

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт лесоведения Российской академии наук  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

*На правах рукописи*



Филиппов Дмитрий Андреевич

## **Структура и системная организация гидробиоценозов болот**

1.5.15. Экология

Диссертация на соискание учёной степени доктора  
биологических наук

Научный консультант –  
доктор биологических наук, профессор  
Александр Витальевич Крылов

Борок – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. БОЛОТА И ИХ ГИДРОГРАФИЧЕСКАЯ СЕТЬ КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ ....	14
1.1. Разнообразие водных объектов болот (понятия и термины) .....	14
1.1.1. Болото как водный объект .....	14
1.1.2. Водные объекты болот.....	18
1.2. Биоэкологические изыскания на водных объектах болотных экосистем.....	34
1.2.1. История и современное состояние .....	34
1.2.2. Гидробиология болот как научное направление .....	58
Заключение по главе 1 .....	61
Глава 2. ТЕРРИТОРИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	64
2.1. Региональные особенности и типология болот .....	64
2.1.1. Образование болот как фактор типологии водных объектов .....	64
2.1.2. Пространственное распределение болот.....	66
2.1.3. Типология болот .....	72
2.1.4. Болотное районирование .....	83
2.2. Методы, методики и программа исследований.....	88
2.3. Объём материала .....	104
Заключение по главе 2 .....	110
Глава 3. СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ БОЛОТ.....	112
3.1. Природные условия модельной территории.....	112
3.2. Грунты .....	122
3.2.1. Озёрно-болотные отложения.....	122
3.2.2. Ртуть в торфяных отложениях .....	126
3.2.3. Атмосферный перенос .....	129
3.3. Болотные воды.....	132
3.4. Простейшие.....	137
3.5. Макрофиты.....	143
3.5.1. Флора высших растений болота .....	143
3.5.1.1. Сосудистые растения.....	144
3.5.1.2. Листостебельные мхи.....	149
3.5.1.3. Печёночники.....	151
3.5.2. Макрофиты водных объектов болота.....	155
3.6. Планктон .....	167

3.6.1. Фитопланктон .....	167
3.6.2. Бактерио- и вириопланктон.....	183
3.6.3. Зоопланктон .....	189
3.6.4. Трофическая сеть.....	199
3.7. Водные макробеспозвоночные.....	204
3.8. Влияние микро- и мезоусловий на болотные экосистемы .....	216
3.8.1. Микроклимат .....	216
3.8.2. Позвоночные .....	221
3.8.3. Наземные хортобионты .....	224
3.8.4. Лишайники .....	226
3.8.5. Высшие растения.....	229
3.8.5.1. <i>Nuphar lutea</i> и бактерии.....	229
3.8.5.2. <i>Utricularia intermedia</i> и водные беспозвоночные .....	232
3.8.5.3. <i>Sphagnum</i> ssp. и клещи-орибатидаы.....	239
Заключение по главе 3 .....	244
Глава 4. БИОЦЕНОЗЫ РАЗНЫХ ТИПОВ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ БОЛОТ .....	246
4.1. Типичные водные объекты на болоте .....	246
4.1.1. Болотные озёра .....	246
4.1.2. Вторичные озёрки .....	262
4.1.3. Болотные ручьи .....	270
4.2. Смешанные водные объекты на болоте .....	282
4.2.1. Травяные мочажины .....	282
4.2.2. Моховые мочажины .....	290
4.2.3. Проточные топи.....	302
4.2.4. Заливаемые поймы .....	311
4.3. Нетипичные водные объекты на болоте .....	325
4.3.1. Сплавины.....	325
4.4. Сравнение биоценозов разных типов болотных водных объектов .....	328
4.5. Сравнение биоценозов водных объектов болотного и неболотного генезиса .....	333
Заключение по главе 4 .....	338
Глава 5. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРНО-СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ БОЛОТ.....	340
5.1. Группы факторов, определяющие структурно-системную организацию гидробиоценозов болот.....	340

5.2. Особенности структурной организации биоценозов разных типов водных объектов болот .....	345
Заключение по главе 5 .....	362
Глава 6. ВОПРОСЫ СОХРАНЕНИЯ БОЛОТ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ БИОЦЕНОЗОВ ИХ ГИДРОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ.....	363
Заключение по главе 6 .....	376
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	378
Список сокращений и условных обозначений .....	381
Словарь терминов.....	382
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	393
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	532
Приложение А. Дополнительный материал к истории гидробиологических исследований болот .....	533
Приложение Б. Картографический материал по природным условиям болота Шиченгское (Вологодская область) .....	543
Приложение В. Новые для региона виды, обнаруженные на водно-болотных угодьях Вологодской области .....	548
Приложение Г. Новые для науки морфотипы золотистых водорослей, обнаруженные на бол. Шиченгское (Вологодская область) .....	560
Приложение Д. Распределение охраняемых и редких видов Вологодской области, отмеченных на болотах и объектах их гидрографической сети, по категориям оценки статусов, охраняемым природным территориям, типам объектов.....	563
Приложение Е. Карты распространения некоторых охраняемых и редких в Вологодской области видов, связанных с болотами и элементами их гидрологической сети.....	569
Приложение Ж. Список перспективных болот для создания новых особо охраняемых природных территорий в Вологодской области.....	581

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Болото – широко распространённый и представленный на большинстве континентов Земли тип экосистем (Кац, 1984). Болота и заболоченные земли занимают не менее 20% территории Российской Федерации и составляют около 40% площади всех торфяных болот мира (Вомперский *и др.*, 2005, 2011; Sirin *et al.*, 2017).

Болота представляют собой тип ландшафта, служат отдельным звеном в процессе стока (Дубах, 1936; Иванов, 1953; Новиков, 2001; Маслов, 2009). В целом они относятся к водным объектам, так как служат постоянным или временным сосредоточением вод, имеют характерные формы и водный режим.

Однако особая уникальность торфяных болот состоит в способности формирования ими внутриболотной гидрографической сети – совокупности водных объектов в пределах болота, различающихся по происхождению, гидрологическим и гидрохимическим параметрам, положению в мезорельефе, морфометрическим и иным характеристикам, но связанных в своём развитии с процессами болотообразования. В них формируются особые биоценоотические комплексы, которые, с одной стороны, отражают генезис и характерные черты собственно болота (трофность, режим водно-минерального питания, система проточности или стока и др.), с другой – несут индивидуальные особенности саморазвития этих водных объектов.

**Степень разработанности темы.** Болотам, как объектам пресноводной гидробиологии, уделяется существенно меньше внимание, нежели озёрам, водохранилищам, рекам (Зернов, 1934; Березина, 1953; Константинов, 1967; Зинченко, Розенберг, 2022). Среди общего разнообразия болотных гидрографических элементов, в несколько лучшей степени гидробиологически изучены объекты, имеющие участки открытой воды (болотные озёра, озёрки, реки, ручьи), чем водные объекты, сформировавшиеся в результате развития торфяного болота (травяные, сфагновые, денудационные мочажины, проточные и застойные топи, сплавины).

Основными причинами низкого интереса к данным водно-болотным экосистемам следует считать сложности с пониманием исследователями многоуровневой структурно-функциональной организации болот (Минаева, Сирин, 2011), невозможностью чётко определить объект исследования, очертить его границы и охарактеризовать существен-

ные признаки, а также с труднодоступностью болот, сложными условиями работы на них<sup>1</sup>, ограничениями в применении традиционных методов, не явной водохозяйственной значимостью объектов.

В отечественной и зарубежной литературе можно встретить данные практически обо всех группах организмов, встречающихся/обитающих на водных объектах болот. Однако эти сведения в значительной степени мало информативны для системного познания объекта. Как правило, данные материалы получены в разные годы (зачастую десятилетия и даже столетия), разными исследователями, на различных типах болот и/или в различных природных зонах, поэтому с точки зрения создания общей картины структурно-системной организации экосистем и биоценозов болотных водных объектов не применимы и не сопоставимы.

**Цель работы** – изучить структурно-системную организацию разнотипных внутриболотных водных объектов и экологические особенности их гидробиоценозов.

Для реализации цели были сформулированы и решены следующие **основные задачи**:

1) представить разнообразие внутриболотных водоёмов и водотоков, их гидроэкологические отличия, основания их особого рассмотрения и изучения;

2) изучить видовое богатство, количественные характеристики и структуру основных компонентов биоты (макрофиты, бактерио-, вирио-, фито- и зоопланктон, макрозообентос и зоофитос) внутриболотных водных объектов и описать основные их абиотические условия (озёрно-болотные отложения и болотные воды);

3) проанализировать разнообразие и структуру биоценозов разных типов водных объектов болот (остаточные озёра, вторичные озёрки, болотные ручьи, травяные и моховые мочажины, проточные топи, заливаемые поймы, сплавины), а также выявить их особенности по сравнению с аналогичными системами неболотного генезиса;

4) выявить направления изменений структурной организации гидробиоценозов разных типов болотных водных объектов, отражающих разные стадии развития болот;

5) рассмотреть болотные водные объекты как местообитания редких и уязвимых видов для решения задач сохранения болотных экосистем.

---

<sup>1</sup> «... Болота – это не леса, не луга и не степи. Только тот, кто когда-нибудь провёл полевой сезон в болотах, постоянно в воде, без всяких дорог, в окружении комаров и гнуса, рискуя порой жизнью, может понять трудности этой специальности ...» (Нейштадт, 1966, с. 903) или «... Из всех полевых геоботанических исследований наиболее тяжёлы работы на болотах; они связаны с почти постоянным пребыванием в воде, трудностями передвижения, обилием комаров, оводов и т.д. ...» (Абрамова, Липатова, 1967, с. 283).

**Научная новизна.** Впервые с позиции междисциплинарного, дифференцированного, структурно-системного подхода изучены биоценозы разнотипных объектов гидрографической сети болот. Представлена оригинальная классификация внутриболотных объектов болот таёжной зоны для организации гидробиологических наблюдений. Получены современные и наиболее полные сведения по таксономическому богатству сосудистых растений, мохообразных, водорослей, грибов, простейших, беспозвоночных и позвоночных животных болотных и внутриболотных биотопов, проведено сопоставление с данными по биоразнообразию других типов водно-болотных угодий (на примере Вологодской обл.). Впервые для территории Вологодской обл. указывается и/или обнаружены 523 вида: Bacteria – 2 (Cyanobacteria – 2), Diaphoretickes – 67 (Bigyra – 1, Cercozoa – 23, Ciliophora – 5, Foraminifera – 1, Haptista – 9, Dinoflagellata – 1, Ochrophyta – 29), Amorphea – 38 (Amoebozoa – 35, Choanozoa – 2, Apusomonadida – 1), Excavates – 9 (Euglenozoa – 8, Jakobida – 1), *Incertae sedis* Eukarya – 1 (Ancyromonadidae – 1), Fungi – 2 (Basidiomycota – 2), Plantae – 66 (Chlorophyta – 3, Charophyta – 32, Marchantiophyta – 22, Bryophyta – 7, Tracheophyta – 2), Animalia – 337 (Rotifera – 4, Branchiopoda – 3, Arachnida – 117, Insecta – 213). Описаны 4 новых морфотипа стоматоцист золотистых водорослей (совместно с Д.А. Капустиным и Е.С. Гусевым) и 1 новый вид десмидиевых водорослей (*Euastrum kossinskiae*) (совместно с О.В. Анисимовой). Впервые выявлены закономерности структуры и динамики биоценозов водных объектов болот, различающихся по типологии, генезису, положению в границах болотного массива. Впервые на территории Вологодской обл. обнаружено болото аапа типа, находящееся южнее ранее проведённой границы его ареала в Европейской России, описаны характерные черты «южных аапа» (совместно с С.А. Кутенковым). Оценено богатство редких и уязвимых видов водно-болотных угодий и выявлена роль внутриболотных водных объектов в их сохранении; обнаружены новые местонахождения официально редких видов растений, грибов, животных.

**Теоретическая значимость работы.** Современные данные о составе и структуре различных компонентов биоты торфяных болот вносят существенный вклад в развитие гидробиологии, экологии и болотоведения, а также могут служить научной основой при разработке программ и стратегий по сохранению и рациональному использованию биологического и ландшафтного разнообразия. Результаты работы значительно расширяют знания в области экологии болотных водоёмов и водотоков, раскрывают особенности структурной организации гидробиоценозов болотных водных объектов, различающихся

по типологии, генезису и положению в пределах болотного массива. Полученные данные способствует развитию «*гидробиологии болот*» – междисциплинарного научного направления в области изучения водных объектов болот и их биоценозов.

