

УДК 581.9 (470.3)

**БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ФЛОР ЛЕСНЫХ И БОЛОТНЫХ КОМПЛЕКСОВ
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЗАВИДОВО»***

А.А. Нотов, С.М. Дементьева, А.В. Павлов

Тверской государственной университет

Проведен ботанико-географический анализ флор сосудистых растений, мхов и печеночников лесных и болотных комплексов национального парка «Завидово». Оценен уровень видового богатства флор, выяснена специфика видового состава. Выявлены биоморфологические, эколого-фитоценотические особенности флор, проанализированы спектры географических элементов. Видовое богатство и уровень специфичности флор зависят от соотношения площадей лесных и болотных ценозов, долевого участия разных типов болот. Дифференцирующее значение имеют лесная и болотная группы, гипоарктические и арктобореальные элементы флоры.

Ключевые слова: национальный парк «Завидово», флора, сосудистые растения, мхи, печеночники, ботанико-географический анализ флоры.

Введение. Анализ флоры и растительности заповедников и национальных парков представляет особый интерес. Эти объекты играют большую буферную роль, их экосистемы имеют эталонное значение. Выявление ботанико-географической специфики флоры природных комплексов способствует выяснению механизмов устойчивости экосистем, поиску подходов к их сохранению [3; 11]. Большая часть заповедников и национальных парков России расположена в лесной зоне, особую роль в их растительном покрове играют болотные и лесные фитоценозы. Их функционирование обеспечивает устойчивость биоты. Актуальны специальные исследования флоры и растительного покрова лесных и болотных комплексов.

Удобным модельным объектом для изучения болотных и лесных массивов является национальный парк «Завидово». Значительная площадь территории, неоднородность в геоморфологическом, ландшафтном и флористическом отношениях обусловили разнообразие основных компонентов флоры [7; 10]. Национальный парк «Завидово» является одной из немногих территорий в составе Московской обл., где хорошо сохранились крупные болотные массивы с редкими видами растений и птиц [5; 6; 7]. Разнообразие структуры лесных и болотных комплексов национального парка определяет актуальность их специального флористического анализа.

Материал и методика. Флористические и геоботанические исследования проведены в 2003 – 2010 гг. Детально изучено 5 лесных и болотных массивов: Андрейково и Дудинское болота, Инюха, Ламовское озеро, Пальна (рис. 1). При определении границ учитывали степень

* Работа выполнена при поддержке Гранта Президента РФ № 02.120.11.1385-МК от 28.06.2010.

целостности массивов, их выделенность в геоморфологическом и ландшафтном отношении. Андрейково болото расположено в Московской обл., другие комплексы – в Тверской обл.

Использован маршрутный метод, который сочетался с работой на стационарах. Выявлен видовой состав сосудистых растений и мохообразных модельных комплексов. Отмечены местонахождения редких и индикаторных видов, адвентивных растений.

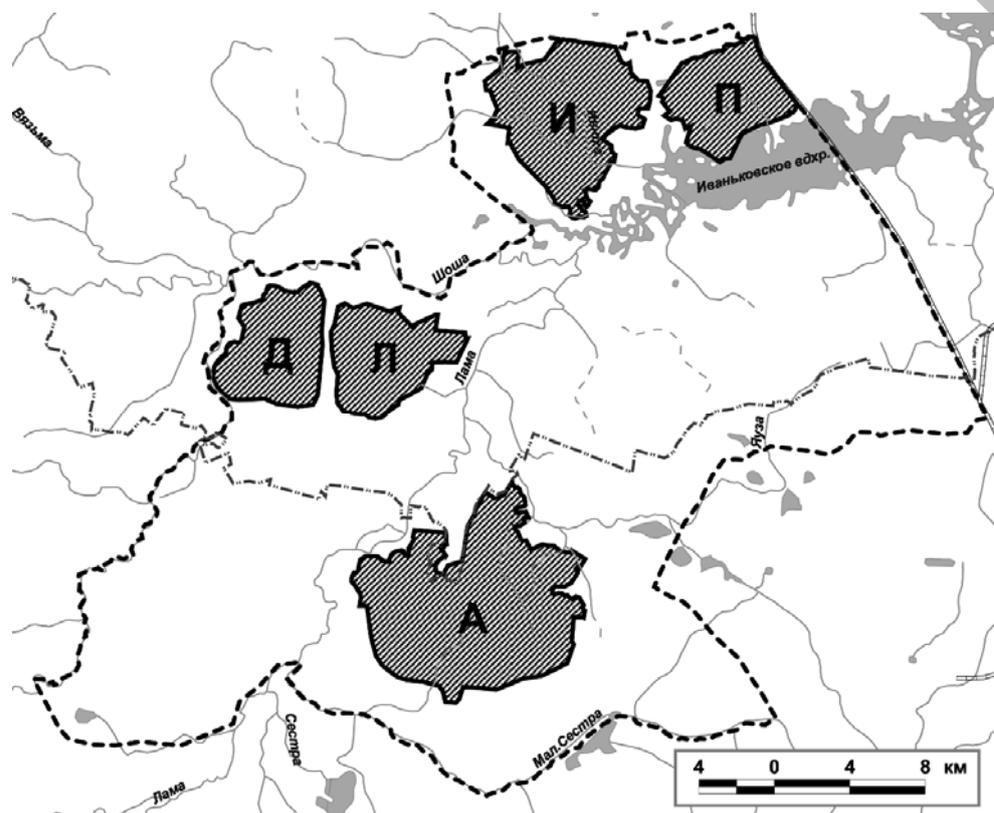


Рис. 1. Модельные природные комплексы:

А – Андрейково, Д – Дудинское болота, Л – Ламовское озеро,
И – Инюха, П – Пальна

Результаты и обсуждение

Общая характеристика модельных комплексов. Модельные комплексы различаются по соотношению площадей лесных и болотных ценозов (рис. 2, табл. 1). В составе Дудинского болота и Ламовского озера преобладают болотные сообщества (рис. 2, табл. 1), а в Андрейковом болоте, Пальне и Инюхе более значительна площадь, занятая лесными фитоценозами. Комплексы различаются по степени ландшафтной однородности и структуре растительного покрова, особенностям гидрологии, соотношению верховых, низинных и переходных болот, уровню и характеру антропогенного

воздействия (рис. 2, табл. 1).

