охотско-Маньчжурскую (2 находки – 0.1%) и Северо-Восточную тайгу (1 находка – 0.1%). Всего в зоне бореальных лесов насчитывается 2466 образцов (табл. 1).

Из 556 находок, принадлежащих к умеренным широколиственным и смешанным лесам, 516, или около 16.5% от общего количества (3061), приходится на Сарматские смешанные леса, расположенные в юго-западной части Скандинавского полуострова, Прибалтике и на юге лесной зоны Русской равнины, где они граничат с лесостепной зоной, а на севере плавно переходят в тайгу. Остальная часть приходится на Центрально-Европейские смешанные леса (0.7% от суммы всех находок), Западно-Сибирские смешанные леса (0.3%), Уссурийские широколиственные и смешанные леса (0.2%).

Таблица 1. Представленность точек сборов *Sphagnum wulfianum* по биомам и экорегионам Северной Палеарктики.

Table 1. Number of samples of *Sphagnum wulfianum* by biomes and ecoregions of the Northern Palearctic.

Экорегионы/Биомы	Тундры	Горные тундры	Бореальные леса/тайга	Умеренные широколиственные и смешанные леса	Умеренные хвойные леса	Умеренные лесостепи	Всего	Всего, %
Родопские горные смешанные леса				1			1	0.1
Карпатские горные леса					1		1	0.1
Центрально-Европейские смешанные леса				21			21	0.7
Сарматские смешанные леса				516			516	16.5
Скандинавско-русская тайга			2314				2314	75.3
Восточно-Европейские лесостепи						3	3	0.1
Северо-Западно-русские тундры и тундры Новой Земли	8						8	0.3
Уральские горные леса и тундры		4	30				34	1.1
Ямало-Гыданские тундры	6						6	0.2
Западносибирская тайга			92				92	3
Западно-Сибирские смешанные леса				9			9	0.3
Казахские лесостепи						1	1	0.1
Алтайские горные леса и лесостепи					1		1	0.1
Южно-Сибирские лесостепи						1	1	0.1
Саянские горные хвойные леса					9		9	0.3
Таймырские и Центральносибирские тундры	1						1	0.1
Восточносибирская тайга			23				23	0.7
Трансбайкальские хвойные леса			5				5	0.2
Северовостоchno-Сибирская тайга			1				1	0.1
Горные хвойные леса Большого Хингана и Джагды					2		2	0.1
Маньчжурские смешанные леса				1			1	0.1
Охотско-Маньчжурская тайга			2				2	0.1
Уссурийские широколиственные и смешанные леса				7			7	0.2
Южные сахалино-курильские смешанные леса				1			1	0.1
<b>Всего</b>	<b>15</b>	<b>4</b>	<b>2466</b>	<b>556</b>	<b>13</b>	<b>5</b>	<b>3061</b>	<b>100</b>
<b>% от общей суммы</b>	<b>0.5</b>	<b>0.1</b>	<b>80.6</b>	<b>18.2</b>	<b>0.4</b>	<b>0.2</b>	<b>100</b>	

Единично вид встречается в Родопских смешанных горных лесах, Маньчжурских смешанных лесах и Южных Сахалино-Курильских смешанных лесах.

Таким образом, большая часть находок *Sphagnum wulfianum* сосредоточена в западных экорегионах, географически располагающихся в лесной зоне Восточной Европы и Фенноскандии. Здесь же этот вид достигает и наибольшей встречаемости.

Меньше всего местонахождений *Sphagnum wulfianum* отмечается в биомах умеренных лесостепей и горных тундр (всего 0.2 и 0.1%, соответственно). Он был найден в Восточно-Европейской, Казахской, Южно-Сибирской лесостепях – всего 5 находок. В Уральской горной тундре зафиксировано 4 образца *Sphagnum wulfianum*.