**Практическая значимость работы.** Внесены дополнения, уточнения и изменения в перечни редких и исчезающих видов (и внутривидовых таксонов) растений и грибов, включённых в Красную книгу Вологодской обл. (современная редакция утверждена постановлением Правительства Вологодской обл. №942 от 25.07.2022). Получены материалы о биоразнообразии болотных экосистем 10 действующих особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, национальный парк «Русский Север», охраняемый природный комплекс «Онежский», ландшафтные/комплексные заказники «Верхнеандомский», «Сойдозерский», «Спасский бор», «Харинский», «Шеломовское болото», «Шиченгский», природный резерват «Озеро Черное»). Составлен список 13 наиболее перспективных для создания ООПТ объектов (болота Алексеевское-1, Большой Мох, Веняболото, Гладкое, Ильинское, Пиявочное, Столупинское, Схенусовое, Чарозерское, Шиченгское (восточная часть), болота вокруг озёр Данислово, Манылово, Чунозеро). Оригинальные материалы легли в основу научного обоснования необходимости создания государственного природного заказника «Болото «Доброозерское»» (учреждён Постановлением Правительства Вологодской обл. №966 от 21.10.2019) – одного из крупнейших региональных заказников области (13.1 тыс. га). По инициативе диссертанта была создана «Коллекции автотрофных и гетеротрофных организмов болотных экосистем ИБВВ РАН» (А.В. Крылов – руководитель, Д.А. Филиппов – куратор). С 2021 г. это официальная биологическая коллекция Института (<https://ibiw.ru/index.php?p=collect>), состоящая из гербария (зарегистрирован в международной системе Index Herbariorum под акронимом MIRE – <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/herbarium-details/?irn=258320>) и тотальных препаратов и фиксаций в жидкостях (спирт, формалин) автотрофных и гетеротрофных организмов болотных экосистем. Гербарий MIRE насчитывает >7.5 тыс. единиц хранения (3 100 – сосудистые растения, 4 150 – мохообразные, 140 – макроводоросли, 190 – лишайники). Основная часть фондов сформирована из сборов Д.А. Филиппова и дополнена сборами коллег. Весомая часть гербарных материалов сосудистых растений была также передана на хранение в VO, некоторые дублиеты сосудистых растений и мохообразных хранятся в IBIW, SYKO, LE, PTZ, KPAVG. Сборы насекомых переданы на хранение в коллекцию



беспозвоночных ИБВВ РАН (IBIW), Научный музей ИБ Коми НЦ УрО РАН. Часть проб микроводорослей помещена в альгологическую коллекцию МГУ (MW). Подготовлено базовое для подготовки студентов и аспирантов, специализирующихся на биоэкологическом изучении болот и их гидрографической сети, учебное пособие «Методы и методики гидробиологического исследования болот» (Филиппов *и др.*, 2017). Отдельные разделы работы использованы диссертантом в рамках вузовской программы при проведении лекционно-практических курсов «Болотоведение», «Экология животных и растений» (ВГПУ, 2005–2007 гг.), «Гидрботаника» (ВГПУ/ВоГУ, 2012–2014 гг.), а также учебных полевых практик. В перспективе материалы диссертации могут применяться при подготовке и проведении занятий по отдельным экологическим, ботанико-географическим, зоологическим и гидробиологическим дисциплинам (в том числе «Экология водных экосистем», «Ботаника с основами фитоценологии», «Биогеография», «Геоботаника», «Экология растений», «Экология животных», «Флора и фауна Вологодской области» и др.). Часть результатов исследования нашли своё место в электронной научно-популярной энциклопедии «Вода России» (<http://water-rf.ru/>).

**Методология и методы исследования.** В основе работы лежит анализ болотных и внутриболотных водных экосистем и биоценозов с использованием структурно-системного, дифференцированного, междисциплинарного и комплексного подходов. Болото определяется как особый водный объект, в котором, в условиях болотообразования, формируется особый комплекс закономерно пространственно, генетически и функционально связанных между собой внутриболотных гидрографических объектов. Последние, отличаясь по происхождению, морфометрическим, экологическим и гидробиологическим особенностям, анализируются с учётом их типологической принадлежности. Исследования гидробиоценозов болот основаны на применении общенаучных методов и широкого спектра методов отдельных естественнонаучных дисциплин (общая экология, гидробиология, болотоведение и др.), включая маршрутно-ключевые и стационарные полевые методы отбора проб и сбора материала, методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии, методы микроскопии, частные методы, методы обработки, анализа и интерпретации собранного материала и полученных данных и др. Ряд традиционных методов адаптирован к специфическим условиям водных объектов болот.

Предмет защиты: теоретические основы гидробиологии болот как научного направления и их реализация на региональном уровне – при изучении болот и внутри-

болотных водных объектов.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Существенное типологическое разнообразие внутриболотных гидрографических элементов (на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного процесса с учётом их связи со стоком воды и гидрологическим режимом) включает типичные, смешанные, нетипичные, случайные и временные водные объекты, которые формируются и/или развиваются в условиях болотообразования и представляют собой специфическую группу объектов для гидроэкологических исследований.

2. Каждый тип болотного водного объекта характеризуется отличительными особенностями состава, количественной представленности, структуры и динамики внутренних и контурных сообществ гидробионтов. Изменения большинства качественных и количественных характеристик структурных компонентов в гидробиоценозах болота происходят в направлении от типичных к смешанным или от первичных к вторичным водным объектам. По мере роста и развития торфяного болота и трансформации гидрографической сети происходит и сукцессионное развитие гидробиоценозов, проявляющееся в повышении роли макрофитов, уменьшении видового разнообразия гидробионтов при увеличении доли специфических болотных стенобионтов, усилении эндогенных процессов.

3. Болотные водные объекты служат местообитанием для 10 и более % редких и уязвимых (преимущественно облигатно-факультативных и облигатных болотных) видов растений, грибов, животных; природоохранная ценность данных объектов зависит прежде всего от сохранности в условно естественном состоянии самих торфяных болот, а также имеющегося разнообразия типов болотных участков и развитости гидрологической сети.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность и объективность представленных результатов подтверждается многолетним и комплексным характером исследований, объёмом исходного материала, применением адекватных и современных методов, методик и единой исследовательской программы, соответствующих общей цели работы и её задачам. Сформулированные в тексте диссертационной работы научные положения, выводы и рекомендации основаны на фактических данных, продемонстрированных в приведённых таблицах и рисунках. Интерпретация полученных результатов выполнена с использованием современных методов обработки информации и статисти-

ческого анализа.

**Апробация работы.** Материалы и основные положения работы непосредственно соискателем были представлены в форме устных и стендовых докладов на 27 научных собраниях: 1) полевой семинар с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (п. Борок, 7–10 сентября 2017 г.); 2) Международный симпозиум «Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана» (г. Петрозаводск, 30 августа – 2 сентября 2005 г.); 3) Всероссийская с международным участием V Научная Школа молодых учёных «Болота и биосфера» (г. Томск, 11–14 сентября 2006 г.); 4) III Всероссийская школа-конференция «Актуальные проблемы геоботаники» (г. Петрозаводск, 24–28 сентября 2007 г.); 5) XIII Международная школа-конференция молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2007); 6) Всероссийская конференция молодых учёных «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее» (г. Екатеринбург, 21–25 апреля 2008 г.); 7) Всероссийская с международным участием научная конференция «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (г. Вологда, 24–28 ноября 2008 г.); 8–18) XIII–XXIII Всероссийские молодёжные научные конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (г. Сыктывкар, 3–7 апреля 2006 г.; 3–6 апреля 2007 г.; 14–18 апреля 2008 г.; 6–10 апреля 2009 г.; 5–9 апреля 2010 г., 4–8 апреля 2011 г.; 2–6 апреля 2012 г.; 22–26 апреля 2013 г.; 7–11 апреля 2014 г.; 6–10 апреля 2015 г.; 4–8 апреля 2016 г.); 19) XIX Международная научная конференция (Школа) по морской геологии «Геология морей и океанов» (г. Москва, 14–18 ноября 2011 г.); 20) Международное рабочее совещание «Методы оценки угрозы исчезновения видов и определение статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона, посвящённое 50-летию создания Красного списка IUCN» (г. Сыктывкар, 29 сентября – 4 октября 2014 г.); 21) Международный симпозиум «Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование» (г. Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 г.); 22) VIII Всероссийская конференция с международным участием по водным макрофитам «Гидрботаника 2015» (п. Борок, 16–20 октября 2015 г.); 23) VI Всероссийский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым, посвящённый 90-летию Л.А. Жильцовой (г. Владикавказ, 11–13 мая 2016 г.); 24) Всероссийская научная конференция с международным участием «Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика» (г. Сыктывкар, 14–23 сентября 2016 г.); 25) IX Галкин-

ские Чтения (г. Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.); 26) III Национальная научная конференция с международным участием «Информационные технологии в исследовании биоразнообразия», посвящённая 100-летию со дня рождения академика РАН П.Л. Горчаковского (г. Екатеринбург, 5–10 октября 2020 г.); 27) IX Международная научная конференция по водным макрофитам «Гидробиотаника 2020» (п. Борок, 17–21 октября 2020 г.). Материалы также докладывались на отчётных сессиях лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН и на Учёном совете ИЛАН РАН.

**Личный вклад соискателя.** Представленная диссертационная работа является теоретическим обобщением материалов собственных полевых исследований 2000–2022 гг., а также фондовых и литературных данных по изучаемой теме. Автором выбрана тема исследования, определена её актуальность, очерчен круг исследовательских задач, разработана программа их реализации, проведён сбор, анализ и обобщение полученных материалов, написан текст рукописи диссертации. Результаты комплексных исследований подготовлены и опубликованы в совместных с их участниками работах и сопровождаются в тексте диссертации ссылками. Использование фондовых материалов оговорено в соответствующих разделах диссертации.

**Проекты.** Настоящая диссертация подготовлена во время обучения в очной докторантуре ИЛАН РАН и в период работы в лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН и лаборатории “AquaBioSafe” ТюмГУ. Работа проводилась при поддержке РФФИ [проекты №№14-04-32258, 18-04-00988 – руководитель; №№11-04-00159, 12-04-10117, 13-05-00837, 16-04-00290, 19-29-05059, 19-05-00938 – исполнитель], РНФ [проект №14-14-01134 – исполнитель], Правительства Вологодской обл. [НИОКР №115111010012 – исполнитель], Правительства Тюменской обл. [проект ЗапСибНОЦ №89-ДОН(2) – исполнитель], а также при выполнении плановых тем ИБВВ РАН по государственным заданиям ФАНО и Минобрнауки России [АААА-А18-118012690099-2; 121051100099-5; 121051100109-1 и др.].

**Публикации.** Материалы диссертации, основные её положения и выводы представлены в 132 научных работах, из них 25 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ при защите докторских диссертаций, в том числе 24 статьи в журналах, входящих в базы данных Web of Science и/или Scopus, в 5 монографиях, из которых 4 коллективных, 2 учебных пособия.

**Объём и структура работы.** Диссертация изложена на 589 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения, списка сокращений и условных обозначений, словаря терминов, списка литературы, насчитывающего 1813 наименований (из них 348 – на иностранных языках), а также семи приложений. Иллюстративный материал основной части диссертации включает 53 таблицы и 60 рисунков.

**Благодарности.** Работа посвящается светлой памяти А.А. Сирина, который не только консультировал меня в период учёбы в докторантуре, но и способствовал более глубокому пониманию и восприятию любимого объекта исследований. Благодарю А.В. Крылова – без его внимательного отношения, всецелой поддержки, терпения, своевременных советов и полезных рекомендаций вряд ли можно было бы всерьёз рассчитывать на успех. Неоценимую роль в формировании моего научного мировоззрения оказали О.Л. Кузнецов, А.И. Кузьмичев, В.Г. Папченков, В.В. Панов.

Выражаю благодарность всем, кто мешал трудиться и делал всё возможное, чтобы диссертация не состоялась никогда. В гораздо большей степени искренне признателен всем тем, кто поддерживал меня на этом пути, всячески содействовал выполнению настоящей работы, активно помогая на отдельных её этапах, высказывая ценные замечания, давая нужные советы, в особенности благодарен Р.А. Алиеву, О.В. Анисимовой, Ю.А. Боброву, М.А. Бойчук, В.С. Вишнякову, О.В. Галаниной, М.В. Гапеевой, Е.С. Гусеву, С.Н. Дедыш, В.П. Денисенкову, О. Джохарчи, М.В. Дулину, С.Г. Ермилову, О.Д. Жаворонковой, В.Л. Зайцевой, А.А. Ивановой, Н.В. Ивановой, Н.В. Ивановой (Филатовой), К.Н. Ивичевой, Д.А. Капустину, Е.А. Кузьмину, О.И. Кулаковой, И.С. Куличевской, С.А. Кутенкову, А.Н. Левашову, М.М. Леонову, Е.В. Лобуничевой, Р.А. Ложкиной, М.А. Минор, А.Н. Неретиной, М.Г. Носковой, С.В. Пестову, О.С. Покровскому, Н.В. Политовой, А.А. Пржиборо, А.А. Прокину, К.И. Прокиной, Н.В. Равину, Т.В. Романис, Д.О. Садокову, А.С. Сажневу, Г.В. Симоновой, И.Н. Стерляговой, Н.В. Стойкиной, Я.В. Стройнову, Е.Л. Талбонен, Ю.Г. Удоденко, И.В. Филоненко, А.А. Хаустову, А.М. Черновой, А.Б. Чхобадзе, Ю.Н. Шабалиной, А.А. Шабунову, В.П. Шевченко, О.С. Ширяевой. Также благодарю сотрудников научных библиотек, редакции журналов, рецензентов за их кажущуюся незаметной, но безусловно важную роль в моём развитии.