В пределах комплекса Андрейково болото в руслах ручьев встречаются глыбы карбонатных и силикатных пород, а минеротрофные переходные болота нередко являются кальцетрофными. По сравнению с другими комплексами они имеют максимальную относительную площадь и образуют урочище Коротовское болото. Значительная площадь и реликтовый характер этого болотного массива определяют возможность его выделения при ботанико-географическом анализе флоры [9]

Самой высокой относительной площадью олиготрофных верховых болот характеризуется Дудинское болото (рис. 2, табл. 1). Разные типы низинных и переходных болот наиболее полно представлены в комплексе Ламовское озеро.

Таблица 1

Специфика растительного покрова и ландшафтов модельных комплексов

Характеристики	Андрейково болото	Дудинское болото	Инюха	Ламовское озеро	Пальна
Площадь, тыс.га	9,9 (7,9*)	3,3 (2,6)	5,7 (4,5)	3,3 (2,6)	3,2 (2,6)
Антропогенно нарушенные сообщества	0,2 (2**)	0,1 (2)	0,5 (8)	0,1 (3)	0,4 (12)
Болота:					
верховые	3,1 (31**)	2,5 (76)	1,0 (18)	2,2 (66)	0,5 (16)
переходные	0,4 (4**)	1,8 (54)	0,2 (3)	0,6 (18)	0,03 (1)
низинные	1,3 (13**)	0,1 (4)	0,1 (2)	0,3 (9)	0,03 (1)
Леса	1,4 (14**)	0,6 (17)	0,7 (13)	1,3 (39)	0,3 (10)
Гидрология	6,6 (67**)	0,7 (22)	4,2 (74)	1,0 (31)	2,4 (76)
Индивидуальные ландшафты	проточное озеро	озеро	р. Инюха, заливы вдхр.	проточное озеро	р. Пальна, заливы вдхр.
	Рш (Л)	Л	НШ (Рд)	НШ (Л)	Рд (НШ)

Примечание. Индивидуальные ландшафты: Л – Ламский, Рд – Редкинский, НШ – Нижнешошинский, Рш – Решетниковский [по 1; 2]. Вдхр. – водохранилище. Указаны площади в тыс. га, относительная доля от общей площади национального парка (*) и от общей площади комплекса (**) в %.

Разные типы лесных фитоценозов, переходных и низинных болот отмечены в комплексе Инюха. В связи созданием Иваньковского водохранилища вдоль русла р. Инюхи происходит дальнейшее заболачивание территории.

Широкий спектр лесных фитоценозов представлен в комплексе Пальна, встречаются низинные и переходные болота. Часть территории затоплена водами Иваньковского водохранилища, образовались крупные заливы, происходит интенсивное заболачивание. На периферии и в

центральной части массива есть старые залежи и пустоши, зарастающие сенокосы. По восточной границе территории проходит Октябрьская железная дорога.



Рис. 2. Специфика растительного покрова модельных комплексов: А – Андрейково, Д – Дудинское болото, Л – Ламовское озеро, И – Инюха, П – Пальна

Уровень видового богатства и таксономическая структура. Все комплексы характеризуются высоким уровнем видового богатства и флористической репрезентативности (табл. 2), что обусловлено большими размерами их территории, высокой непрерывностью лесных и болотных массивов, относительно низкой степенью нарушенности растительного покрова в их центральной части, особенностями гидрологии.

Таблица 2

Видовое богатство флор модельных комплексов

Компоненты флоры	Коротковское болото	Андрейково болото	Дудинское болото	Инюха	Ламовское озеро	Пальна
Сосудистые растения	222 (42,5)	444 (61,2)	280 (38,6)	452 (62,3)	291 (40,1)	456 (62,8)
Мхи	94 (53,7)	149 (78,0)	109 (57,1)	116 (60,7)	95 (49,7)	137 (71,1)
Печеночники	32 (56,1)	39 (66,1)	31 (52,5)	23 (39,0)	20 (33,9)	35 (59,3)
Всего видов	348	632	420	591	406	628

Примечание. В скобках указана доля от общего числа видов анализируемого компонента флоры парка в %.

Структура таксономических спектров типична для бореальных флор. Специфика проявляется в наличии дифференциальных и кодифференциальных семейств сосудистых растений (*Empetraceae* (Дудинское, Андрейково болота))

и мохообразных (Geocalycaceae, Delavayellaceae (Андрейково болото), Leucobryaceae (Пальна), Мулиaceae (Дудинское, Андрейково болота, Ламовское озеро), Splachnaceae (Дудинское, Андрейково болота)). На некоторых болотах выше относительная роль семейств Ругоlaceae (Андрейково болото), Orchidaceae (Андрейково болото, Пальна), Betulaceae, Cyperaceae, Saxifragaceae (Андрейково болото), у мохообразных Aneuraceae, Sphagnaceae, Scorpidiaceae (Андрейково болото).

Специфика видового состава. Флоры сосудистых растений изученных комплексов достаточно сходны по видовому составу. Индекс Отиаи в интервале 0,74 – 0,93 [9]. Наиболее сходны комплексы Инюха и Пальна (индекс Отиаи 0,93), значительно сходство между Дудинским болотом и Ламовским озером (0,90). В большей степени отличается состав флоры комплексов Пальна и Дудинское болото. Первый содержит преимущественно лесные сообщества, а второй – болотные. Флоры мхов также характеризуются высокой степенью сходства (индекс Отиаи от 0,74 до 0,82). По степени сходства группируются флоры комплексов Дудинское болото, Инюха, Пальна и Андрейково болото. Более обособлено расположены комплексы Ламовское озеро и Дудинское болото, отличающиеся разной соотносительной долей верховых и низинных болот.

Самый большой объем дифференциальных видов отмечен на Андрейковом болоте (22 – сосудистые растения, 16 – мхи, 11 – печеночники). Полно представлен комплекс видов минеротрофных болот [4]. Среди них редкие и исчезающие в Средней России сосудистые растения (*Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Carex paupercula* Michx., *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó, *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Juncus stygius* L., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Saxifraga hirculus* L.), мхи (*Cinclidium stygium* Sw., *Dicranum bergeri* Blandow, *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Pseudocalliergon trifarium* (F. Weber et D. Mohr) Loeske) и печеночники (*Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees, *Leicolea rutheana* (Limpr.) Müll. Frib., *Orthocaulis kunzeanus* (Huebener) H. Buch, *Riccardia chamedryfolia* (With.) Grolle) [8]. Многие местонахождения являются единственными на территории Московской обл.