15 находок этого вида обнаружены в тундрах Гыданского и Тазовского полуостровов, на Ямале, Таймыре, в Большеземельской тундре. Наконец, на умеренные хвойные леса приходится 13 находок. Здесь его можно встретить только в Саянских горных хвойных лесах, в горных хвойных лесах Большого Хингана и Джэгды, в Алтайских горных лесах и в Карпатах (табл. 1).

*Sphagnum wulfianum*, по данным анализа собранной базы данных, произрастает под пологом различных древесных пород – ели, сосны, березы, пихты, лиственницы, осины. Чаще всего его можно найти под пологом ели, чуть реже – сосны, а под пологом остальных пород из приведенного выше списка, он встречается довольно редко. Такая его верность ели и сосне может объясняться фитоценотическими связями, выработавшимися в ходе эволюции растительных сообществ. Если это так, то и в географическом пространстве ареалы *Sphagnum wulfianum*, *Picea abies*, *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* должны если и не полностью совпадать, то в значительной степени перекрываться.

Простое наложение карт распространения перечисленных видов деревьев на карту точек сбора *S. wulfianum* показывает, что в значительной степени это справедливо, особенно для ели. Так, на карте, приведенной на рис. 3, видно, что западная граница распространения ели полностью совпадает с распространением местонахождений *Sphagnum wulfianum*. Сплошной ареал *Picea abies* заканчивается на востоке Польши, так же, как и сплошной массив точек распространения *Sphagnum wulfianum*. Далее, после некоторой дизъюнкции, ель образует анклав в Карпатах и в Родопских горах. Здесь же встречены и отдаленные от основного ареала местонахождения *Sphagnum wulfianum* (Erzberger et al., 2012; Laine et al., 2018) (рис. 2). На востоке, в районе Урала, ель европейская сменяется елью сибирской, а *Sphagnum wulfianum* «уходит» на восток вместе с этой последней. На Дальнем Востоке к *Picea obovata* добавляется *Picea ajanensis*, вместе с которыми *Sphagnum wulfianum* продвигается до Тихого океана в Приморье. С юга ареал *Picea obovata* заканчивается примерно на границе Монголии и России, ареал *Picea ajanensis* ограничен к востоку от Монголии рекой Амур, захватывает к югу от Амура (в окрестностях Хабаровска) небольшой кусок Маньчжурии до южных границ Приморья. Интересно, что и *Sphagnum wulfianum* тоже отсутствует в Монголии и Северном Китае, однако известна одна находка этого вида в северо-восточном Китае (Маньчжурия) (Vitt, Cao, 1989). В Японии, Корее и на Сахалине вид отсутствует (Li, He, 1999; Bakalin et al., 2012). Таким образом, распространение *S. wulfianum* в Восточной Сибири совпадает с южной границей ели. Однако, северная граница *Picea obovata* уходит значительно севернее, чем находки изучаемого вида (рис. 3). Возможно, это связано с более суровыми климатическими условиями.

С ареалом *Pinus sylvestris* распространение *Sphagnum wulfianum* совпадает не в столь значительной степени, как с видами ели, но все же ареалы сосны и изучаемого нами вида сильно перекрываются (рис. 4). С ареалами других древесных видов распространение *Sphagnum wulfianum* совпадает еще слабее (рис. 5). Как будет показано ниже, доля местонахождений *Sphagnum wulfianum* в еловых лесах составляет более 50% всех встреч его во всех остальных, в том числе и нелесных, биотопах.





Рис. 3. Ареалы видов ели, совмещенные с точками находок *Sphagnum wulfianum*.  
Fig. 3. Spruce species ranges combined with *Sphagnum wulfianum* localities.



Рис. 4. Ареал *Pinus sylvestris*, совмещенный с точками находок *Sphagnum wulfianum*.  
Fig. 4. *Pinus sylvestris* range, combined with *Sphagnum wulfianum* localities.



Рис. 5. Ареалы *Betula pendula* и *B. pubescens*, совмещенные с точками находок *Sphagnum wulfianum*.

Fig. 5. Areas of *Betula pendula* and *B. pubescens*, combined with the sites of *Sphagnum wulfianum*.