Отдельно благодарю В.В. Юрченко, А.С. Комарову, А.Ю. Филиппова, С.С. Филиппову, В.А. Филиппова, М.Ф. за вдохновение, проявленное терпение, понимание, активное участие и разностороннюю поддержку на протяжении всех этих прошедших лет.

## Глава 1. БОЛОТА И ИХ ГИДРОГРАФИЧЕСКАЯ СЕТЬ КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 1.1. Разнообразие водных объектов болот (понятия и термины)

#### 1.1.1. Болото как водный объект

В отечественном болотоведении (науке о болотах как природном явлении) объём понятия «болото» не устоялся, непостоянен и дискуссионен<sup>2</sup>. Практически все видные учёные-болотоведы XX и начала XXI веков предлагали свои определения этому понятию, однако, приходится констатировать, что, несмотря на достигнутые значительные успехи в области познания болот, общепринятой трактовки определения основного термина (понятия) болотоведения так и не появилось (Панов, Галанина, 2021). Во многом это связано не только с многогранностью болот как природных явлений, но и с человеческим восприятием их как источников сырья или объектов разнообразного хозяйственного использования (торфяные месторождения, земельные, сельскохозяйственные и лесные угодья, гидрологические объекты, источник биоресурсов, биотопы и т.п.), находящихся в ведении различных ведомств и министерств (Торфяные болота ..., 2001).

Также имеют место разногласия между научными направлениями и школами, отдельными специалистами и учёными. Попытки обобщить имеющиеся точки зрения на понимание основополагающих терминов предпринимались неоднократно (Дубах, 1941; Богдановская-Гиенэф, 1946а; Мазинг, 1960, 1974; Ниценко, 1962, 1967а, 1967б, 1972; Галкина, 1963; Пьявченко, 1963а, 1973, 1985а; Нейштадт, 1968, 1985; Боч, Мазинг, 1979; Лопатин, 1980, 1985, 1986, 1997 и др.; Глебов, 2000; Торфяные болота ..., 2001; Ефремов, Ефремова, 2008; Панов, 2010, 2017; Смагин, 2014; Pollett, 1968; Masing, 1972; Bick *et al.*, 1976; Joosten *et al.*, 2017; Richardson *et al.*, 2022; и др.)<sup>3</sup>.

Важно учитывать, что всякое болото, как элемент ландшафта, ввиду своей внешней и внутренней неоднородности, представляет собой сложный природный комплекс, имеющий несколько уровней структурной организации. Сложность структуры болотных

---

<sup>2</sup> Понятия и термины, описанные в «Глава 1» и в разделе «Словарь терминов» настоящей диссертации, изложены в соответствии с рядом работ (Романова, 1953; Мазинг, 1960; Ниценко, 1962, 1967б; ГОСТ 19179-73; ГОСТ 17.1.1.02-77; Чеботарев, 1978; Ларгин, 1982; ГОСТ 21123-85; Зенин, Белоусова, 1988; Терминологический ..., 1988; Миркин *и др.*, 1989; Андреев *и др.*, 1999; Торфяные болота ..., 2001; Папченков *и др.*, 2003; Зданович, Криксунов, 2004; Pollett, 1968; Peat Dictionary, 1984; Aapala, Aapala, 2006; Rydin, Jeglum, 2013; Joosten *et al.*, 2017), а также с некоторыми уточнениями и дополнениями.

<sup>3</sup> Имеется также ряд филологических работ на тему «болото». Так, например, с точки зрения происхождения слов и их семантических связей рассмотрен комплекс лексем, номинирующих участки болотистой местности в диалектах Европейского Севера России (Теуш, 2018а, 2018б, 2019а, 2019б).

экосистем позволяет исследователям выделять от 3 до 7 уровней их организации (Галкина, 1946, 1959; Богдановская-Гиенэф, 1946a; Лопатин, 1954, 1971; Пьявченко, 1973, 1985a; Мазинг, 1973, 1988, 1994; Львов, 1977; Боч, Мазинг, 1979; Кузнецов, 2003, 2006; Cajander, 1913; Masing, 1984; Moen, 1990; Minayeva *et al.*, 2017). Основные уровни пространственно-территориальной организации болотных экосистем следующие (в порядке усложнения): биоценоз (границы которого обычно определяются по фитоценозу) – болотный участок – болотный массив – система болотных массивов (=болотная система).

В России исторически сложилось, что, понятие «болото» трактовали и до сих пор трактуют (и, вероятно, будут трактовать) по-разному, но, как правило, все определения содержат указания на пространственную принадлежность (участок земной поверхности/суши, ландшафт и т.п.) и ряд наиболее важных свойств, касающихся трёх основных структурных компонентов болотных экосистем – воды («обильное/избыточное, постоянное/периодически повышенное увлажнение»), растительности («специфически влаголюбивая/гидрофильная/гелофитная»), торфа («болотный тип почвообразования»)⁴.

При этом болото как объект исследования может восприниматься в следующих шести основных аспектах (по: Панов, 2017, с доп.):

1) болото – ландшафт/геосистема/тип земной поверхности (Аболин, 1914; Сукачёв, 1926 (1973); Цинзерлинг, 1938; Нейштадт, 1957; Лопатин, 1985; Weber, 1902);

2) болото – водный объект (т.е. тип ландшафта или отдельное звено процесса стока) (Дубах, 1936; Иванов, 1953; Новиков, 2001; Водный кодекс РФ, 2006; Маслов, 2009);

3) болото – фациальная обстановка (т.е. осадок, состоящий из воды (85–95%), органического вещества (5–15%) и нерастворённых минеральных веществ (1–5%)) (Иванов, 1975; Смоляницкий, 1981);

4) болото – почва (т.е. как компонент ландшафта) (Вильямс, 1950; Бахнов, 1986);

5) болото – растительность (т.е. часть растительного покрова природной зоны как индикатор переувлажнённых условий среды) (отчасти Флёров, 1914; Кац, 1941; Докторовский, 1935; Нейштадт, 1957);

6) болото – экосистема (или группа биогеоценозов) без ведущей биоформы и с выраженным самоподобием в структуре (Герасимов, 1932; Богдановская-Гиенэф, 1946a, 1969; Боч, Мазинг, 1979; Пьявченко, 1985a; Юрковская, 1986; Кузнецов, 2006).

---

<sup>4</sup> Сходства/различия болот от генетически близких экосистем рассмотрены в ряде специальных работ (Сочава, 1931; Работнов, 1959; Пьявченко, 1963a; Демьянов, 1993; Куркин, 1996; Салтыковская, 1998; Кузьмичев, 2000; Кузьмичев, Славгородский, 2006; Richardson *et al.*, 2022).

Как и любой другой объект, болото обладает целым рядом свойств и явлений (по: Панов, 2017, с. 132), которые можно свести к группам **процессов**: 1) аккумуляция при положительном балансе вещества, 2) развитие болота в результате формирования торфяных отложений, структуры и саморегулирования стока, образования внутриболотных водных объектов, 3) заболачивание; **компонентов**: 1) торф (органическое вещество + влага + минеральные вещества), 2) вода (водоёмы, внутризалежные ёмкости и болотный сток по поверхности, водотокам, жилам), 3) растительность (индицирует процессы развития болота); **признаков**: 1) устойчивость (неизменность к внешним воздействиям) и 2) системность (механическая и экологическая целостность).

Аккумуляция является одним из существенных признаков болота и её основу составляют процессы образования и накопления торфа (основа которого (на 85–95%) – вода). Торф закладывается в некотором слое [промежуточный, пограничный, мезотелм (mezotelm)] на границе верхнего слоя [активный, торфогенный, деятельный, акротелм (acrotelm)] и остальной (нижележащей) части торфяных отложений [инертный, залежный, катотелм (catotelm)]. Если в верхней части торфогенного/деятельного слоя происходит производство и накопление органического вещества, в инертном/залежном слое – относительная консервация органики, то в мезотелме формируются величины основных свойств торфа. Это означает, что в различных условиях и за различные временные периоды формируются одинаковые виды торфа с разными свойствами, прежде всего – степенью разложения (Панов, 2014). В соответствии с разнообразием условий торфообразования формируется и механическая неоднородность торфяных отложений (Панов, 2011), оказывающая влияние на распределение вещества и энергии в верхнем слое болот. При этом микро- или нанорельеф также влияет на образование торфа, но выступают в большей степени как фактор саморегулирования развития торфяных отложений (Панов, 2008; Panov, 2012). Пространственное изменение плотности торфа является основой появления болотных водных объектов (Панов, 2022).

В нашей работе мы основываемся на гидрологическом (нормативно закреплённом) определении понятия «болото» как «природном образовании, занимающем часть земной поверхности и представляющем собой отложения торфа, насыщенные водой и покрытые специфической растительностью» (ГОСТ 19179-73).

Для обеспечения межотраслевого взаимодействия и исключения семантических разночтений рекомендуется использовать термин «торфяное болото» (Основные ...,



2003). В случае, если болото, как комплексный природный объект, по антропогенным или иным причинам утратило или сильно изменило часть своих системообразующих свойств (например, влаголюбивую растительность, торфяные залежи, торфонакопление и т.п.), то такие объекты обозначают как *торфяники* [англ.: peatland].

В.В. Панов (2017) считает, что *болото как водный объект* это не просто природное образование, свойства которого определяются закономерной аккумуляцией торфа, но которое содержит не более 95% влаги и не менее 88% свободной влаги<sup>5</sup>. Именно в количественных значениях отражены особенности стока с поверхности суши (в целом препятствующие ему).

А.Д. Дубах (1936) отметил двойственность природы болот: «гидрологически торфяное болото это несомненный водоём, эксплуатационно – несомненно суша». Решить дискуссионный вопрос (научную проблему) «болото – суша или водоём?» возможно на основе обращения к свойствам болот, в частности к показателям плотности торфяных отложений. Например, устойчивые повышения микрорельефа и дренированные участки болот имеют диапазон плотности залежей 700–900 кг/м<sup>3</sup>, мочажины, топи и озёрки формируются при плотности отложений >1000 кг/м<sup>3</sup>. По мере роста болот наблюдается тенденция снижения средней плотности среды от мочажин к озёркам и как следствие – постоянная трансформация мочажин и топей к озёркам и озёрам. Водоёмы/водотоки с плотностью водной среды ~1000 кг/м<sup>3</sup> – это водные объекты с открытой водной поверхностью (болотные озёра, реки, ручьи) (Панов, 2017). В целом, в природном отношении болото (или его части) не обязательно является водным объектом (например, если оно только формируется и ещё не обладает достаточной степенью устойчивости). С эксплуатационной/ресурсной точки зрения болото как категория «водный объект» определяется соответствием задачам водохозяйственного использования в конкретный/текущий момент. Таким образом, болота как комплексные природные образования могут сочетать в себе признаки наземных и водных континентальных надорганизменных систем.

Внутриболотные водные объекты – неотъемлемая часть гидрогеомеханической системы торфяного болота в целом с одной стороны, а с другой, они обладают биологической или экосистемной самостоятельностью, характерной для типичных водных объектов. Принципиальные отличия болота от озера/реки состоит в том, что в последних плотность среды соответствует 1000 кг/м<sup>3</sup> и они ограничены только внешними условия-

---

<sup>5</sup> Свободная влага – это количество воды, механически связанное с органическим веществом торфа (Лиштван и др., 1989).

ми. Болото формирует среду с плотностью 700–1200 кг/м<sup>3</sup> и кроме внешних границ, способно формировать закономерную внутреннюю неоднородность по плотности среды, позволяющую ей аккумулировать воду и увеличивать свой объём и/или расти. В результате развития неоднородности торфяных залежей формируется запас воды, связанной с торфом и запас свободной/гравитационной воды. В целом, водным объектом болота (болотного массива) можно считать часть торфяных отложений с тенденцией к накоплению воды, ёмкость которой ограничена устойчивыми границами плотности торфяных отложений. Устойчивость границ в торфяных отложениях выражена их сохранением в периоды образования торфа ( $\geq 25$  лет) (Панов, 2017).

### 1.1.2. Водные объекты болот

На болотах, в процессе естественной эволюции, происходит усложнение структурной организации, перераспределение водных масс и появление специфической гидрографической сети (совокупность водных объектов в пределах болотного массива). Гидрографическая сеть наиболее развита и многообразна на олиготрофных, дистрофных и аапа болотах, где она может быть представлена как естественными по происхождению (остаточные озёра, вторичные озёрки, мочажины, топи, болотные ручьи, реки), так и искусственными (копаные торфяные каналы, карьеры, колодцы, колеи) объектами. Помимо поверхностных водных объектов, на естественных болотах могут встречаться водные интрузии, водные жилы, водные прослойки, а также погребённые реки (детальным анализом последних (на примере бол. Полистово-Ловатское) занималась И.Д. Богдановская-Гиенэф (1953, 1955, 1969)). Каждый элемент гидрографической сети имеет определённые размеры, морфологические особенности, водный и физико-химический режим, а также внутриболотный водосбор (Иванов, 1949; Савельева, 1991).