Значительное число дифференциальных видов отмечено в комплексе Пальна (19 – сосудистые растения, 11 – мхи, 9 – печеночники). Состав их гетерогенен, представлены растения разных эколого-фитоценологических и флорогенетических групп. К группе редких видов можно отнести *Alchemilla psiloneura* Juz., *Equisetum variegatum* Schleich. ex Weber et Mohr, *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Petasites frigidus* (L.) Cass., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. et Taylor, *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr., *Frullania dilatata* (L.) Dumort., *Nardia insecta* Lindb., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe.

В комплексе Инюха число дифференциальных видов меньше (10 – сосудистые растения, 4 – мхи). Среди них нет редких в Средней России видов, представлены растения разных флорогенетических групп. К группе более редких видов можно отнести *Carex atherodes* Spreng., *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm.

Еще ниже уровень специфичности флоры в комплексах Дудинское болото и Ламовское озеро (2 – сосудистые растения, 4 – печеночники в

Дудинском болоте и по одному виду сосудистых растений и печеночников на Ламовском озере). Однако среди дифференциальных видов Дудинского болота есть редкие печеночники (*Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort., *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle).

В целом более высоким уровнем специфичности видового состава характеризуются флоры лесоболотных комплексов. Более гетерогенен состав дифференциальных компонентов лесных массивов. Дифференциальные виды болотных комплексов более однородны с эколого-фитоценотической точки зрения, представляют редкие гипоарктические и арктобореальные виды.

Биоморфологические и эколого-фитоценотические особенности. Общая структура биоморфологических спектров, построенных на основе системы жизненных форм Х. Раункиера, сходна (табл. 3). Дифференцирующее значение имеют фракции хамефитов, нанофанерофитов, гелофитов, терофитов. Их разное доленое участие приводит к изменению относительного объема гемикриптофитов. Различия в доленом участии менее значимых по объему групп обусловлены разной встречаемостью некоторых редких представителей хамефитов, нанофанерофитов и гелофитов в болотных и лесных комплексах [7].

Таблица 3
Биоморфологическая характеристика флор модельных комплексов национального парка «Завидово»

Группы	Коротовское болото	Ламовское озеро	Дудинское болото	Андрейково болото	Пальна	Инюха
Ch	24 (10,8)	23 (7,9)	25 (8,9)	37 (8,3)	29 (6,4)	31 (6,9)
G	28 (12,6)	30 (10,3)	29 (10,4)	44 (9,9)	45 (9,9)	38 (8,4)
H	115 (51,8)	159 (54,6)	152 (54,3)	252 (56,8)	266 (58,3)	261 (57,7)
HH	21 (9,5)	37 (12,7)	31 (11,1)	43 (9,7)	46 (10,1)	47 (10,4)
N	17 (7,7)	19 (6,5)	19 (6,8)	25 (5,6)	26 (5,7)	24 (5,3)
MM	11 (5,0)	12 (4,1)	13 (4,6)	15 (3,4)	14 (3,1)	16 (3,5)
Th	6 (2,7)	11 (3,8)	11 (3,9)	28 (6,3)	30 (6,6)	35 (7,7)
Итого	222	291	280	444	456	452

Примечание. Ch – хамефиты, G – геофиты (криптофиты), H – гемикриптофиты, HH – гелофиты, N – нанофанерофиты, MM – фанерофиты, Th – терофиты. В скобках указана доля от общего числа видов в %.

На Ламовском озере по сравнению с Коротовским и Дудинским болотами отмечено меньше хамефитов и больше гелофитов. Сфагновые сосняки Ламовского озера характеризуются более бедным видовым составом кустарничков-хамефитов, редкие виды которых представлены на Дудинском и Коротовском болотах. Среди них *Empetrum nigrum* L., *Betula nana* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. На Коротовском болоте отмечена также *Pyrola media* Swartz. Более широкому распространению гелофитов способствовала сильно оводненная центральная часть Ламовского озера, где

преобладают евтрофные и мезотрофные ассоциации. На Ламовском озере зарегистрированы некоторые редкие гелофиты (например, *Potamogeton alpinus* Balb.). На Коротовском болоте и Ламовском озере отмечены некоторые общие редкие нанофанерофиты, отсутствующие на Дудинском болоте. Среди них *Salix phylicifolia* L., *S. myrtilloides* Salisb., *Betula humilis* Schrank, *Rubus nessensis* W. Hall.

Появление практически всех терофитов в лесных и болотных комплексах связано с нарушением отдельных фрагментов сообществ, вызванных деятельностью человека. Доля терофитов более значительна на Андрейковом болоте, Инюхе и Пальне. Во второй половине XX в. на периферии массивов Инюха и Пальна были участки с сельскохозяйственными угодьями (сенокосы, посевы ржи и ячменя). В настоящее время на месте посевов сформировались зарастающие залежи разного возраста. Вдоль дорог и в окрестностях дер. Дмитрово также есть участки с нарушенным травяным покровом. На Андрейковом болоте такие участки можно наблюдать около хуторов и подкормочных площадок, на местах, поврежденных пожаром. Разный объем группы терофитов в некоторой степени свидетельствует об уровне нарушенности растительного покрова на периферийных участках комплексов.

Биоморфологические группы мохообразных сильно отличаются от групп сосудистых растений. Их сопряженный анализ невозможен. Различия спектров определяются разным долевым участием биоморфологических групп характерных для эпифитных видов. Среди них коврики, подушечки. Специфика спектров в большей степени зависит от роли отдельных древесных пород, характеризующихся разным объемом эпифитной фракции.

Таким образом, различия в биоморфологических спектрах флор сосудистых растений болотных и лесных массивов национального парка «Завидово» обусловлены спецификой растительного покрова, разной степенью полноты комплексов видов олиготрофных и минеротрофных болот. Дифференцирующую роль играют редкие для национального парка хамефиты олиготрофных сфагновых болот, гелофиты и нанофанерофиты евтрофных низинных и переходных болот.

Анализируя эколого-фитоценотические особенности флор болотных и лесных комплексов необходимо определить соотносительную роль в спектрах лесных и болотных видов, оценить доленое участие групп, не связанных с лесными и болотными ценозами. Эколого-фитоценотическая амплитуда многих видов достаточно широка, поэтому целесообразно выяснение положения оптимума, частоты встречаемости в типичных лесных и болотных сообществах. В связи с тем, что в составе каждого изученного комплекса есть болотные фитоценозы, а их участие определяет структуру массива в целом, объединение видов в эколого-фитоценотические группы произведено в зависимости от частоты встречаемости видов в болотных ассоциациях (табл. 4, рис. 3). Выделена также промежуточная болотно-лесная группа, которая в совокупности с болотной отражает участие видов, приуроченных к болотным массивам. Проведен сопряженный анализ флор сосудистых растений и мохообразных, который позволил выявить эколого-фитоценотическую

специфику разных компонентов флоры.