Таким образом, можно констатировать, что распространение *Sphagnum wulfianum* в значительной степени совпадает с ареалами трех видов ели – *Picea abies*, *P. obovata* и *P. ajanensis*, в несколько меньшей степени – сосны (*Pinus sylvestris*). С ареалами остальных древесных пород распространение *Sphagnum wulfianum* соотносится слабо, хотя иногда он и может быть обнаружен произрастающим под их пологом. Это, однако, происходит только в центре их ареалов, что только подтверждает предположение об эволюционно обусловленной ассоциированности *Sphagnum wulfianum* с хвойными – елью и сосной.

### **Географическая изменчивость биотопических предпочтений**

Для изучения географической изменчивости ценологических предпочтений *Sphagnum wulfianum* была использована база данных меньшего объема, чем общая. Из 3061 находки только для 567 были указаны биотопы мест сбора, что составляет около 18.5%.

В табл. 2 представлено распределение точек находок *Sphagnum wulfianum* с указанием биотопа в биомах Северной Палеарктики. Из таблицы видно, что *Sphagnum wulfianum* встречается в 6 биомах, которым соответствует 37 биотопов, где он был обнаружен. Наиболее широкий спектр биотопов, в которых встречается *Sphagnum wulfianum*, приходится на лесную зону, а в зонах, расположенных к северу и югу от лесной, спектр биотопов значительно уже (табл. 2, 3). Другими словами, *Sphagnum wulfianum* в тундровой и лесостепной зонах проявляет себя как стенобиотопный вид, а в лесной зоне имеет более расширенный экологический ареал. Спектр биотопов, в которых встречается вид в таежных лесах (на севере лесной зоны) выше, чем в смешанных и широколиственных (на юге лесной зоны) (табл. 3). Из табл. 3 видно, что во всех биомах, кроме горных и равнинных тундр, *Sphagnum wulfianum* способен произрастать на переходных болотах.

На севере – это открытые осоково-сфагновые болота с *Carex lasiocarpa* и *Sphagnum fallax*, на юге, в лесостепной зоне – облесенные березой (*Betula pubescens*) сфагновые болота с теми же доминантами травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Рямы и верховые болота являются общими местообитаниями изучаемого вида для равнинных тундр, тайги и смешанных лесов. Географически рямы находятся в Западной Сибири, а верховые болота – в Европейской части России. Верховые болота, на которых встречается *Sphagnum wulfianum* представляют собой торфяники разной мощности с основными эдификаторами *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum divinum*. На севере, в тайге, они, преимущественно, открытые (реже – облесенные сосной), на юге, в лесостепной зоне, облесены сосной (Ivchenko, 2019).

В бореальных лесах наиболее типичными биотопами изучаемого вида являются ельники долгомошные (194 находки из 567), что составляет 66% от всех встреч этого вида в биотопах еловых лесов, или 80.5% от встреч во всех еловых лесах, приходящихся на зону тайги. Всего на долю ельников бореальной зоны приходится 241 образец, или 42.5% находок во всех 6 биомах (табл. 2).

Таблица 2. Биотопическое распределение *Sphagnum wulfianum* в биомах Северной Палеарктики.

Table 2. Biotopic distribution of *Sphagnum wulfianum* in biomes of the Northern Palearctic.

Формация / Тип растительности	Биотопы	Биомы							Всего	Всего, %
		Бореальные леса / тайга	Горная тундра	Умеренные широколиственные и смешанные леса	Умеренные хвойные леса	Лесостепи	Тундра			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Ельники	Ельники влажнотравные	11						11	1.9	
	Ельники долгомошные	194		39	5			238	42	
	Ельники зеленомошные	15		2				17	3	
	Ельники сфагновые	21		6	1			28	4.9	
<b>Всего по ельникам:</b>		<b>241</b>		<b>47</b>	<b>6</b>			<b>294</b>		
Сосняки	Сосняки долгомошные	23		21				44	7.8	
	Сосняки зеленомошные	10		3		1		14	2.5	
	Сосняки сфагновые	16		1				17	3	
<b>Всего по соснякам:</b>		<b>49</b>		<b>25</b>		<b>1</b>		<b>75</b>		
Лиственничники	Лиственничники долгомошные	3			1			4	0.7	
	Лиственничники зеленомошные	1		3				4	0.7	
	Лиственничники сфагновые	5		3				8	1.4	
<b>Всего по лиственничникам:</b>		<b>9</b>		<b>6</b>	<b>1</b>			<b>16</b>		