Вопросы классификации объектов гидрографической сети болот рассмотрены в ряде работ (Богдановская-Гиенэф, 1948, 1953, 1955, 1969; Галкина *и др.*, 1949; Иванов, 1953, 1957; Романова, 1953, 1961; Мазинг, 1963, 1994; Батуев, 2010; Masing, Trass, 1955).

Наиболее разработанной следует признать классификацию элементов поверхностной гидрографической сети болот Е.А. Романовой (1953, 1961). В её основу положены три основных признака: 1) происхождение элемента (естественный/искусственный; первичный/вторичный); 2) проточность/застойность воды (водотоки/топи/водоёмы); 3) положение в мезорельефе (приуроченность к определённой части болота). Данная класси-

фикация делит всю поверхностную гидрографическую сеть на болота естественного происхождения на три группы: 1) озёра (первичные и вторичные) и микроозерки (склоновые и контактные); 2) реки и ручьи (первичные и вторичные); 3) топи (застойные, фильтрационные, проточные) (Рисунок 1.1).

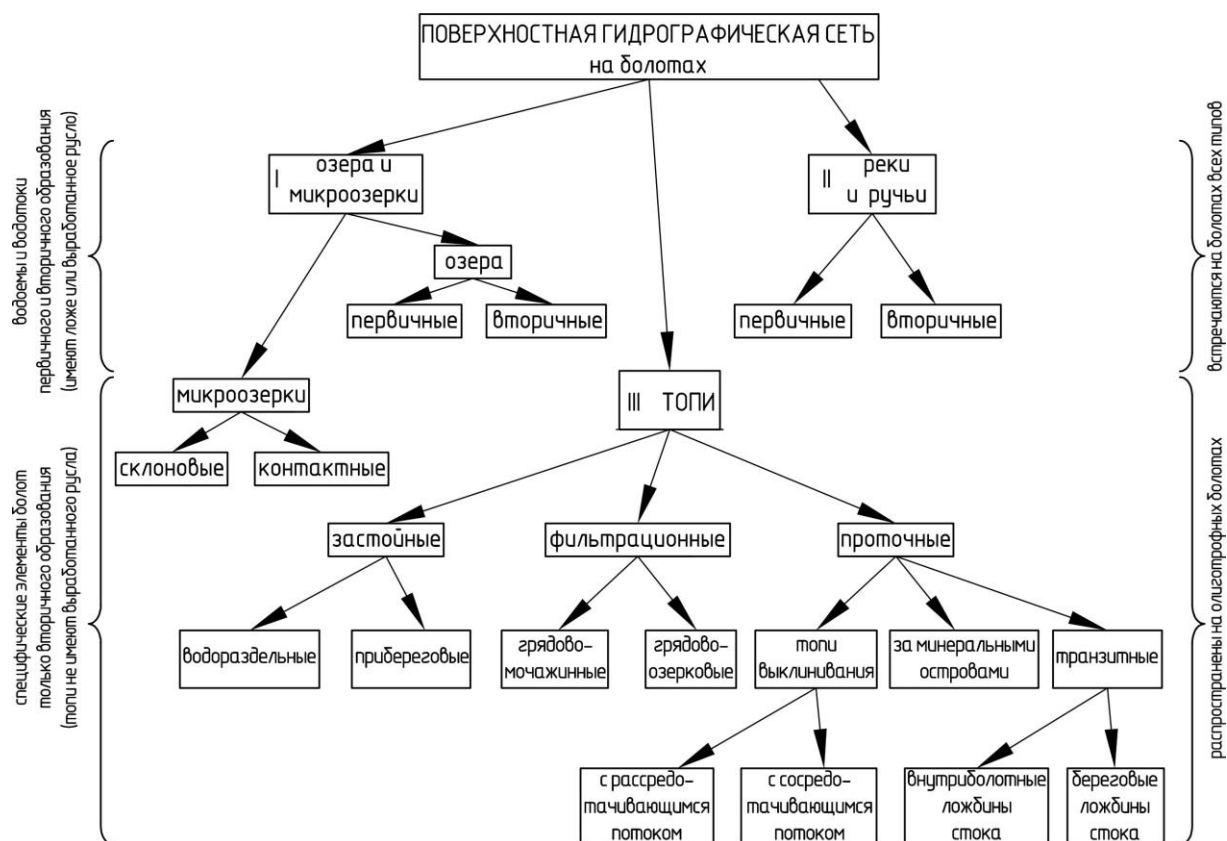


Рисунок 1.1. **Классификация элементов поверхностной гидрографической сети болот** (по: Романова, 1953, 1961)

Интересно, что К.Е. Иванов (1953), ссылаясь на Е.А. Романову, приводит несколько иную классификацию гидрографических объектов (Таблица 1.1).

Таблица 1.1 – **Классификация элементов гидрографической сети на болотах** (по: Иванов, 1953)

I. Водоёмы	<ul style="list-style-type: none"> <li>озёра</li> <li>микроозерки</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>с открытой водной поверхностью</li> <li>зарастающие сплавиной</li> <li>склоновые</li> <li>контактные</li> </ul>
II. Водотоки	<ul style="list-style-type: none"> <li>реки и ручьи с открытым руслом</li> <li>реки и ручьи с зарастающим руслом</li> </ul>	
III. Топи	<ul style="list-style-type: none"> <li>застойные</li> <li>фильтрационные</li> <li>проточные</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>водораздельные</li> <li>прибереговые</li> <li>грядово-мочажинные</li> <li>грядово-озерковые</li> <li>топи выклинивания</li> <li>топи от минеральных островов</li> <li>топи транзитные</li> </ul>

Заслуживает внимания классификация водных объектов болот В.В. Мазинга (1994),

в которой элементы гидрографической сети на основании наличия открытой воды и типа растительности подразделяются на три группы объектов: 1) постоянно скрытые под болотной растительностью; 2) с временной открытой водной поверхностью и гипергидрофильной растительностью; 3) с постоянной открытой водной поверхностью, отчасти с водной растительностью (Таблица 1.2).

Таблица 1.2 – Основные элементы внутриболотной гидрографической сети  
(по: Мазинг, 1994)

Постоянно скрытые под болотной растительностью	С временной открытой водной поверхностью и гипергидрофильной растительностью	С постоянной открытой водной поверхностью, отчасти с водной растительностью
Сплавины на озёрах	Мочажины –травяные –моховые (сфагновые) –водорослевые	Болотные озёра –первичные сточные –первичные проточные –вторичные бессточные
Деятельный горизонт болотных растительных группировок		
Скрытые ключи	Застойные топи	Болотные озёрки (вторичные) –водораздельные –склоновые –контактные (между массивами) Озёрки выклинивания Открытые ключи
Внутризалежные ручьи и речки	Проточные топи –краевые (лагг) –выводящие –приостровные –контактные  Заливаемые поймы (в болотном ландшафте)	Межозерковые протоки Болотные ручьи и речки

Классификации Романовой и Мазинга не исчерпывают всего разнообразия типов водных объектов болот, т.к. основываются преимущественно на исследованиях болот таёжной зоны. У зональных типов торфяных болот гидрографическая сеть, разумеется, имеет свои особенности. Например, в представлении В.И. Батуева (2010) первичная сеть бугристых торфяников представлена системой межбугорных понижений, подразделяющихся на проточный тип (ложбины, магистральные и руслообразующие топи), слабопроточный тип (застойная, подпорная и сплавинная топи) и аккумуляционный тип (западина, микроозерко, озерко).

Разработанная нами классификация внутриболотных объектов болот ориентирована на решение гидробиологических задач (Таблица 1.3). Всего выделено 5 крупных групп объектов на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного

процесса с учётом его связи со стоком воды и гидрологическим режимом болота. Внутри групп выделено от 1 до 3 подгрупп, каждая из которых включает от 1 до 5 типов водных объектов, которые в свою очередь могут подразделяться на подтипы с учётом их происхождения, положения в мезорельефе или иным внутренним особенностям. В кратком виде наша классификация представлена в Таблице 1.3 и графически отражена на Рисунке 1.2.

Таблица 1.3 – **Классификация внутриболотных объектов болот таёжной зоны для организации гидробиологических наблюдений**

<b>Группа 1. Типичные водные объекты на болоте</b>	
(или объекты с постоянно открытой поверхностью воды)	
1.1. Естественный водоём	
1.1.1. Болотное озеро	* первичное / вторичное ** центральные / краевое *** бессточное / сточное / проточное **** дистрофное / олиготрофное / евтрофное
1.1.2. Болотное озерко	* водораздельное / склоновое / контактное
1.1.3. Озерко выклинивания	
1.1.4. Открытый ключ	
1.2. Естественный водоток	
1.2.1. Болотная река	* первичная / вторичная
1.2.2. Болотный ручей	* первичный / вторичный / смешанный
1.2.3. Межозерковая протока	* соединяющая / дренирующая
1.3. Искусственный водный объект	
1.3.1. Торфяной карьер	
1.3.2. Канавы на торфянике	
1.3.3. Бобровый пруд	
<b>Группа 2. Смешанные водные объекты на болоте</b>	
(или объекты с периодически открытой поверхностью воды)	
2.1. Мочажина	
2.1.1. Травяная мочажина	
2.1.2. Моховая мочажина	
2.1.3. Денудированная мочажина	
2.2. Топь	
2.2.1. Застойная топь	* водораздельная / окраинная ** лесная / травянистая / моховая
2.2.2. Проточная топь	* приостровная / выклинивания / транзитная ** пересыхающая / постоянная
2.3. Заливаемая болотная пойма	
<b>Группа 3. Нетипичные водные объекты на болоте</b>	
(или подповерхностные, внутризалежные и подзалежные объекты)	
3.1. Деятельный горизонт болота	
3.2. Сплавина и плавающий остров	

## 3.3. Внутризалежная вода

3.3.1. Внутризалежный/подзалежный водоём

3.3.2. Подповерхностный ручей/речка

3.3.2. Водная интрузия

3.3.3. Водная жила

\* с медленным течением / с быстрым течением

3.3.4. Водная прослойка

\* постоянная / периодическая

\*\* внутризалежная / подзалежная / подповерхностная

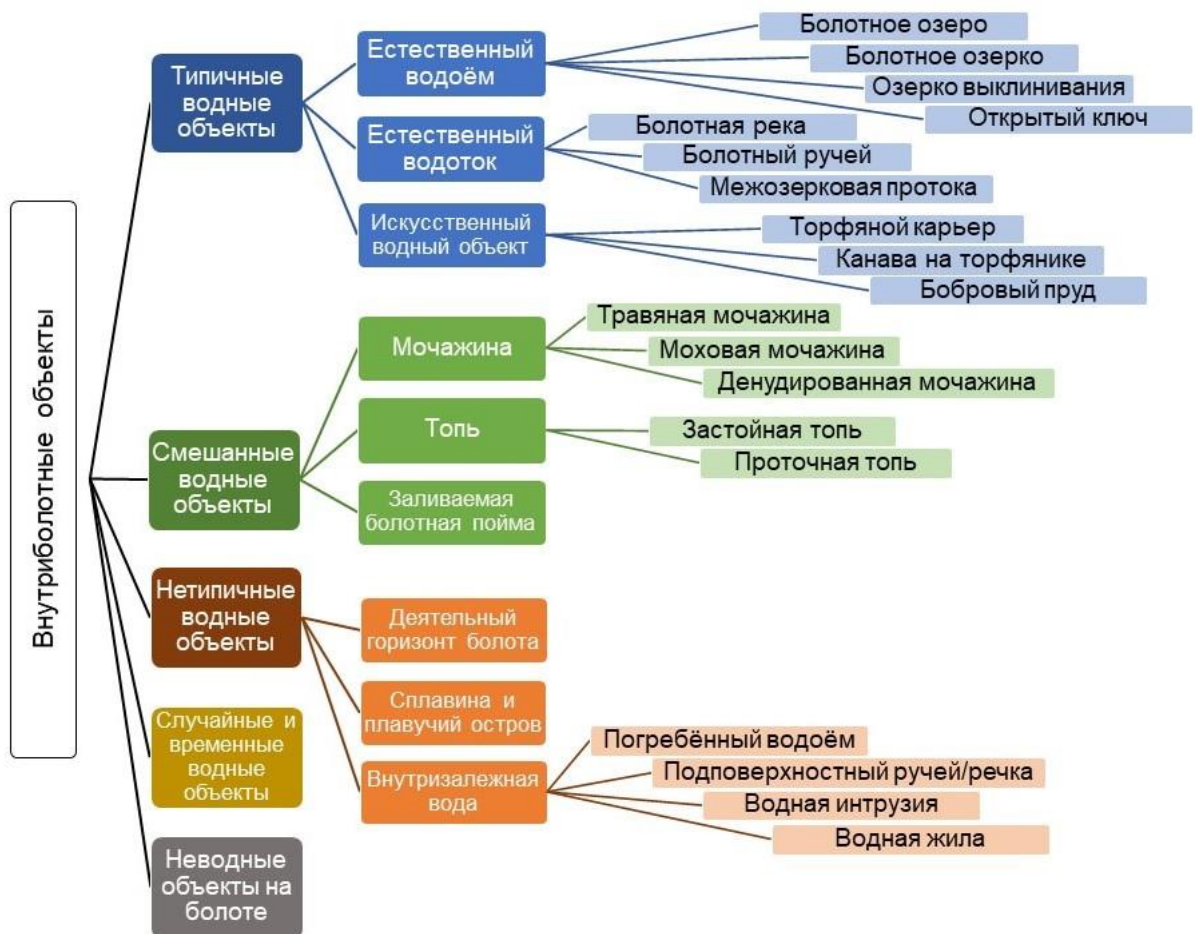
**Группа 4. Случайные и временные водные объекты на болоте****Группа 5. Неводные объекты на болоте**

Рисунок 1.2. Блок-схема классификации внутриболотных объектов болот таёжной зоны для организации гидробиологических наблюдений

Прежде чем перейти к более детальному рассмотрению основных типов водных объектов болот, необходимо остановиться на нескольких важных, на наш взгляд, общих моментах. Во-первых, по происхождению элементы гидрографической сети могут быть первичными (остаточными; т.е. возникшими ещё до начала образования болота) или вторичными (образовались на одной из стадий развития самого болота). Во-вторых, формирование и развитие болотных водоёмов и водотоков может происходить при ак-

тивном участии человека (искусственные водные объекты) или без него (естественные водные объекты). В-третьих, разнообразие типов болот и их особенности распространения обуславливают существование водных объектов болот в определённом диапазоне экологических условий, влияющих на изменения ряда морфологических характеристик (например, болотные озёрки в северной подзоне тайги имеют бóльшую глубину и площадь, нежели в южной).