Во флорах сосудистых растений доля лесных видов в комплексах варьирует незначительно (от 23,4 до 32,7%) (табл. 4). Минимальное доленое участие этой группы отмечено на Коротовском болоте, которое достаточно четко обособлено и удалено от периферии основного комплекса (Андрейково болото). Дифференцирующее значение имеет группа болотных и болотно-лесных видов. В совокупности они объединяют от 32,5 до 64,8%. По мере увеличения относительного участия болотных ценозов в комплексах роль этой группы в спектрах возрастает: Инюха – 31,6%, Пальна – 32,5%, Андрейково болото – 38,0%, Дудинское болото – 47,1%, Ламовское озеро – 48,8%, Коротовское болото – 64,8%.

Таблица 4

Эколого-фитоценотическая характеристика флор сосудистых растений модельных комплексов национального парка «Завидово»

Группа	Коротовское болото	Андрейково болото	Дудинское болото	Инюха	Ламовское озеро	Пальна
Болотные и лугово-болотные	96 (43,2)	109 (24,5)	81 (28,9)	90 (19,9)	90 (30,9)	91 (20,0)
Болотно-лесные	48 (21,6)	60 (13,5)	53 (18,2)	53 (11,7)	52 (17,9)	57 (12,5)
Лесные и опушечные	52 (23,4)	145 (32,7)	85 (30,4)	142 (31,4)	85 (29,2)	132 (28,9)
Водные и прибрежно-водные	18 (8,1)	48 (10,8)	31 (11,1)	56 (12,4)	36 (12,3)	58 (12,7)
Луговые	5 (2,3)	71 (16,0)	22 (7,9)	98 (21,7)	20 (6,9)	104 (22,8)
Сорные и виды нарушенных местообитаний	3 (1,4)	11 (2,5)	8 (2,9)	13 (2,9)	8 (2,7)	14 (3,1)

Примечание. В скобках указана доля от общего числа видов комплекса в %.

Специфику эколого-фитоценотических спектров определяют также группы, не связанные с лесными и болотными ценозами. Среди них луговые и сорные растения. Виды из этих групп распространены преимущественно на периферии лесных и болотных комплексов. Луговые виды встречаются на опушках и полянах, сорные – на залежах, вдоль дорог и в местообитаниях с нарушенным травяным покровом. Более значительно участие этих групп в комплексах с преобладанием лесных ценозов. На Инюхе луговые растения объединяют 21,7% видов, а на Пальне – 22,8% (табл. 4). Часть луговых видов приурочена к сообществам, расположенным по берегам р. Инюхи. Доля сорных растений и видов нарушенных местообитаний варьирует от 1,4 до 3,1%. Появлению некоторых из них способствовали мероприятия по мелиорации. На территории каждого из изученных комплексов есть мелиорационные каналы. Долевое участие водных и прибрежно-водных видов варьирует незначительно (от 8,1 до 12,7%). Оно выше на Инюхе и Пальне (табл. 4) благодаря внедрению в лесные и болотные комплексы заливов

Иваньковского водохранилища.

Таблица 5

Эколого-фитоценотическая характеристика флор печеночников и мхов модельных комплексов национального парка «Завидово»

Группа	Коротовское болото		Андрейково болото		Дудинское болото		Инюха		Ламовское озеро		Пальна	
	мхи	печ	мхи	печ	мхи	печ	мхи	печ	мхи	печ	мхи	печ
Болотные	32 (34,0)	12 (37,5)	38 (25,5)	12 (30,8)	22 (20,2)	7 (22,6)	18 (15,5)	2 (8,7)	22 (23,2)	4 (20,0)	23 (16,8)	1 (2,9)
Болотно-лесные	29 (30,9)	16 (50,0)	32 (21,5)	17 (43,6)	30 (27,5)	14 (45,2)	28 (24,1)	11 (47,8)	29 (30,5)	11 (55,0)	32 (23,4)	16 (45,7)
Лесные	26 (27,7)	2 (6,3)	56 (37,6)	5 (12,8)	40 (36,7)	7 (22,6)	46 (39,7)	6 (26,1)	36 (37,9)	–	56 (40,9)	9 (25,7)
Водные	3 (3,2)	–	4 (2,7)	2 (5,1)	4 (3,7)	–	4 (3,5)	1 (4,3)	4 (4,2)	2 (10,0)	4 (2,9)	2 (5,7)
Обнаженных субстратов	4 (4,3)	2 (6,3)	13 (8,7)	2 (5,1)	13 (11,9)	3 (9,7)	16 (13,8)	3 (13,0)	4 (4,2)	3 (15,0)	19 (13,9)	7 (20,0)
Петрофитные петрофитно-ключевые	–	–	6 (4,0)	1 (2,6)	–	–	4 (3,4)	–	–	–	3 (2,2)	–

Примечание. В скобках указана доля от общего числа видов модельного комплекса в %; печ – печеночники.

Эколого-фитоценотическая специфика флор мхов и печеночников по сравнению с флорами сосудистых растений выше благодаря большей относительной доли в спектрах болотной и болотно-лесной групп (табл. 5, рис. 3). Во флорах мхов долевое участие этой группы варьирует от 39,6 до 64,9%. Доля лесных видов во флорах мхов также выше по сравнению с флорами сосудистых растений (от 27,7 до 37,9%) (рис. 3). В спектрах у мхов не представлена луговая группа. Большинство видов, которые приурочены к определенным типам сообществ, являются лесными или болотными. «Ценозофобные» виды встречаются на различных зарастающих обнажениях субстратов в разных фитоценозах. Они объединены в группу видов обнаженных субстратов. Долевое участие этой группы выше в пределах лесных комплексов. На Пальне и Инюхе она объединяет более 13% (табл. 5). Наличие на территории некоторых комплексов ручьев с каменистым дном и каменистых субстратов (отдельные валуны, фундаменты старых построек) обусловило распространение видов петрофитной и петрофитно-ключевой группы (табл. 5, рис. 3). Она представлена на Андрейковом болоте, Пальне и Инюхе. Например, в лесных ручьях на Андрейковом болоте найдены *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Fissidens exiguus* Sull., а на гранитных валунах на Пальне и Инюхе – *Grimmia muehlenbeckii* Schimp.