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Кедровники	Кедровники долгомошные	1			1			2	0.4
	Кедровники сфагновые	2						2	0.4
	Кедровники зеленомошные	3						3	0.5
<b>Всего по кедровникам:</b>		<b>6</b>			<b>1</b>			<b>7</b>	
Пихтарники	Пихтарники долгомошные	1						1	0.2
	Пихтарники зеленомошные	2		1				3	0.5
<b>Всего по пихтарникам:</b>		<b>3</b>		<b>1</b>				<b>4</b>	
Березняки	Березняки влажнотравные	8						8	1.4
	Березняки долгомошные	9		5				14	2.5
	Березняки осоково-сфагновые	10		10				20	3.5
<b>Всего по березнякам:</b>		<b>27</b>		<b>15</b>				<b>42</b>	
Ольшаники	Ольшаники влажнотравные			2				2	0.4
<b>Всего по ольшаникам:</b>				<b>2</b>				<b>2</b>	
Осинники	Осинники долгомошные	2		1				3	0.5
	Осинники кисличные	1						1	0.2
<b>Всего по осинникам:</b>		<b>3</b>		<b>1</b>				<b>4</b>	
Болота	Болота верховые	23		4			3	29	5.1
	Болота низинные	1		1				2	0.4
	Болота переходные	31		18	2	3		55	9.7
	Рям	2		3			1	6	1.1
	Согры сосновые	2						2	0.4
<b>Всего по болотам:</b>		<b>59</b>		<b>26</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>94</b>	
Вырубки	Вырубки	7		3				10	1.8
<b>Всего по вырубкам:</b>		<b>7</b>		<b>3</b>				<b>10</b>	
Кустарники	Ерники кустарничково-сфагновые	2						2	0.4
	Ивняки влажнотравные	2						2	0.4
	Ольховники осоково-сфагновые						2	2	0.4
<b>Всего по кустарникам:</b>		<b>4</b>					<b>2</b>	<b>6</b>	
Луга	Луга влажнотравные	2						2	0.4
<b>Всего по лугам:</b>		<b>2</b>						<b>2</b>	
Редколесья	Редколесье лиственничное	1			1			2	0.4
<b>Всего по редколесьям:</b>		<b>1</b>			<b>1</b>			<b>2</b>	

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Тунд- ры	Тундра (горная) осоково-моховая		3					3	0.5
	Тундра кустарничково-зеленомошная						1	1	0.2
	Тундра кустарничково-сфагновая		1					1	0.2
	Тундра осоково-кустарничково-сфагновая						3	3	0.5
	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая						1	1	0.2
<b>Всего по тундрам:</b>			<b>4</b>				<b>5</b>	<b>9</b>	
<b>Всего</b>		411	4	126	11	4	11	567	100
<b>Всего, %</b>		72.5	0.7	22.2	1.9	0.7	1.9	100	
<b>Число биотопов</b>		30	2	18	6	2	7		
<b>Число биотопов, %</b>		81.1	5.4	48.7	16.2	5.4	18.9		

Достаточно часто в зоне бореальных лесов *Sphagnum wulfianum* встречается на болотах (59 находок, или 10.4%), в частности на переходных (31 образец) и верховых (23 образца), а также в сосняках (49 находок, или 8.6%), а именно в сосняках долгомошных (23 образца) и сфагновых (16 образцов). Значительно реже *Sphagnum wulfianum* в бореальных лесах распространен в березняках (27 находок, или 4.7%). Иногда он встречается в лиственничниках (9 находок), на вырубках (7 находок), в кедровниках (6 находок). Совсем редко встречается в кустарниковом типе растительности (4 образца), осинниках и пихтарниках (по 3 образца). Единичные находки относятся к лугам и редколесьям (табл. 2).