Ниже охарактеризованы основные группы и типы внутриболотных объектов болот. Для простоты восприятия все подгруппы и типы водных объектов содержат номера (согласно Таблице 1.3) и аббревиатуру «ВОБ» (что означает «водный объект болота»).

**Группа 1. Типичные водные объекты на болоте** (или объекты с постоянно открытой поверхностью воды). Это объекты с постоянной открытой водной поверхностью (могут отчасти зарастать высшей водной растительностью) и отсутствием торфообразовательного процесса. Основное их отличие от сходных «неболотных» водных объектов заключается в генетической связи с болотом (либо с момента формирования в результате болотообразовательного процесса, либо за существенный период времени). К этой группе относятся болотные озёра, болотные озёрки, озёрки выклинивания, открытые ключи, болотные реки, болотные ручьи, межозерковые протоки, карьеры и канавы на торфяниках. К данным объектам применимы традиционные/классические методы гидрологии и гидробиологии.

**ВОБ–1.1. Естественный водоём** [*англ.*: water body] – водный объект в углублении участка суши, характеризующийся замедленным движением воды или полным его отсутствием.

**ВОБ–1.1.1. Болотное озеро** [*англ.*: bog lake, mire lake] – естественный водоём, имеющий ясно выраженное ложе и расположенный внутри болотного массива или граничащий с ним. Для озёр характерно наличие большого объёма свободной воды. Как правило, они являются проточными. Озёра не являются структурными элементами болотных фаций, но при этом находятся в тесной взаимосвязи с окружающими их болотными участками. В целом, болотные озёра различаются А) по происхождению или времени образования по отношению к болоту на *первичные* и *вторичные*; Б) по положению в ландшафте – *центральные* (близ центра болотного массива) и *краевые* (на окрайке) (в ряде случаев может примыкать к суходолу, граничащему с болотом); В) по наличию стока – *бессточные*, *сточные* и *проточные*; Г) по стадии развития (дистрофное, оли-

готрофное, мезотрофное, евтрофное), а также по морфометрии, грунтам, гидрохимическому режиму, характеру берегов и т.д.

*Первичное болотное озеро (остаточное озеро)* [англ.: primary mire lake]<sup>6</sup> – болотное озеро, являющееся остаточным от ранее существовавшего водоёма, подвергнувшегося заторфовыванию в течение длительного времени. Формируются преимущественно в котловинах и впадинах ледникового происхождения. Размеры таких озёр колеблются, но могут достигать нескольких км<sup>2</sup>, общая глубина превышает мощность торфяных залежей прилегающих участков. Первичные озёра часто на верховых (в особенности выпуклых) болотах являются генетическими центрами болотных массивов. При этом на современном этапе развития они занимают наивысшее положение относительно поверхности болота, а уровень воды в них на несколько метров (до 5–8 м) превышает таковой на периферии/окрайке.

*Вторичное болотное озеро* – болотное озеро, образующееся в результате скопления воды на поверхности болотных западин в условиях расчленённого рельефа и неравномерного роста болота. Глубина данных озёр всегда меньше мощности торфяных залежей примыкающих участков. Как правило, они бессточные.

**ВОб–1.1.2. Болотное озерко** (микроозерко) [англ.: pool, hollow-pool] – естественный водоём, возникающий на уже сформировавшемся болотном массиве, имеющий площадь водного зеркала менее 5 тыс. м<sup>2</sup>. В ряде случаев (например, Батуев, 2010) болотные озерки подразделяют на микроозерки (площадь водного зеркала от 100 до 600 м<sup>2</sup>) и собственно озерки (площадь водного зеркала от 600 до 5 000 м<sup>2</sup>). Они бессточные, располагаются, как правило, группами и встречаются преимущественно на олиготрофных болотных массивах с резко или слабо выпуклой формой поверхности и грядово-мочажинным микрорельефом. Озерки не пересыхают в силу незначительных разносторонних и сезонных колебаний уровня воды, а наиболее глубокие из них способны сохраняться тысячелетиями.

В зависимости от положения в пределах болотного массива/болотной системы различают три группы озерков:

а) *водораздельные болотные озерки* (формируются в центральных частях крупных олиготрофных болот с уплощённой поверхностью; развиваются по мере деградации

---

<sup>6</sup> Существуют местные названия для болотных озёр (как группы объектов). Например, в Карелии небольшие озёра, расположенные среди болотных массивов, называют «ламбами», «ламбушками» или «ламбинами». Хотя в ряде случаев в быденном понимании перечисленные названия применяются просто к очень малым неглубоким озёрам.



растительного покрова мочажин, вследствие затруднённости стока и застоя атмосферных осадков);

б) *склоновые болотные озёрки* (формируются на склонах с малым уклоном (порядка  $0,0005^\circ$ ) пологовыпуклых и плосковыпуклых олиготрофных болот; более или менее равномерно разбросаны по площади склона болота);

в) *контактные болотные озёрки* (формируются в подножии выпуклых олиготрофных болот в местах их контакта с прилегающими массивами болотной системы в результате выклинивания на поверхность вод в местах встречи водных потоков, направленных на встречу друг другу; как правило, вытянуты в виде цепочки в 2–3 ряда и охватывают выпуклость болотного массива по очертанию одной горизонтали полукольцом).

**ВОБ–1.1.3. Озёрко выклинивания** (реже *топь выклинивания*) – несосредоточенный выход подповерхностных вод на участок поверхности болота. В таких водных объектах имеется повышенное содержание минерального компонента, что внешне выражается в появлении в его акватории и по его периметру евтрофных видов растений.

**ВОБ–1.1.4. Открытый ключ** (*бочаг, родник*) на болоте [*англ.*: spring] – сосредоточенный естественный выход внутризалежных или подзалежных вод на дневную поверхность в пределах болота.

**ВОБ–1.2. Естественный водоток** [*англ.*: water course] – водный объект, характеризующийся движением воды в направлении уклона в углублении земной поверхности. Подгруппа представлена болотными реками, болотными ручьями, межозерковыми протоками. Они могут встречаться на болотах всех типов, но лишь на крупных массивах и системах составляют один из основных элементов гидрографической сети. Болотные водотоки текут в торфяных берегах. Как правило, имеют малые уклоны (порядка нескольких десятитысячных градуса и реже больше), что обуславливает медленное течение и сравнительно небольшие расходы воды. Величина водосборной площади болотных рек и ручьёв изменяется от 0,1 до 100 км<sup>2</sup>, а морфометрия русел сильно колеблется (длина от 0,5 до 20 км; ширина от 1 до 10 м, глубина от 0,5 до 5 м) (Романова, 1953, с. 70). Они могут быть первичного или вторичного происхождения.

**ВОБ–1.2.1. Болотная река** [*англ.*: mire river] – естественный водоток значительного размера на болоте, питающийся за счёт поверхностного и подземного стока со своего водосбора и имеющий чётко выраженное русло. В литературе (например, Богдановская-Гиенэф, 1969) к таким водотокам часто применяют термин «*речка*» (это небольшой во-

доток длиной <20 км, текущий в долине со слабо выраженными элементами поймы).

**ВОБ–1.2.2. Болотный ручей** [англ.: river] – естественный постоянный или временный небольшой водоток на болоте. Как правило, ручьи имеют длину не более 10 км и текут в слабо разработанной долине без выраженной поймы.

*Первичная река* (крайне редко – ручей) – водоток, сформировавший своё русло в минеральном грунте ещё до образования самого болота. При развитии болота берега первичных рек заболачиваются, дно заторфовывается и русло отрывается от минерального дна. Как правило, данные водотоки протекают по ложбинам дна болотных систем, разделяя отдельные болотные массивы, а их исток лежит за пределами болота или они питаются водами мощных проточных топей. Первичные реки у выхода из болота прорезают минеральные грунты и впадают во внешние водоприёмники<sup>7</sup> (более крупные реки или озёра).

*Вторичный ручей* (реже – малая река) – водоток, возникший уже на сформировавшемся болотном массиве. Русло данных водотоков всегда лежит целиком в торфяной залежи болотного массива, степень его выработанности во многом зависит от свойств самих залежей и поверхности болота. Как правило, они берут начало из болотных озёр или питаются топиями, могут впадать во внутренние водоприёмники, переходить в слабопроточные топи или теряться в болоте. Они по большей части мелководны.

**ВОБ–1.2.3. Межозерковая протока** – водоток, соединяющий болотные озёра или болотные озерки. Исследования в Западной Сибири (Качалова, 1976) показали, что часть из них действует лишь в период стояния высоких уровней воды на озёрах (в период весеннего половодья и/или летне-осенних дождевых паводков), а в засушливые летние периоды они пересыхают. Данные водные объекты можно подразделить на *соединяющие* (с плохо выраженным руслом) и *дренирующие* (с выраженным руслом) межозерковые протоки.

На основании современного состояния русел (или отдельных их участков) все болотные водотоки могут быть также разделены на объекты: а) *с открытым руслом*; б) *с зарстающим* [высшей водной растительностью] *руслом*; в) *с прерывистым руслом* (сплошь заросшие участки чередуются с выработанным руслом); г) *глухие* (или «подмоховые»; русло теряется в моховом покрове и торфяной залежи и не достигает границ бо-

---

<sup>7</sup> **Водоприёмник** – место, куда с помощью водоотводов собирается вода с прилегающей территории (водоток, водоём, лощина).

лотного массива)<sup>8</sup>.

**ВОБ–1.3. Искусственный водный объект** – водоём или водоток, имеющий антропогенное или зоогенное происхождение.

**ВО–1.3.1. Торфяной карьер** [*англ.*: peat quarry] – совокупность горных выработок<sup>9</sup> на торфянике, образованных при добыче торфа как полезного ископаемого открытым способом, как правило, заполненных водой.

**ВО–1.3.2. Канáва** (*осушительный канал*) на торфянике [*англ.*: drain, draining ditch] – искусственно созданная открытым способом выработка торфа, предназначенная для отвода болотных и болотно-грунтовых вод с осушаемого торфяного болота.

Карьеры и канавы представляют собой копани на торфяниках [*англ.*: peatland excavated pond, peatland dig out pond], т.е. малые искусственные водные объекты, созданные на торфяном болоте путём выемки грунта. Объекты данной группы возникают в результате решения утилитарных задач и их размеры, форма и количество соответствуют их достижению. На осушаемых болотах, осушенных и выработанных торфяниках, находящихся на различных стадиях регенерации/восстановления (Панов, 2006а; Войтехов, 2011) копаные водные объекты фактически являются базовым элементом их гидрографической сети, искусственно формируя систему стока. Различают два основных вида копаней на торфяниках по выполняемым функциям (добыча торфа, отведение воды), которые являются техногенными аналогами естественных водоёмов и водотоков.

**ВО–1.3.3. Бобровый пруд** на болотном водотоке [*англ.*: beaver pond] – водоём, возникший при строительстве бобрами плотины на болотном ручье и болотной реке.

**Группа 2. Смешанные водные объекты на болоте** (или объекты с периодически открытой поверхностью воды). В эту группу включены объекты с временной открытой водной поверхностью и гипергидрофильной растительностью, торфообразование идёт периодически (характерен то гидрогенный, то болотный тип осадконакопления), но закономерное образование и накопление торфяных отложений способствует росту и развитию болотного массива в целом. Данная группа объединяет три подгруппы объектов: мочажины, топи, заливаемые поймы в болотном ландшафте. Для их изучения частично применимы методы традиционной гидрологии и гидробиологии. Объект исследуется в

---

<sup>8</sup> И.Д. Богдановская-Гиенэф (1948, с. 18–19) под «*глухими речками*» подразумевала заросшие сплавиной бывшие водотоки, расположенные в проточных топях. Эти образования в классификации Е.А. Романовой (1953) отнесены к группе проточных топей, представляя транзитные внутриболотные ложбины стока.