Спектры флор печеночников отличаются меньшей относительной долей лесных и большей долей болотных и болотно-лесных видов. Доля лесных видов варьирует от 6,3 до 26,1%, а болотных и болотно-лесных – от 48,6 до 87,5%. Практически не выражена петрофитно-ключевая группа. К ней можно отнести только *Conocephalum conicum* (L.) Dumort.

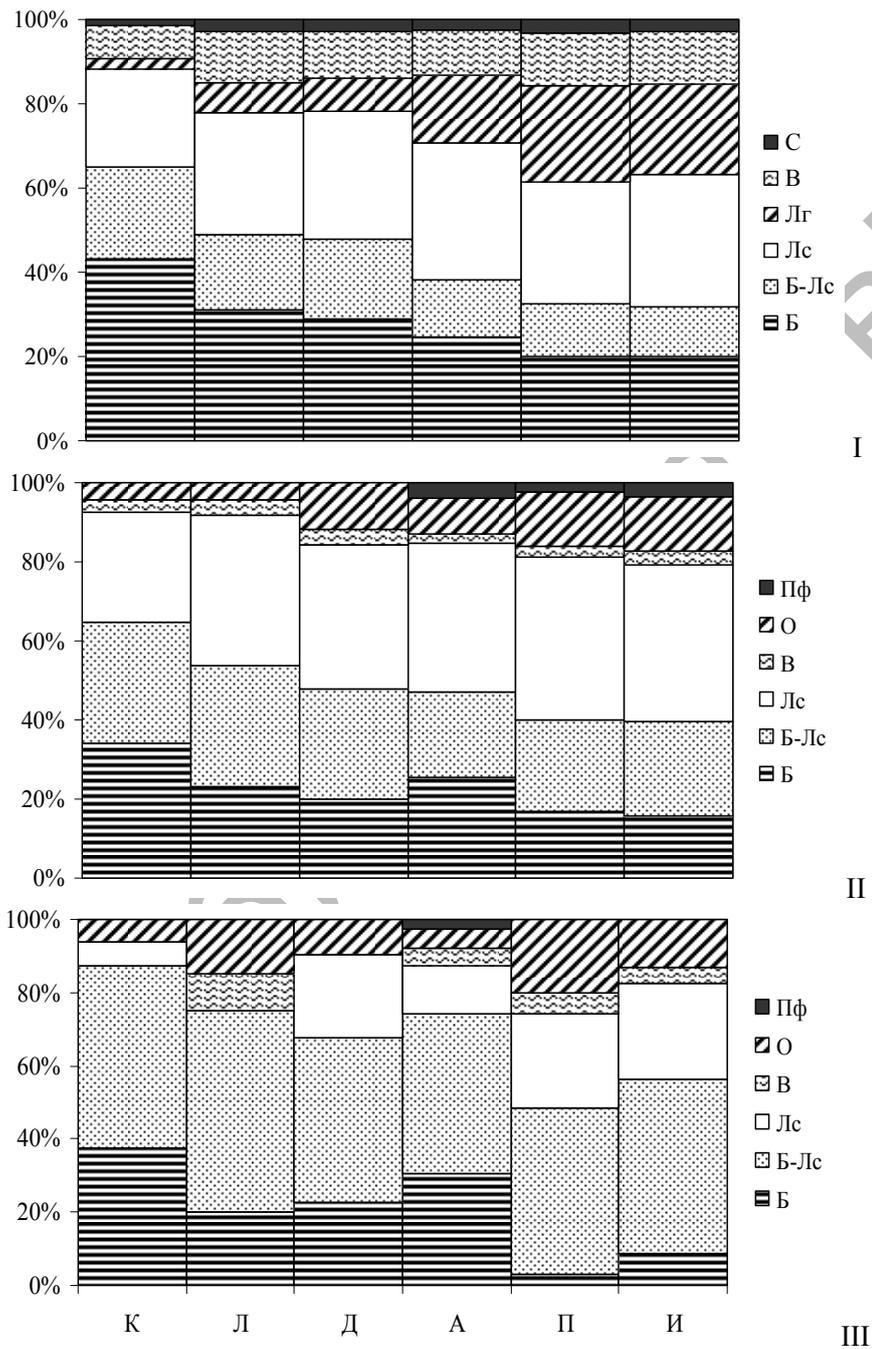


Рис. 3. Эколого-фитоценотические спектры флор модельных комплексов:
 I – сосудистые растения, II – мхи, III – печеночники;
 Б – болотные, Б-Лс – болотно-лесные, Лс – лесные и опушечные, Лг – луговые,
 В – водные и прибрежно-водные, С – сорные, О – виды обнаженных субстратов,
 Пф – петрофитные и петрофитно-ключевые;
 прочие обозначения такие же, как на рис. 2

Таким образом, структура эколого-фитоценологических спектров флор сосудистых растений, мхов и печеночников свидетельствует о большей роли лесных сообществ в составе комплексов Пальна, Инюха, в меньшей степени Андрейково болото. Болотные фитоценозы преобладают на Коротовском, Дудинском болотах и Ламовском озере. Компоненты, более характерные для других сообществ, полнее представлены в составе лесных комплексов.

Спектры географических элементов. Относительная доля гипоарктических и арктобореальных видов выше в составе природных комплексов с преобладанием верховых и переходных болот (рис. 4). Эта группа объединяет на Андрейковом болоте 5,2% видов сосудистых растений, 12,8% мхов (табл. 6, 7). Андрейково болото отличается от других комплексов максимальной площадью минеротрофных переходных болот. Особенно широкое распространение они получили на Коротовском болоте, для которого доля гипоарктических сосудистых растений достигает 9%, а мхов – 19,1%. В пределах этого массива отмечена самая высокая полнота комплекса сосудистых растений и мхов минеротрофных болот, что обусловлено также, по-видимому, приуроченностью центральной части болота к понижению коренного рельефа, сложенного известняками карбона, значительным возрастом болотного массива. В пределах центральной части болота многие участки являются проточными и кальцетрофными. Радиоуглеродные датировки проб свидетельствуют о том, что возраст этого массива превышает 9000 лет [9]. Большая полнота комплекса минеротрофных гипоарктических видов сочетается с достаточно высокой фитоценологической ролью некоторых редких в Средней России видов (*Baeothryon alpinum*, *Carex paupercula*, *Scorpidium cossonii* (Schimp.) Hedenäs, *Cinclidium stygium*, *Campylium protensum* (Brid.) Kindb.). Отмеченные выше характеристики свидетельствуют о реликтовости болотного массива.