В умеренных широколиственных и смешанных лесах более всего *Sphagnum wulfianum* был также отмечен в ельниках долгомошных (всего 39 находок: 13.3% от находок во всех ельниках и 83% от находок в ельниках смешанных лесов). В целом, число образцов из ельников в зонах широколиственных и смешанных лесов составляет 47, или 8.3% от всех находок с известными биотопами. Помимо ельников он также встречается здесь и на болотах, где было зафиксировано 26 находок (4.6% от общего числа), причем преимущественно на переходных (18 образцов). В сосняках было найдено 25 образцов (4.4%), большая часть которых приходится на сосняки долгомошные (21 образец). Несколько меньше он распространен в березняках (15 находок, или 2.7%), а именно в березняках осоково-сфагновых (10 находок). В лиственничниках, пихтарниках, ольшаниках, осинниках и на вырубках его находки единичны.

В местах своего произрастания *Sphagnum wulfianum* никогда не имеет массового распространения, встречаясь отдельными дерновинками в заболоченных еловых, сосновых, реже – березовых лесах и по окрайкам болот в лесу (Kyrkjæeide et al., 2012). Таким образом, *Sphagnum wulfianum* в своем географическом распространении достаточно тесно связан с распространением бореальных лесов, а на их южных и северных границах его встречаемость резко падает.

Таблица 3. Распределение биотопов *Sphagnum wulfianum* по биотопам.

Table 3. Distribution of *Sphagnum wulfianum* biotopes by biome.

Тундра	Тайга	Смешанные и широколиственные	Лесостепи	Умеренные хвойные	Горная тундра
Ольховники осоково-сфагновые, Тундра кустарничково-зеленомошная, Тундра осоково-кустарничково-сфагновая, Тундры кустарничково-мохово-лишайниковые	Березняки влажнотравные, Согры сосновые, Редко-лесье лиственничное, Пихтарники долгомошные, Осинники кисличные, Луга влажнотравные, Лиственничники долгомошные, Кедровники сфагновые, зеленомошные, долгомошные, Ивняки влажнотравные, Ерники кустарничково-сфагновые, Ельники влажнотравные	Ольшаники влажнотравные	Сосняки зеленомошные	Ельники сфагновые, долгомошные, Редко-лесье лиственничное, Лиственничники долгомошные, Кедровники долгомошные	Тундра осоково-моховая, Тундра кустарничково-сфагновая
–	Сосняки сфагновые, зеленомошные, долгомошные, Пихтарники зеленомошные, Осинники долгомошные, Лиственничники сфагновые и зеленомошные, Ельники сфагновые, долгомошные, зеленомошные, Вырубки, Болота низинные, Березняки сфагновые и долгомошные		–	–	–
	Рямы			–	
	Болота верховые			–	
–		Болота переходные			–
–			–	–	–

Из табл. 2 также видно, что *Sphagnum wulfianum* изредка обнаруживается в относительно сухих местообитаниях (зеленомошные типы леса), а также в местах, расположенных в суровых климатических условиях. Примером могут служить горные осоково-моховые и кустарничково-сфагновые тундры, на которые приходится 3 и 1 находки, соответственно, что составляет 0.7% от общего количества образцов (табл. 2). Сюда же можно отнести и недостаточно увлажненные умеренные лесостепи, где он встречен только на переходных болотах (3 находки) и однажды в сосняке зеленомошном (всего 0.7%).

В тундрах он предпочитает верховые и переходные болота (2 и 1 образца соответственно), рямы (1 образец), ольховники осоково-сфагновые (2 образца). Встречается и в осоково-кустарничково-сфагновых тундрах (5 образцов). Все тундровые местообитания насчитывают 11 находок *Sphagnum wulfianum* (без учета горных тундр), составляющих 1.9% от общего количества.