<sup>9</sup> **Горная выработка** – искусственная полость, сделанная в недрах земли или на поверхности.

виде комплекса, форма которого отражает его гидрологический режим.

**ВОБ–2.1. Мочажина** [англ.: hollow] – замкнутое между положительными формами микрорельефа (грядами, кочками) обводнённое понижение на болоте. Мочажины могут иметь различные размеры, конфигурацию, особенности растительного покрова, уровень болотно-грунтовых вод и, как правило, не имеют значительных участков открытой воды и вторичны по своему происхождению. Обычно их делят на несколько типов в соответствии с эдификатором растительного покрова.

**ВОБ–2.1.1. Травяные мочажины** преимущественно формируются в виде вымочек в ковровом микрорельефе, либо существуют изначально и уже в процессе развития болота среди них начинают возникать гряды. Могут иметь разные размеры и трофность.

**ВОБ–2.1.2. Моховые мочажины** являются неотъемлемым компонентом верховых болот и входят в состав кочковато-мочажинных, грядово-мочажинных и грядово-мочажинно-озерковых комплексов. Отличительной особенностью служит наличие хорошо развитого мохового яруса (как правило, из сфагновых мхов).

**ВОБ–2.1.3. Денудированные мочажины** («мочажины римпи», «водорослевые», «регрессивные», «деградирующие», «чёрные» мочажины) являются узловой стадией развития грядово-мочажинных дистрофных комплексов на верховых болотах. В результате регрессивных явлений исчезает сфагновый покров, формируется обнажённая поверхность торфа, покрытая коркой печёночников и водорослей. Развитие данных мочажин проходит в условиях резко переменного режима увлажнения в сторону формирования болотных озерков.

**ВОБ–2.2. Топь** [англ.: lagg, marginal fen, carpet<sup>10</sup>] – элемент поверхностной гидрографической сети болот, представляющий из себя сильно переувлажнённый участок массива без определённого ложа или русла, перемещение воды в котором происходит частично путём поверхностного стока и частично путём фильтрации в верхних слоях торфяной залежи. Топи, как правило, не имеют сплошь открытой поверхности воды (за исключением весеннего и осеннего повышения уровня во время таяния снега или выпадения обильных дождей) (Романова, 1953, с. 72). Растительный покров топей во многом зависит от особенностей их положения в пределах болотного массива, стадии развития и региональными особенностями. Гидрологи болот считают, что участки болот, занятые

<sup>10</sup> Между англо- и русскоязычными переводами одних и тех же терминов существуют противоречия. Например, термин «*carpet*» обозначает топь, однако, переводится как «ковёр». Для ковров (как формы микрорельефа) используют термин “*lawn*” (Rydin, Jeglum, 2013).

топями, могут рассматриваться в равной мере и как элементы гидрографической сети, и как особые типы болотных участков (Иванов, 1953).

Классификация топей основана на сочетании интенсивности водообмена, отражающемся в проточности/застойности воды, и их приуроченности к определённым элементам болотного массива.

**ВОБ–2.2.1. Застойная топь** – топь, почти не имеющая уклона и явно выраженного стока воды. Они встречаются на выпуклых верховых болотах и обычно подразделяются на две подгруппы (Романова, 1953, с. 73):

а) *водораздельная топь* – застойная топь уплощённых участков местных водоразделов болота (имеют атмосферное питание; уровень грунтовых вод и поверхности мохового покрова совпадает, растительный покров представлен травяными разреженными ценозами и рыхлой моховой дерниной);

б) *прибереговая топь* – застойная топь бессточных понижений на окрайках болота (примыкают к заболоченным суходолам с повышенным уровнем грунтовых вод; характерно питание водами, стекающими с вышерасположенных участков болота, а иногда и грунтовыми водами суходола; вода временами застаивается на поверхности топи, образуя открытое зеркало; как правило, мелкозалежные).

**ВОБ–2.2.2. Проточная топь** – топь, характеризующаяся перемещением воды путём поверхностного стока в периоды максимального увлажнения болотных массивов или реже в течение всего вегетационного сезона. По характеру образования и питания могут быть разделены на три группы (Романова, 1953, с. 74–77):

а) *топь приостровная* (топь за минеральным островом) – проточная топь, образующаяся в виде суживающихся полос вниз по уклону за внутриболотным минеральным островом (в зависимости от обилия и обеспеченности потока эти топи оканчиваются ручьями или теряются в болоте; наиболее развиты в районах с лёгкими (песчаные и моренные супеси) грунтами, а также в районах с карстовыми явлениями; преобладают мезо- и олиготрофные фитоценозы;

б) *топь выклинивания* – проточная топь, образующаяся в результате выклинивания вод из более глубоких слоёв торфяных залежей и стекания воды по деятельному горизонту болота с прилегающих болотных участков и/или массивов (приурочены к склонам и подножью склонов, как правило, пологовыпуклых верховых болотных массивов и систем; растительность носит мезотрофный травяно-сфагновый характер; подразделяются

на топи выклинивания с рассредотачивающимся или сосредотачивающимся потоком);

в) *топь транзитная*<sup>11</sup> – проточная топь, образующаяся в ложбине стока и питаемая водами, втекающими в болото с вышерасположенных суходолов и атмосферными фильтрационными водами с прилегающих частей внутриболотного водосбора (расход воды внешнего притока идёт транзитом через всё болото; встречаются на болотах всех типов; подразделяются (по месту положения в пределах болотного массива) на внутриболотные ложбины стока и береговые ложбины стока (или лагг)).

Гидрологи (Иванов, 1953; Романова, 1961 и др.) выделяют ещё один тип топей – «*фильтрационную топь*» (топь, со стоком в направлении общего уклона поверхности путём фильтрации через многократно повторяющиеся гряды). Выделяют два подтипа: грядово-мочажинная топь и грядово-озерковая топь (это фильтрационные топи, представляющие собой чередование гряд с мочажинами/озерками). Однако мы склонны рассматривать их вне топяной группы, как самостоятельные объекты (ВОБ–2.1.2. Моховая мочажина; ВОБ–1.1.2. Болотное озерко). Проточные и застойные топи это всё же обширные обводнённые понижения со слабо развитым или сильно фрагментарным микро-рельефом, тогда как «фильтрационные топи» представляют собой участки болота, где достаточные площади занимают не только сами эти мочажины и озерки, но и гряды, причём эти элементы вытянуты в направлении, перпендикулярном общему уклону поверхности и направлению стока воды (а не вдоль его).

**ВОБ–2.3. Заливаемая болотная пойма** (*заливаемая пойма в болотном ландшафте*) [*англ.*: floodplain mire] – часть речной долины реки, сложенной торфами и наносами, находящейся выше русла, периодически заливаемой (затопляемой) в половодье или во время паводков. Обычно характеризуется евтрофным характером растительности, медленным торфонакоплением. Как и топи, заливаемые болотные поймы можно в равной мере рассматривать и как смешанный водный объект на болоте, и как отдельный болотный участок и даже болотный массив (последний вариант развит в неразработанных поймах малых болотных рек).

**Группа 3. Нетипичные водные объекты на болоте** (или подповерхностные, внутризалежные и подзалежные объекты). Это объекты, связанные исключительно с болотами и возникающие (или даже обуславливают) в процессе болотообразования, постоянно скрытые (как правило, внутри торфяных залежей, а также под ними и под по-

<sup>11</sup> И.Д. Богдановская-Гиенэф (1948, 1969) этот подтип водного объекта называла «*ложбины и полосы стока*».

верхностью) под болотной (или водно-болотной) растительностью. К ним относятся деятельный горизонт, сплавины и плавучие острова, несколько типов внутризалежной воды. Методы и методики традиционной гидрологии и гидробиологии не применимы, необходима разработка и использование методов и методик гидрологии болот и гидробиологии болот.

**ВОБ–3.1. Деятельный горизонт болота** (торфогенный слой, акротелм) [англ.: acrotelm] – слой активного водообмена в болоте, являющийся переходным от торфяной залежи к поверхности живого растительного покрова. В данном слое происходит постоянный процесс торфонакопления, интенсивность которого зависит от периодически осуществляемого открытого стока с болота (зависит от динамики уровней болотных вод). По своей сути наличие деятельного горизонта (=водный объект) и делает болото объектом Водного кодекса России (в понимании простой гидрологии). Данный объект может различаться по отношению к гидрологическому режиму и изменению объёма воды в течение вегетационного сезона, что часто отражается в характере биоценозов. Так, деятельный горизонт в травяных и травяно-моховых биоценозах менее устойчив к сезонным колебаниям, нежели, например, он же, но в моховых.

**ВОБ–3.2. Сплавина** [англ.: trembling bog, quaking bog, floating bog] – природное образование, представляющее собой насыщенный водой растительный ковёр из сосудистых растений, мохообразных и их остатков разной степени разложения, лежащий на поверхности воды и обычно связанный с берегом. Генетически со **сплавинами** связаны **плавучие острова** (*дрейфующие острова*), которые по сути отличаются лишь тем, что имеют возможность свободно перемещаться по акватории водоёма. Данные объекты могут подразделяться на *опускающиеся* и *плавающие* и со всплывающей торфяной основой или без неё.

**ВОБ–3.3. Внутризалежная вода.** Это подгруппа включает разнообразные водные объекты, сосредоточенные не на поверхности, а внутри торфяного тела. Огромная роль в познании объектов «внутризалежных вод», их природы и необходимости изучения, принадлежит И.Д. Богдановской-Гиенэф (1948, 1953, 1955, 1969). К данной подгруппе водных объектов она относила следующие типы: **погребённые водоёмы** [внутризалежные/подзалежные водоёмы], **водные интрузии**, **водные жилы**, **водные прослойки**. На наш взгляд к этой подгруппе должны быть отнесены ещё **внутризалежные ручьи и речки**, а также по своей сути близкие к ним зоогенно образованные в результате дея-

тельности бобра **подмоховые каналы** (см., например, работу Н.А. Завьялова, 2017). В целом данные типы водных объектов отличаются по морфологии, местоположению внутри торфяного тела, характеру проточности/застойности, генезису.

#### **Группа 4. Случайные и временные водные объекты на болоте**

Это группа объектов, образование которых не подчиняется природным закономерностям и связано с антропогенным воздействием или случайным фактором. Как правило, это очень небольшие и непродолжительно существующие водные объекты. К таковым, на наш взгляд, относятся следы от пешего или транспортного хода, в которых скапливается вода. Необычным примером может служить воронка/рытвина/яма от падения снаряда или даже самолёта (подобное неоднократно случалось в первой половине XX века). Необходимость и ценность исследований подобных водных объектов дискуссионна, но всё же возможна (вероятно, к ним более применимы методы, используемые для изучения мочажин).

**Группа 5. Неводные объекты на болоте.** В данную группу входят компоненты болот функциональность которых меняется в зависимости от особенностей роста торфяного болота, и которые характеризуют болото как сушу (а не как водный объект). К изучению таких объектов применимы методы гидрогеологии. Для решения основных гидробиологических задач данные объекты имеют очень опосредованное отношение.

Неводными объектами болота становятся такие компоненты, водно-физические свойства которых приближаются к нижнему естественному пределу. Например, торф влажностью  $\leq 88\%$  становится структурно-геологическим элементом, влияющим на движение воды в болоте (играя в основном роль водоупора). На неводные свойства торфа (кроме его влажности) влияет степень его разложения, рост значения которой снижаются фильтрационные показатели такого торфа, а увеличение его пластичности при этом приводит к гидроизоляции торфяной залежи или её частей. При сочетании влажности и степени разложения торфа (что соответствует его плотности) появляется способность торфа плавать (Бирюков, Тарунина, 1967). Плотность торфа также связана с его возможностью сохранять устойчивость к внешнему механическому воздействию. Поэтому торф при одних условиях своего состояния играет роль суши, а при иных условиях, неводные свойства торфа могут становиться водными (например, чрезмерное увеличение его влажности и степени разложения ведёт к повышению текучести торфа из-за резкого уменьшения его способности пропускать воду) (Панов, 2005, 2014).



К неводным объектам относится минеральный компонент, который может составлять до 50% торфяной массы в отдельных слоях и до 5–10% от всей массы торфяной залежи. Ещё одним неводным компонентом болот следует считать объём стволовой и пнёвой древесины (до 3–5% от объёма торфяной залежи). В некоторых случаях куски древесины способствуют образованию мелких жил воды в залежи, хотя, в целом, роль древесины в развитии болота малоизучена.

К неводным объектам на болотах функционально можно отнести повышенные части его поверхности, масса которых воздействует на залежь и изменяет его гидродинамику. Подобные повышения (обладают массой входящих в них растений, отмершего органического материала и частично торфа над уровнем воды) в большей степени ведут себя как плавающие объекты или элементы структуры, влияющие на регулирование водного режима в болоте (Панов, 2011). Таким образом, неводные объекты болот выполняют функции их устойчивости и развития, а водные объекты приобретают благодаря этому свои оптимальные размеры, регулирующие их допустимым в этом случае гидрологическим режимом.