В пределах других комплексов доля гипоарктических видов у сосудистых растений варьирует от 2 (Инюха) до 9% (Коротовское болото) (табл. 6). У мхов – от 2,6 (Инюха) до 19,1% (Коротовское болото) (табл. 7). В этих комплексах доля минеротрофных переходных болот значительно ниже.

У сосудистых растений существенный вклад в гипоарктическую группу вносят приуроченные к верховым болотам виды (*Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Empetrum nigrum*). У мхов более заметно участие минеротрофной группы. В этой связи второе место после Андрейкова болота по относительной доле гипоарктической фракции во флорах сосудистых растений занимает Дудинское болото, а во флорах мхов – Ламовское озеро (табл. 6, 7). На низинных болотах специфических гипоарктических сосудистых растений очень мало (например, *Petasites frigidus*).

Виды гипоарктической группы приурочены к разным ассоциациям и микрошишам. Некоторые сосудистые растения и мохообразные встречаются только в сфагновых ассоциациях (*Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle, *Calypogeia sphagnicola*, *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort.). Большинство представителей северной фракции входит в состав ассоциаций мезотрофной болотной растительности. Широкое распространение минеротрофных осоково-гипново-сфагновых участков на Андрейковом болоте

обусловило значительную полноту спектра редких северных видов. На нем отмечены исчезнувшие во многих районах Средней России растения (*Saxifraga hirculus*, *Liparis loeselii*, *Hammarbya paludosa*, *Juncus stygius*). Мохообразные минеротрофной группы более устойчивы на оводненных участках с несомкнутым травяным ярусом (просеки, тропы).

Таблица 6

Географическая характеристика флоры сосудистых растений модельных комплексов национального парка «Завидово»

Группа	Коротовское болото	Ламовское озеро	Дудинское болото	Андрейково болото	Пальна	Инюха
ГА	20 (9,0)	9 (3,1)	10 (3,6)	23 (5,2)	10 (2,2)	9 (2,0)
Б	158 (71,2)	207 (71,1)	197 (70,4)	288 (64,9)	295 (64,7)	286 (63,3)
Б-Н	10 (4,5)	13 (4,5)	13 (4,6)	20 (4,5)	20 (4,4)	21 (4,6)
Н	3 (1,4)	11 (3,8)	12 (4,3)	28 (6,3)	25 (5,5)	28 (6,2)
ПЗ	31 (14,0)	51 (17,5)	48 (17,1)	76 (17,1)	96 (21,1)	95 (21,0)
ЛС	0	0	0	9 (2,0)	10 (2,2)	13 (2,9)
Итого	222	291	280	444	456	452

Примечание. ГА – гипоарктические, Б – бореальные, Б-Н – бореально-неморальные, Н – неморальные, ПЗ – плуризональные и космополиты, ЛС – лесостепные. В скобках указана доля от общего числа видов в %.

По сравнению с сосудистыми растениями и мхами в спектрах печеночников относительная доля арктобореальных видов выше (табл. 8, рис. 4). Флористические спектры разных комплексов более сходны. При этом более значимые различия по уровню видового богатства в некоторых случаях определяют достаточно высокое относительное участие при меньшем числе видов, например в комплексах Пальна и Инюха (табл. 8). Специфическими представителями печеночников, более широко распространенных в северных регионах, являются *Ptilidium ciliare* (Пальна), *Leiocolea rutheana*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske (Коротовское болото), *Kurzia pauciflora* (Дудинское болото).

Относительная роль неморальной и бореально-неморальной групп в спектрах географических элементов в разных модельных комплексах сопоставима (табл. 6 – 8, рис. 4). Распространение видов этой группы обусловлено встречаемостью в составе каждого комплекса фрагментов коренных ельников и производных осинников со старовозрастными экземплярами осин. Состав сосудистых растений, мхов и печеночников этой группы географических элементов достаточно сходен в изученных массивах. При сходном видовом составе неморальной и бореально-неморальной группы, роль и характер распространения ее представителей в комплексах различны.

В болотных комплексах многие виды этой группы встречаются спорадически на периферии массивов. В лесных комплексах неморальные и бореально-неморальные виды распространены более равномерно и играют большую фитоценотическую роль. Более специфичен состав мхов и печеночников. Характер их распространения определяется площадью и степенью сохранности старовозрастных осинников. В этих сообществах комплекс неморальных базифильных эпифитов богаче, чем в лесных ценозах с

участием широколиственных древесных пород. Дифференциальными и кодифференциальными неморальными видами являются *Anomodon viticulosus*, *A. longifolius*, *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr., *Frullania dilatata*, *Ulotia crispa* (Hedw.) Brid., *Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp. Практически все находки этих видов сделаны на коре старых осин. Различия по общему уровню видового богатства у печеночников определяют более выраженные различия в объеме неморальной и бореально-неморальной групп.

Таблица 7

Географическая характеристика флоры мхов модельных комплексов национального парка «Завидово»

Группа	Коротовское болото	Ламовское озеро	Дудинское болото	Андрейково болото	Пальна	Инюха
А-Б	18 (19,1)	8 (8,4)	9 (8,3)	19 (12,8)	7 (5,1)	3 (2,6)
Б	52 (55,3)	59 (62,1)	63 (57,8)	77 (51,7)	79 (57,7)	68 (58,6)
Б-Н	10 (10,6)	10 (10,5)	12 (11,0)	16 (10,7)	13 (9,5)	9 (7,8)
Н	6 (6,4)	9 (9,5)	12 (11,0)	19 (12,8)	21 (15,3)	19 (16,4)
ПЗ	8 (8,5)	9 (9,5)	13 (11,9)	17 (11,4)	16 (11,7)	16 (13,8)
Ар	0	0	0	1 (0,7)	1 (0,7)	1 (0,9)
Итого	94	95	109	149	137	116

Примечание. А-Б – арктобореальные, Б – бореальные, Б-Н – бореально-неморальные, Н – неморальные, ПЗ – плюризональные и космополиты, Ар – аридные. В скобках указана доля от общего числа видов в %.