Наконец, из 11 находок в умеренных хвойных лесах около половины приходится на ельники долгомошные – 5 находок, 2 образца найдено на переходных болотах и по 1 – в лиственничнике долгомошном, в ельнике сфагновом, кедровнике долгомошном и в лиственничном редколесье.

Таким образом, на долю всех еловых лесов приходится 51.9% находок, болот – 16.5%, сосняков – 13.2%, березняков – 7.4%, лиственничников – 2.8%, вырубок – 1.8%, тундровой растительности – 1.5%, кедровников – 1.2%, кустарниковой растительности – 1.1%, пихтарников и осинников – по 0.7%, ольшаников, луговой растительности и редколесий – по 0.4%.

## ВЫВОДЫ

*Sphagnum wulfianum* в Северной Палеарктике встречается в шести биомах, где наибольшей встречаемости достигает в лесной зоне, а именно – в бореальных лесах.

Анализ географического распространения *Sphagnum wulfianum* показывает, что ареалы *Picea abies*, *P. obovata*, *P. ajanensis* практически полностью совпадают с ареалом *Sphagnum wulfianum*. Неполное, но достаточно сильное совпадение наблюдается и с ареалами *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, что говорит о ценотической приуроченности данного вида к лесам, состоящим из хвойных пород – ели и сосны.

Наиболее широкий спектр биотопов *Sphagnum wulfianum* наблюдается в лесной зоне. В центральных частях ареала чаще всего его биотопами являются ельники и сосняки долгомошные. К северу и югу от лесной зоны *Sphagnum wulfianum* встречается в виде исключения. Излюбленные биотопы на границах ареала и в биомах вне лесной зоны – это преимущественно болота.

Из всех типов растительности типичным для *Sphagnum wulfianum* является лесная. Наиболее часто он произрастает в еловых, сосновых лесах и на болотах. Вне лесной зоны встречается на болотах или сосняках (юг) или в тундрах (север). *Sphagnum wulfianum* имеет невысокую фитоценотическую значимость в сообществах, выступая в качестве ассектатора. Видимо, именно с этим связано то, что он является в растительных сообществах преимущественно спутником ели и сосны, реже – других пород, выступающих в качестве эдификаторов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032500094-5 «Построение концептуальных и математических моделей зональных типов наземных экосистем».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bakalin et al.] Бакалин В.А., Писаренко О.Ю., Черданцева В.Я., Крестов П.В., Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2012. Бриофлора Сахалина. Владивосток. 310 с.
- [Ivchenko] Ивченко Т.Г. 2019. Растительность болот Южно-Уральского региона (в пределах Челябинской области): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 41 с.
- [Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. М. 2003. 608 с.
- [Shimanyuk] Шиманюк А.П. 1974. Дендрология. М. 264 с.
- Daniels R.E., Eddy A. 1990. Handbook of European Sphagna. London. 263 p.
- Erzberger P., Hohn M., Pocs T. 2012. Contribution to the bryoflora of Călimani Mountains in the Eastern Carpathians, Romania, I. — *Acta Biologica Plantarum Agriensis*. 2: 73–95.
- Galka M. 2010. *Sphagnum wulfianum* Girgens in the Suwałki Landscape Park (NE Poland). — *Studia Limologica et Telmatologica*. 4: 51–56.
- Holmen K. 1964. Additions to the *Sphagnum* flora of Greenland. — *The Bryologist*. 67: 458–460. DOI: 10.1639/0007-2745(1964)67[458:ATTSTFO]2.0.CO;2
- Humle L. 1984. A new find of *Sphagnum wulfianum* Girg. in Greenland. — *Lindbergia*. 9: 199–200.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01

Ingerpuu N., Kalda A., Kannukene L., Krall H., Leis M., Vellak K. 1998. Handbook of Estonian bryophytes. Tartu. 239 p.

Ivanov, O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G et al. 2017. The database of the mossflora of Russia. — *Arctoa*. 26(1):1–10. DOI: 10.15298/arctoa.26.01.