Некоторые водные объекты болот (мочажины, озёрки, западины) в сочетании с положительными формами микрорельефа (буграми, грядами, кочками, коврами) способны на болотах образовывать болотные комплексы. Комплексы характеризуются не столько как устойчивые комбинации различных фитоценозов, сколько как сочетания различных форм микрорельефа, микроформ и/или микротопов (Минаева, Сиринов, 2011). Выраженность того или иного болотного комплекса зависит от размера массива и является исключительно функцией его водосборной площади (Юрковская, 1992, 2021). Болотные комплексы описаны в литературе весьма подробно (Аболинов, 1914; Богдановская-Гиенэф, 1928, 1936; Кац, 1928; Цинзерлинг, 1938; Пьявченко, 1953, 1962, 1985б; Романова, 1953, 1961; Лопатин, 1954; Иванов, 1956; Юрковская, 1959б, 1968, 1992; Нищенко, 1960, 1964; Мазинг, 1965; Боч, Василевич, 1980; Кузнецов, 1981, 1982; Елина и др., 1984; Прейс, 1990; Смагин, 2014; Weber, 1902; Osvald, 1923 и др.). На верховых болотах наиболее развиты и/или распространены грядово-мочажинные, грядово-озерково-мочажинные, грядово-озерковые, грядово-топяные, кочковато-топяные, коврово-мочажинные комплексы.

## 1.2. Биоэкологические изыскания на водных объектах болотных экосистем

### 1.2.1. История и современное состояние

Объекты гидрографической сети – неотъемлемые компоненты болот, потому не удивительно, что интерес исследователей к ним, их своеобразию и причинам их возникновения, зародился на заре становления болотоведения как науки. Например, уже при первых изысканиях прибалтийских болот возникали и решались вопросы о происхождении и развитии болотных озёр и озерков (Klinge, 1889; Mühlen, 1918: цит. по: Мазинг, 1963). Однако общий уровень развития науки того времени не позволял разрешить ряд сложных вопросов болотной гидрографии. Активное изучение водных объектов болот началось в СССР в 1920-е–1940-е гг. и связано, прежде всего, с работами А.Д. Дубаха (1936, 1944), И.Д. Богдановской-Гиенэф (1936, 1948, 1953, 1955, 1969 и др.), К.Е. Иванова (1949, 1953, 1956, 1957, 1969, 1974, 1975, 1983 и др.), Е.А. Романовой (1953, 1960, 1961, 1964, 1980), В.В. Романова (1953а, 1953б, 1961, 1962) и и продолжились их учениками и последователями (Гидрология ..., 2009; Маслов, 2009; Гидрометеорологический ..., 2019; и др.). Нельзя не отметить и исследования лимногенеза, способствующие пониманию процессов формирования и развития озёр в условиях болотообразования/ацидификации (Салазкин, 1976; Абросов, 1982 и др.; Китаев, 2007; и др.).

С позиций гидробиологии болота редко становятся объектом исследований отечественных исследователей, что косвенно подтверждается анализом библиографических указателей. Лишь в 30 публикациях, из более чем 5 000 приведённых в ретроспективных библиографиях по гидрофильным растениям России и сопредельных территорий (Кузьмичев, 2002; Гарин, 2006) за период с 1801 по 2006 гг., затрагиваются проблемы зарастания именно водных объектов болот. В библиографических изданиях, посвящённых планктону континентальных водоёмов (Планктон ..., 1979а, 1979б, 1980, 1981, 1984) и охватывающих период с 1961 по 1982 гг., приводится более 8800 публикаций<sup>12</sup>, из которых информация о болотах содержится лишь в 40 (0,45% от общего числа изданных в СССР работ).

Слабая разработанность данной тематики в некой степени отражается и в учебной литературе. Анализ содержания основных отечественных учебников по гидробиологии (Зернов, 1934, 1949; Березина, 1953, 1973; Константинов, 1967, 1986; Кожова, 1987; Се-

<sup>12</sup> В действительности количество источников в указателях значительно больше. Это связано с библиографическими особенностями структурирования цитат внутри изданий, когда материалы и тезисы докладов различных конференций объединены под общим заголовком сборника, а не расписаны как отдельные/самостоятельные публикации.

мерной, 2008; Зилов, 2009 и др.) показывает, что болотам уделено крайне мало внимания и материалы о них уместаются, как правило, в 0,2–0,3 печатных листа (при общем объеме книг от 26 до 36 листов). Некоторым исключением может служить обзорная работа профессора И.А. Киселёва (1950) «Жизнь в болотах и болотных отложениях», опубликованная в третьем томе книги «Жизнь пресных вод СССР». Специальные отечественные издания по гидробиологии болот нами не обнаружены<sup>13</sup>.

В настоящем разделе рассмотрим биоэкологическую изученность водных объектов болотных экосистем в трёх направлениях: а) данных объектов в целом; б) основных типов водных объектов болот; в) отдельных структурных компонентов. Речь не идёт об исчерпывающем анализе, т.к. на наш взгляд детальное описание и анализ истории гидробиологических исследований болот заслуживает отдельной самостоятельной работы.

Историю биоэкологических изысканий водных объектов болот в целом (в основном в прежних границах СССР) представим, используя метод составления хронологических таблиц. Метод позволяет представить информацию в виде хронологического обзора основных/ключевых работ/событий, сыгравших заметную роль в развитии гидробиологии болот. Подобные периодизации составлены для «родительских» к гидробиологии болот наукам: общей гидробиологии (Протасов, Карпинский, 2011), экологии (Розенберг, 1992), болотоведению (Боч, Мазинг, 1979; Копенкина, 2015). Мы ни в коей мере не претендуем на исчерпываемость и полноту обзора, отдавая себе отчёт в его некоторой субъективности, однако, надеемся, что ниже приведённая подборка позволит сформировать представление об истории становления, развития и перспективах биологических исследований водных объектов болотных экосистем.

#### Хронологическая таблица развития гидробиологии болот в России и СССР<sup>14</sup>

**1810** – первая инструкция по осушению болот (Г. Энгельман).

**1873–1898** – проведение специальных экспедиций для исследования болот в западных районах Европейской части России под руководством И.И. Жилинского и И.К. Августинович.

**1874** – «Об осушении болот в целом и в Полесье в частности» (В.В. Докучаев).

**1885** – первый курс лекций по тельматологии (=болотоведению) в Дерптском университете (Тарту) (И. Клинге).

**1888–1889** – «Болота Петербургской губернии» (Г.И. Танфильев).

<sup>13</sup> Мы не берём в расчёт авторское учебное пособие «Методы и методики гидробиологического исследования болот» (Филиппов и др., 2017), вышедшее в свет меньше года назад.

<sup>14</sup> В данную периодизацию намеренно не были включены диссертационные исследования по гидробиологии болот и близким к ней дисциплинам (их список приводится нами отдельно в Приложении А и насчитывает 261 диссертационную работу).

- 1897** – организация пресноводной биологической станции (оз. Бологое; основатель И.П. Бородин) [в 1908 г. Бородинская биостанция перенесена на оз. Селигер, в 1926 г. – на оз. Пертозеро (Карелия) и получила название Кончезерская; в наст. время – учебно-научная база Петрозаводского университета].
- 1898** – «Болота средней России» (А.Ф. Флёров) – первое районирование болот Европейской России.
- 1903** – краткий обзор «Болота и торфяники» (Г.И. Танфильев).
- 1908** – организация Г.А. Кожевниковым постоянной биологической лимнологической станции в Косино.
- 1908–1910** – организация по инициативе С.Н. Скадовского Гидрофизиологической лаборатории (Звенигород).
- 1909** – первая программа для изучения болот (В.Н. Сукачёв).
- 1910** – организация первой болотной экспериментальной опытной станции в Тоома (Эстония).
- 1912** – открытие болотной станции под г. Минск (Беларусь); начало издания журнала «Болотоведение (вестник культуры и изучения болот и луговодства)».
- 1914–1915** – опубликованы три основополагающие работы русского болотоведения: «Опыт эписинтологической классификации болот» (1914, Р.И. Аболин), «Болота и торфяники, их развитие и строение» (В.С. Доктуровский) [1915 – 1-е изд., 1935 г. – 2-е изд.], «Болота, их образование, развитие и свойства» (В.Н. Сукачёв) [1915-е изд., 1926 г. – 2-е изд., 1973 г. – 3-е изд.].
- 1914–1930** – курс гидробиологии в Московской высшей рыбохозяйственной школе (С.А. Зернов).
- 1915** – создание Русского ботанического общества (РБО; в советское время ВБО – Всесоюзное ботаническое общество).
- 1916** – открытие Торфяной академии в Минске; создание «Ботанического журнала».
- 1918** – основание «Главторфа» – первой государственной организации торфяной промышленности в России.
- 1921** – организация «Инсторфа» – первого научно-исследовательского института по исследованию торфа (в Москве – основное отделение, в Минске, Киеве, Ленинграде, Свердловске – филиалы); основание Центральной торфяной опытной станции (ЦТОС); создание высшего учебного заведения – Торфяного института (Москва) [позднее переведён в Тверь и сменил несколько раз название: Калининский/Тверской государственный политехнический институт; ныне – Тверской государственный технический университет]; издание «Русского гидробиологического журнала» (1921–1929 гг.).
- 1922** – начало публикации «Известий научно-экспериментального торфяного института» [название в дальнейшем несколько раз менялось: Труды Московского научно-исследовательского торфяного института (с 1928 по 1939 гг. – 18 выпусков); Труды Московского (Калининского) торфяного (политехнического) института (с 1950 по 1975 гг. – 26 выпусков); Труды Инсторфа (с 2009 г. по наст. время)].
- 1923** – организация Северо-Кавказской гидробиологической станции при Горском сельскохозяйственном институте (Владикавказ; основатель и рук. Д.А. Тарноградский) [просуществовала до 1941 г.]; статья «Предварительные результаты ботанического и зоологического исследования сапропеля некоторых озёр Средней России» (Б.В. Перфильев, В.М. Рылов).
- 1924** – организация С.А. Зерновым кафедры гидробиологии в Московском университете; основание журнала «Торфяное дело».
- 1925** – работы по изучению роста болот (М.И. Юрьев); организация первых научно-исследовательских стационарных работ на болотах (Д.А. Герасимов).
- 1926–1928** – гидробиологические исследования болот Звенигородской биостанции (Москва).
- 1927** – первый «Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях» (Л.Л. Росолимо).
- 1928** – крупные статьи «Растительный покров верховых болот русской Прибалтики» (И.Д. Богдановская-Гиенэф) и «О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и ме-

- ридиональной зональности» (Н.Я. Кац).
- 1929** – организация К.М. Дерюгиным кафедры ихтиологии и гидробиологии в Ленинградском университете (ныне Санкт-Петербургского государственного университета); статья «Торфяник как растущее тело» (В.В. Кудряшов).
- 1930** – первая обобщающая работа о верховых болотах Западной Сибири – «Верховые болота Нарымского края» (А.Я. Бронзов); начало добычи торфа фрезерным способом.
- 1931** – организован (по инициативе директора С.А. Зернова) гидробиологический отдел в Зоологическом институте АН СССР.
- 1932** – «Торф, его происхождение, залегание и распространение» (Д.А. Герасимов) [2010 г. – 2-е изд.].
- 1933** – первый «Атлас растительных остатков в торфе» (Н.Я. Кац, С.В. Кац) [далее выходили переработанные и дополненные атласы в 1946, 1965, 1977 гг.].
- 1934** – учебник «Общая гидробиология» (С.А. Зернов) [1949 – 2-е изд.]; обобщающая сводка «География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР» (Ю.Д. Цинзерлинг); первый количественный анализ микробной флоры болот в статье «Количество и распределение микроорганизмов в верховых торфяниках» (Д.А. Бегак, Н.М. Беликова).
- 1934–1936** – первые исследования болот с помощью самолёта.
- 1936** – книга «Очерки по гидрологии болот» (А.Д. Дубах); обзор по изучению динамики поверхности болот (Н.Я. Кац с соавторами).
- 1938** – создание (по инициативе А.П. Шенникова, Н.А. Морозова и В.Л. Комарова) Верхневолжской базы АН СССР (пос. Борок, Ярославская обл.) [в 1947 г. преобразована в Биологическую станцию им. Н.А. Морозова АН СССР, 1956 г. – Институт биологии водохранилищ АН СССР, с 1962 г. – Институт биологии внутренних вод АН СССР, в настоящее время – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН]; предложения по классификации болот, описания формаций болотной растительности – «Растительность болот» (Ю.Д. Цинзерлинг); монографии «Болота УРСР: растительность и стратиграфия» (Д.К. Зеров) и «Торфяные ресурсы Азиатской части СССР» (М.И. Нейштадт).
- 1939** – классическое двухтомное издание «Методы исследования болот» (ред. М.И. Нейштадт).
- 1940** – учебник «Торфяные месторождения и их разведка» (С.Н. Тюрёмнов) [1949 г. – 2-е изд., 1976 г. – 3-е изд.].
- 1940, 1949, 1950** – коллективный классический трёхтомный труд «Жизнь пресных вод СССР» (т. 1 и 2 – ред. В.И. Жадин, т. 3 – ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин).
- 1941** – учебник «Болота и торфяники» (Н.Я. Кац).
- 1944** – монография «Гидрология болот» (А.Д. Дубах).
- 1944–1947** – разработка теории биогеоценологии (В.Н. Сукачёв).
- 1946** – основание первых болотных гидрологических научно-исследовательских станций Государственным гидрологическим институтом; новые подходы к классификации болот с использованием аэрометодов (Е.А. Галкина).
- 1947** – создание Всесоюзного гидробиологического общества (ВГБО) [с 1993 г. по настоящее время – Всероссийское гидробиологическое общество при РАН (ГБО при РАН)].
- 1947–1953** – биоценологические полустационарные исследования на болотах Эстонии (Эндла, Авасте).
- 1948** – монография «Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение» (Н.Я. Кац); статья «К вопросу о движении воды в верховых болотах» (И.Д. Богдановская-Гиенэф); специализированный определитель сосудистых растений «Флора гигрофитов» (Ю.В. Рычин).
- 1949** – работы в области гидрологии болот, изучения их тепловых свойств (В.В. Романов); начало публикации тематических выпусков «Вопросы гидрологии болот» в Трудах Государственного гидрологического института [1949 г. – вып. 13; 1953 г. – вып. 39; 1957 г. – вып. 60; 1963 г. – вып. 105; 1964 г.