Таблица 8

Географическая характеристика флоры печеночников модельных комплексов национального парка «Завидово»

Группа	Коротовское болото	Ламовское озеро	Дудинское болото	Андрейково болото	Пальна	Инюха
А-Б	5 (15,6)	2 (10,0)	3 (9,7)	5 (12,8)	4 (11,4)	3 (13,0)
Б	12 (37,5)	8 (40,0)	13 (41,9)	15 (38,5)	9 (25,7)	9 (39,1)
Б-Н	4 (12,5)	3 (15,0)	4 (12,9)	5 (12,8)	6 (17,1)	4 (17,4)
Н	4 (12,5)	–	3 (9,7)	5 (12,8)	3 (8,6)	2 (8,7)
ПЗ	7 (21,9)	7 (35,0)	8 (25,8)	9 (23,1)	13 (37,1)	5 (21,7)
Итого	32	20	31	39	35	23

Примечание. Условные обозначения такие же, как в табл. 7.

Дифференцирующее значение во флорах сосудистых растений имеет лесостепная группа видов. Встречаемость видов этой группы в комплексах Андрейково болото, Инюха и Пальна обусловлена сохранением некоторых фрагментов местообитаний, приуроченных к склонам коренных берегов рек, и антропогенным воздействием на природные комплексы.

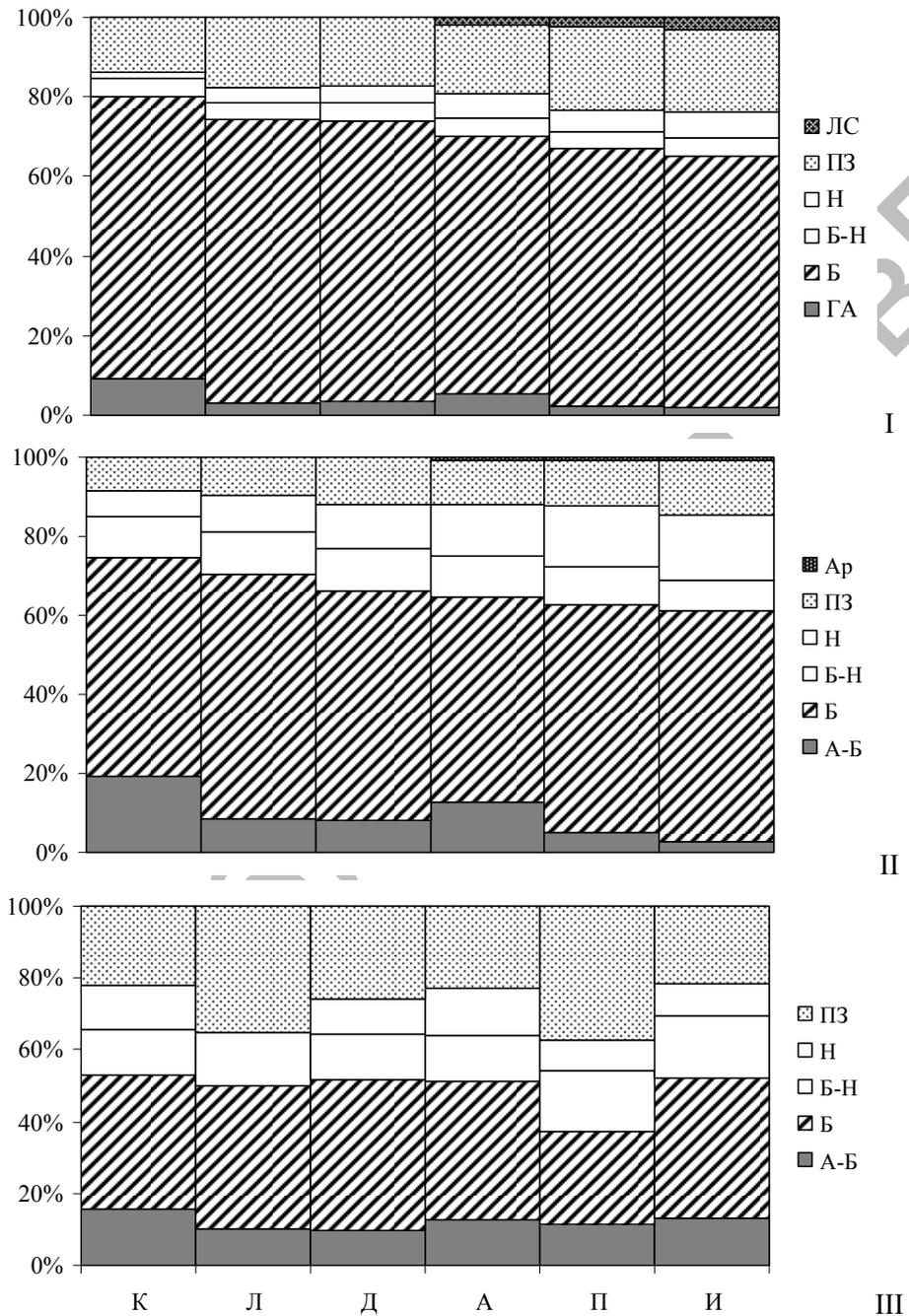


Рис. 4. Географические спектры флор болотных и лесных комплексов:
 I – сосудистые растения, II – мхи, III – печеночники;

ГА – гипоарктические, Б – бореальные, Б-Н – бореально-неморальные,
 Н – неморальные, ПЗ – пльоризональные и космополиты, ЛС – лесостепные,
 А-Б – арктобореальные, Ар – аридные;
 прочие обозначения такие же, как на рис. 3

До создания Иваньковского водохранилища по берегам рек Шоши и Инюхи, по-видимому, были распространены сообщества с участием некоторых лесостепных растений. В настоящее время в окрестностях дер. Дмитрово сохранились фрагменты сухих песчаных лишайниково-моховых пустошей, которые граничат с производными сосняками и березняками. Лесостепные растения встречались, по-видимому, и на левом берегу р. Шоши, в месте впадения в нее р. Пальны. Большая часть долины Пальны оказалась под водами водохранилища. На более высоких участках ее левого берега, на пустошах в луговых ассоциациях вдоль лесных опушек отмечена *Silene tatarica* (L.) Pers. Большая часть представителей лесостепной группы видов зарегистрирована в местообитаниях с нарушенным растительным покровом на периферии модельных комплексов. Аридные виды мхов (*Barbula convoluta* Hedw.) приурочены к зарастающим обнажениям субстратов в окрестностях бывших населенных пунктов.