Kyrkjeeide M.O., Hassel K., Flatberg K.I., Stenoien H.K. 2012. The rare peat moss *Sphagnum wulfianum* (Sphagnaceae) did not survive the last glacial period in northern European refugia. *American Journal of Botany*. 99: 677–689. DOI: 10.3732/ajb.1100410

Kyrkjeeide M.O., Hassel K., Flatberg K.I., Shaw A.J., Brochmann C., Stenoien H.K. 2016. Long-distance dispersal and barriers shape genetic structure of peatmosses (*Sphagnum*) across the Northern Hemisphere. — *Journal of Biogeography*. 43: 1215–1226. DOI: 10.1111/jbi.12716

Laine J., Flatberg K.I., Harju P., Timonen T., Minkkinen K., Laine A., Tuittila E.-S., Väsander H. 2018. *Sphagnum* mosses. — *The Stars of European Mires*. Helsinki. 326 p.

Lapshina E.D., Muldiyarov E.A. 1998. The Bryophyte flora of the Middle Western Siberia. — *Arctoa*. 7: 25–32. DOI: 10.15298/arctoa.07.04

Li P.J., He S. 1999. Sphagnaceae. In: *Moss Flora of China*, Vol. 1 (eds Gao C, Crosby MR), pp. 58–82. Science Press, Beijing/Missouri Botanical Garden, St Louis. [http://http://www.efloras.org](http://www.efloras.org) (Accessed 23 April 2021).

McQueen C.B., Andrus R.E. 2007. Sphagnaceae. *Flora of North America. Bryophytes: Mosses. Part 1*. N.Y. 45–101.

Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N. et al. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. — *BioScience*. 51(11): 933–938. DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

Vitt D.H., Cao T. 1989. Mosses new to China from Heilongjiang and Jilin provinces. — *Cryptogamie. Bryologie, Lichenologie* 10: 283–287.

## GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF BIOTOPIC PREFERENCES OF *SPHAGNUM WULFIANUM* GIRG. IN THE NORTHERN PALEARCTIC

© 2021 S.Yu. Popov

*Lomonosov Moscow State University*  
*Leninskiye gory Str. 1–12, Moscow, 119234, Russia*  
*e-mail: s\_yu\_popov@rambler.ru*

**Abstract.** *Sphagnum wulfianum* is a widespread circum-boreal species in the Northern Hemisphere. We studied its distribution in the Northern Palearctic by generalizing and combining data from open sources (GBIF, literature data) and herbarium samples from LE, MW, NSK, and MHA into a single database. The database created in this way included 3061 samples. Data from herbarium labels and annotated lists of regional bryofloras are placed on the map of the Northern Palearctic as points in the ArcGIS software. The biotopic distribution and its variability across regions and natural zones are studied. The analysis of geographical distribution shows that out of the total number of samples, 99.3% (3041 samples) were found in the forest zone of the Palearctic, 0.5% (15 samples) – in the tundra zone and 0.2% (5 samples) – in the forest-steppe zone. This suggests that tundra and forest-steppe are atypical biomes for *S. wulfianum*. Typical biotopes that this species prefers are polytrichum-type of pine and



spruce forests, where 49.8% of all samples are recorded, and bogs (17.9%). In bogs, *Sphagnum wulfianum* is found mainly in the peripheral parts of the range, especially in the tundra and forest-steppe. In the European part of the Northern Palearctic, its distribution almost completely coincides with the boundaries of the areas of *Picea abies* and *P. obovata*. Beyond the Urals – in the Asian part, such conjugation is observed only along the southern border of the distribution of spruce trees. Up to the northern border of spruce *Sphagnum wulfianum* doubles in Western Siberia, in Eastern Siberia its records are found much further south.

**Key words:** *Sphagnum wulfianum*, biomes, biotopic distribution, Northern Palearctic, ecoregions.

**Submitted:** 20.05.2021. **Accepted for publication:** 01.06.2021.

**For citation:** Popov S.Yu. 2021. Geographical variability of biotopic preferences of *Sphagnum wulfianum* Girg. in the Northern Palearctic. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 15(2): 71–88. DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-2-71-88

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the scientific project of the state task of the Moscow State University No. 121032500094-5 «Construction of conceptual and mathematical models of zonal types of terrestrial ecosystems».

#### REFERENCES

- Bakalin V.A., Pisarenko O.Yu., Cherdantseva V.Ya., Krestov P.V., Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2012. Bryophytes of Sakhalin. Vladivostok. 310 p. (In Russ.)
- Daniels R.E., Eddy A. 1990. Handbook of European Sphagna. London. 263 p.
- Erzberger P., Hohn M., Pocs T. 2012. Contribution to the bryoflora of Călimani Mountains in the Eastern Carpathians, Romania, I. — *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 2: 73–95.
- Galka M. 2010. *Sphagnum wulfianum* Girgens in the Suwałki Landscape Park (NE Poland). — *Studia Limologica et Telmatologica* 4: 51–56.
- Holmen K. 1964. Additions to the *Sphagnum* flora of Greenland. — *The Bryologist* 67: 458–460. DOI: 10.1639/0007-2745(1964)67[458:ATTSTFO]2.0.CO;2
- Humle L. 1984. A new find of *Sphagnum wulfianum* Girg. in Greenland. — *Lindbergia*. 9: 199–200.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2003. Moss flora of the Middle European Russia. Vol 1. Moscow. 608 p. (In Russ.).
- Ingerpuu N., Kalda A., Kannukene L., Krall H., Leis M., Vellak K. 1998. Handbook of Estonian bryophytes. Tartu. 239 p.
- Ivanov, O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G et al. 2017. The database of the mossflora of Russia. — *Arctoa*. 26(1):1–10. DOI: 10.15298/arctoa.26.01.
- Ivchenko T.G. Vegetation of bogs in the South Ural region (within the Chelyabinsk region): Avtoref. Doct. Diss. St. Peterburg: 41 p. (In Russ.)
- Kyrkjeeide M.O, Hassel K., Flatberg K.I., Shaw A.J., Brochmann C., Stenøien H.K. 2016. Long-distance dispersal and barriers shape genetic structure of peatmosses (*Sphagnum*) across the Northern Hemisphere. — *Journal of Biogeography*. 43: 1215–1226. DOI: 10.1111/jbi.12716

Kyrkjeeide M.O., Hassel K., Flatberg K.I., Stenoien H.K. 2012. The rare peat moss *Sphagnum wulfianum* (Sphagnaceae) did not survive the last glacial period in northern European refugia. — *American Journal of Botany*. 99: 677–689. DOI: 10.3732/ajb.1100410

Laine J., Flatberg K.I., Harju P., Timonen T., Minkkinen K., Laine A., Tuittila E.-S., Vassander H. 2018. *Sphagnum* mosses – The Stars of European Mires. Helsinki. 326 p.

Lapshina E.D., Muldiyarov E.A. 1998. The Bryophyte flora of the Middle Western Siberia. — *Arctoa*. 7: 25–32. DOI: 10.15298/arctoa.07.04

Li P.J., He S. 1999. Sphagnaceae. In: *Moss Flora of China, Vol. 1* (eds Gao C, Crosby MR), pp. 58–82. Science Press, Beijing/Missouri Botanical Garden, St Louis. [http://http://www.efloras.org](http://www.efloras.org) (Accessed 23 April 2021).

McQueen C.B., Andrus R.E. 2007. Sphagnaceae. *Flora of North America. Bryophytes: Mosses. Part 1*. N.Y. 45–101.

Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N. et al. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. — *BioScience* 51(11): 933–938. DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

Shimanyuk A.P. 1974. *Dendrology*. Moscow. 264 p. (In Russ.)

Vitt D.H., Cao T. 1989. Mosses new to China from Heilongjiang and Jilin provinces. — *Cryptogamie. Bryologie, Lichenologie*. 10: 283–287.