В спектрах географических элементов выявляются некоторые различия в соотношении плюризональной и бореальной групп (табл. 6 – 8, рис. 4). Относительный объем бореальной группы несколько уменьшается при увеличении роли гипоарктических видов и доли плюризональных элементов (рис. 4). Объем плюризональной группы выше в комплексах, включающих преимущественно лесные фитоценозы и испытывающих более выраженное антропогенное воздействие. Относительная доля плюризональной группы у сосудистых растений и мохообразных выше в комплексах Инюха и Пальна (рис. 4). У печеночников в связи с различиями по общему уровню видового богатства доля плюризональных видов больше в комплексах с менее богатой флорой (Ламовское озеро, Пальна).

Таким образом, большее дифференциальное значение в спектрах географических элементов флор имеет гипоарктическая и арктобореальная группа. В комплексах с более широким распространением болотных массивов роль этой группы выше. У сосудистых растений многие ее представители встречаются на верховых сфагновых болотах, у мхов более богат видовой состав комплекса минеротрофных переходных болот. Максимальная доля гипоарктических и арктобореальных видов сосудистых растений и мхов отмечена во флористических спектрах реликтового Коротовского болота, приуроченного к понижению коренного рельефа, сложенного известняками карбона. При сопоставимой общей доли неморальных и бореально-неморальных видов характер их распространения в изученных комплексах отличается. Большую фитоценологическую роль они играют в лесных массивах. Наиболее богат и разнообразен комплекс неморальных видов мхов в хорошо сохранившихся сырых старовозрастных осинниках. Группа лесостепных и аридных видов представлена только в лесных комплексах и приурочена к местообитаниям с нарушенным растительным покровом.

Заключение. В изученных лесных и болотных комплексах национального парка «Завидово» отмечено 522 вида сосудистых растений, 175 видов мхов, 58 печеночников. Выявлен высокий уровень видового богатства флор сосудистых растений (от 291 до 456 видов) и мохообразных (от 115 до 188 видов) модельных комплексов. Специфичность и высокая

репрезентативность флор обусловлены значительными размерами территории парка, непрерывностью массивов, относительно низким уровнем нарушенности растительного покрова, особенностями гидрологии.

Группы флор сосудистых растений лесных и болотных комплексов отличаются по видовому составу. В пределах этих групп видовой состав сходен. Флоры мхов имеют сопоставимую степень сходства видового состава, более обособлены флоры Ламовского озера и Дудинского болота. Более гетерогенен состав дифференциальных компонентов лесных массивов. Дифференциальные виды болотных комплексов по сравнению с лесными более однородны с эколого-фитоценотической и географической точек зрения и представляют редкие гипоарктические и арктобореальные виды.

В биоморфологических спектрах флор сосудистых растений комплексов, включающих крупные массивы олиготрофных сфагновых болот, выше доля хамефитов (до 10,8%) и нанофанерофитов (до 7,7%), ниже участие гелофитов (до 9,5%). Значительное участие гелофитов (до 12,7%) отмечено в лесных массивах и комплексах с преобладанием низинных евтрофных болот, приуроченных к заливам и плесам.

Более однородны эколого-фитоценотические спектры флор болотных комплексов. В составе лесных комплексов полнее представлены группы, характерные для других сообществ. Разное относительное участие болотных и лесных видов выявлено в эколого-фитоценотических спектрах флор болотных и лесных комплексов не только для сосудистых растений, но и для мхов и печеночников.

В комплексах с преобладанием болотных массивов повышается роль гипоарктической и арктобореальной группы видов. У сосудистых растений ее представители чаще встречаются на верховых сфагновых болотах, у мхов многие из них приурочены к минеротрофным болотам. Максимальная доля гипоарктических и арктобореальных видов сосудистых растений (9%) и мохообразных (19,1% для мхов и 15,6% для печеночников) и более значительная их фитоценотическая роль отмечены для реликтового Коротовского болота, характеризующегося значительной площадью минеротрофных переходных болот.

При сопоставимой общей доли неморальных и бореально-неморальных видов характер их распространения зависит от соотношения в составе комплекса болотных и лесных сообществ, типов лесных фитоценозов. Существенно увеличивается фитоценотическая роль этой группы в хорошо сохранившихся сырых старовозрастных осинниках. Лесостепные и аридные виды отмечены только в лесных комплексах в местообитаниях с нарушенным растительным покровом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анненская Г. Н., Жучкова В. К., Калинина В. Р., Мамай И. И., Низовцев В. А., Хрусталева М. А., Цесельчук Ю. Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск, 1997.
2. Дорофеев А. А. Опыт картографирования индивидуальных ландшафтов

- Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. География и геоэкология. 2004. Вып. 1, №1(3). С. 34 – 43.
3. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Введение // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. С. 7 – 8.
 4. Игнатов М.С. О некоторых особенностях распространения редких видов растений севера и запада Московской области // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Материалы III рабочего совещания по сравнительной флористике, Кунгур, 1988 г. СПб., 1994. С. 169 – 179.
 5. Николаев В.И. Птицы болотных ландшафтов национального парка «Завидово» и Верхневолжья. Тверь, 1998.
 6. Нотов А.А. Уникальные природные комплексы национального парка «Завидово» // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929 – 2009 гг.). Вып. VII: Юбилейные науч. чтения. М., 2009. С. 173 – 207.
 7. Нотов А.А. Национальный парк «Завидово»: Сосудистые растения, мохообразные, лишайники. М., 2010.
 8. Нотов А.А., Игнатова Е.А., Игнатов М.С. Новые и редкие для Московской области виды мохообразных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 3. С. 73 – 74.
 9. Павлов А.В. Флора лесных и болотных комплексов национального парка «Завидово»: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2010.
 10. Фертиков В.И. Национальный парк «Завидово». М., 1998.
 11. Ханина Л.Г., Заугольнова Л.Б., Смирнов В.Э., Глухова Е.М. Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповедников // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. Разд. 2.2. С. 30 – 45.

**PHYTOGEOGRAPHICAL CHARACTERISTICS OF FLORA
FOREST AND SWAMP COMPLEXES
OF NATIONAL PARK «ZAVIDOVO»**

A.A. Notov, S.M. Dementieva, A.V. Pavlov

Tver State University

A phytogeographical analysis of the floras of vascular plants, mosses and liverworts of forest and swamp complexes national park Zavidovo. Estimated level of species richness of flora, clarified specific species composition. Identified biomorphological, ecological phytocoenotic features of the floras, analyzed spectra of geographical elements. Species richness and the level of specificity floras depend on the ratio of areas of forest and swamp coenoses, the equity of different types of wetlands. Differentiating importance of forest and swamp, hypoarctic and arctic-boreal elements of the flora.

Key words: national park «Zavidovo», flora, vascular plants, mosses, liverworts, phytogeographical analysis of flora.