– вып. 112; 1965 г. – вып. 126; 1966 г. – вып. 135; 1967 г. – вып. 145; 1969 г. – вып. 157 и 177].

- 1950** – организация по инициативе В.Н. Сукачёва лаборатории лесного болотоведения в Институте леса АН СССР (Москва; рук. Н.И. Пьявченко) [с 2006 г. – лаборатория лесного болотоведения и мелиорации ИЛАН РАН]; обзорная гидробиологическая статья «Жизнь в болотах и болотные отложения» (И.А. Киселёв).
- 1950** – статья в сборнике «Методы исследования болот» (И.Д. Богдановская-Гиенэф).
- 1951** – организация сектора болотоведения и мелиорации в Карело-Финской базе АН СССР (Петрозаводск; рук. Л.Я. Лепин) [позднее – лаборатория болотоведения Института биологии Карельского филиала АН СССР, с 1991 г. – лаборатория болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН]; опубликована единая «Классификация видов торфа и торфяных залежей».
- 1953** – разработка теории движения воды на болотах – «Гидрология болот» (В.К. Иванов); биогеоэкологические стационарные исследования болот (Н.И. Пьявченко *и др.*); статья «Типы внутризалежной воды» (И.Д. Богдановская-Гиенэф).
- 1954** – эксперименты по пересадке сфагновых мхов (В.Д. Лопатин).
- 1955** – монография «Бугристые торфяники» (Н.И. Пьявченко).
- 1957** – монографии «Основы гидрологии болот лесной зоны» (В.К. Иванов) и первый обзор по палеогеографии на основании палинологических данных – «История лесов и палеогеография СССР в голоцене» (М.И. Нейштадт).
- 1959** – «Атлас определения растительных остатков, встречаемых в торфе» (А.В. Домбровская, М.М. Коренева, С.Н. Тюремнов); статья «Прогнозирование всплывания торфа на затопленных болотах» (И.Д. Богдановская-Гиенэф).
- 1960** – первое региональное совещание, посвящённое геоботаническому исследованию болот (Тарту) [в 1963 г. вышли материалы совещания в «Учёных записках Тартуского университета. №145. Труды по ботанике, 7»]; монографии «Первичная продукция водоёмов» (Г.Г. Винберг), «Биостратификация и типология русских сапропелей» (Н.В. Кордэ) и «Методы гидробиологического исследования» (В.И. Жадин).
- 1961** – образование секции болотоведения при Всесоюзном ботаническом обществе; монографии «Гидрофизика болот» (В.В. Романов) и «Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот» (Е.А. Романова); статья «Влияние болотных вод на фауну и флору озёр» (С.В. Герд).
- 1962** – монография «Испарение с болот Европейской территории СССР» (В.В. Романов).
- 1963** – II Международный конгресс по торфу (Ленинград); монография «Лесное болотоведение» (Н.И. Пьявченко).
- 1963, 1980** – фундаментальная двухтомная монография «Планктон морей и континентальных водоемов» (И.А. Киселёв).
- 1964** – всесоюзное совещание «Современные пути и методы изучения болот» (Ленинград) [в 1967 г. вышел сборник трудов совещания «Природа болот и методы их исследования»].
- 1965** – выход в свет первого номера «Гидробиологического журнала».
- 1965, 1971, 1976, 1981, 1986, 1991, 1996, 2001, 2005, 2009, 2014** – съезды ВГБО (Москва; Кишинёв; Рига; Киев; Тольятти; Мурманск; Казань; Светлогорск; Тольятти; Владивосток; Красноярск).
- 1966, 1974** – «Программа и методика биогеоэкологических исследований» (ред. Н.В. Дылис).
- 1967** – всесоюзное совещание «Терминология болотоведения» (Ленинград); учебники для вузов «Общая гидробиология» (А.С. Константинов) [1972 г. – 2-е изд., 1979 г. – 3-е изд., 1986 г. – 4-е изд.] и «Краткий курс болотоведения» (А.А. Ниценко).
- 1968** – образование «International Peatland Society» [общество активно работает и в настоящее время]; начало проведения всесоюзных полевых семинаров-экскурсий на болотах СССР (1968 г. – Карелия;

- 1970 г. – Ямал и низовья р. Обь; 1979 г. – Эстония; 1980 г. – Вологодская обл.; 1981 г. – Тюменская обл.; 1983 г. – Литва; 1984 г. – Карелия; 1986 г. – Хабаровский край; 1988 г. – Ленинградская обл.; 1989 г. – Эстония; 1991 г. – Тверская обл.; 1997 г. – Соловецкие острова, Архангельская обл.) [без выпуска сборников трудов, кроме «Методы изучения и их охрана» (Вильнюс, 1986); «Путеводитель VIII семинара-экскурсии» (Петрозаводск, 1984); «Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга» (Ленинград, 1991)]; организация советской группы международного проекта «Телма» (Telma), занимающейся охраной болот; издание сборника «Методы определения продукции водных животных» (ред. Г.Г. Винберга) [1971 г. – переиздание].
- 1969** – всесоюзное совещание «Понятие низинного, переходного и верхового болота и фитоценоза» (Петрозаводск) [в 1972 г. вышел сборник трудов «Основные принципы изучения болотных биогеоценозов»]; обобщающая монография «Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива)» (И.Д. Богдановская-Гиенэф); совещание по экологии болот (Петрозаводск).
- 1970** – организация (по инициативе Н.И. Пьявченко) Киндасовского лесоболотного стационара (Карелия); основан журнал «Экология»; монографии «Микрофлора озёр и её геохимическая деятельность» (С.И. Кузнецов), «Коловратки фауны СССР (Rotatoria)» (Л.А. Кутикова) и «Биологическая продуктивность эвтрофного озера» (ред. Г.Г. Винберг) [о биотическом балансе оз. Дривяты].
- 1971** – фундаментальная уникальная сводка «Болота земного шара» (Н.Я. Кац).
- 1972** – всесоюзное совещание «Принципы типологии болотных массивов» (Киев) [в 1974 г. вышел сборник трудов «Типы болот СССР и принципы их классификации»].
- 1973** – публикация первого списка болот Европейской части СССР, нуждающихся в охране.
- 1974** – всесоюзное совещание «Охрана болот» (Ленинград); рабочий симпозиум «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов» (пос. Борок, Вологодская обл.) [в 1979 г. вышли материалы симпозиума в «Трудах Дарвинского заповедника. Вып. 15. Болота и болотные ягодники»].
- 1975** – всесоюзное совещание «Генезис и динамика болот» (Москва) [в 1978 г. вышел одноимённый сборник трудов (вып. 1, 2)]; монография «Основные свойства торфа и методы их определения» (И.И. Лиштван, Н.Т. Король); очерк Г.Г. Винберга по истории гидробиологии в издании «История биологии (с начала XX века до наших дней)».
- 1976** – коллективная монография «Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим»; монография «Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв» (Л.С. Козловская); обзор «Основные типы озёр гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика» (А.А. Салазкин).
- 1977** – организована лаборатории водных растений в Институте биологии внутренних вод АН СССР (ныне – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл.; рук. В.А. Экзерцев); симпозиум «Природа, динамика и генезис грядово-мочажинного комплекса» (Кириши, Ленинградская обл.); Первая Всесоюзная конференция по водным и прибрежно-водным растениям (Борок) [в этом же формате проходили научные собрания в 1988, 1993, 2000, 2003, 2005, 2010, 2015 гг.; к каждой из них был опубликован одноимённый сборник тезисов/материалов]; коллективная монография «Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири».
- 1978** – монография «Динамика органического вещества в процессе торфообразования» (Л.С. Козловская, В.М. Медведева, Н.И. Пьявченко).
- 1979** – всесоюзное совещание «Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих к ним территорий» (Березинский заповедник) [в 1981 г. вышел сборник материалов совещания «Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий»]; фундаментальная монография «Экосистемы болот СССР» (М.С. Боч, В.В. Мазинг).

- 1981** – обобщающая методическая работа «Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения» (В.М. Катанская); работа «Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоёмов» (В.В. Бульон, Г.Г. Винберг); монография «Альгофлора болот Карелии и её динамика» (Э.А. Штина, Г.С. Антипина, Л.С. Козловская).
- 1982** – всесоюзное совещание «Торфа и торфяные залежи» (Редкино, Калининская обл.) [в 1984 г. вышли «Материалы VII Всесоюзного совещания по болотоведению»]; монография «Зональные типы лимногенеза» (В.Н. Абросов).
- 1983** – коллективные монографии “Mires: swamp, bog, fen and moor” (в четырёх томах; ред. А.Л.Р. Goor) и «Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений» (ред. В.А. Абакумов); статьи «Теоретические основы современной гидрологии болот» (К.Е. Иванов) и «Макрофиты как индикаторы закисления и изменения трофности водоёмов» (В.А. Семин, А.В. Фрейндлинг).
- 1984** – монография «Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии» (Г.А. Елина, О.Л. Кузнецов, А.И. Максимов).
- 1985** – обобщающие монографии «Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья» (К.Ф. Хмелёв) «Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов» (Ю.С. Прозоров), «Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение» (Н.И. Пьявченко); «Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоёмов в голоцене» (Н.Н. Давыдова).
- 1986** – статья «О новой трактовке определения болота» (В.Д. Лопатин).
- 1987** – статья «Исследование биотического баланса экосистем пресноводных водоёмов СССР» (А.Ф. Алимов).
- 1988** – Всесоюзное совещание «Проблемы классификации болотной растительности» (Ленинград) [в 1993 г. вышел сборник статей «Вопросы классификации болотной растительности»].
- 1991** – работы «Об организации болотных морфосистем на основе стереофотограмметрического метода наблюдений» (В.В. Панов) и «Основные факторы формирования химического состава воды немелиорированных олиготрофных болот» (Т.М. Потапова); монография «Структура речных водосборов в болотных ландшафтах» (Т.С. Савельева); коллективная монография «Методы исследования болотных экосистем таёжной зоны» (ред. О.Л. Кузнецов).
- 1992** – монографии «География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий» (Т.К. Юрковская) и «Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис» (А.И. Кузьмичев); коллективная монография «Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем» (ред. В.А. Абакумов).
- 1993** – обобщающая монография «Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны» (М.С. Боч, В.А. Смагин); монография «Сезонное развитие растений болот» (В.Ф. Юдина, Т.А. Максимова).
- 1994** – «Труды ИБВВ РАН. Вып. 70(73). Структура и функционирование экосистем кислых озёр» – тематический выпуск, посвящённый внутриболотным озёрам Молого-Шекснинской низменности; монография «Пресноводный перифитон» (А.А. Протасов); статья «Влияние палеогидрологических факторов на динамику растительности болот и аккумуляцию торфа» (Г.А. Елина с соавторами).
- 1995** – Чтения памяти Ю.А. Львова (Томск); учреждён журнал «Биология внутренних вод» [с 2008 г. выходит переводная версия журнала – “Inland Water Biology”].
- 1996** – международная конференция «Флора и фауна болота Целау» (Калининград) [вышел одноимённый сборник тезисов].
- 1997** – организована Проблемная лаборатория агроэкологии в Томском государственного педагогическом университете (Томск; рук. Л.И. Инишева); статья о наличии трёх стадий в развитии болот [1 –



- обводнённая, 2 – сфагновая (или олиготрофно-мезотрофная), 3 – сенильная, или дистрофная] – «О наиболее существенных экологических особенностях болот» (В.Д. Лопатин).
- 1999** – международная конференция «Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования» (Москва) [вышел одноимённый сборник материалов].
- 1999, 2003, 2007, 2011, 2016** – Международные научные конференции «Озёрные экосистемы» (Минск, Нарочь).
- 2000** – симпозиум «Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене» (Петрозаводск); тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (О.Л. Кузнецов); монография «Элементы теории функционирования водных экосистем» (А.Ф. Алимов); учебное пособие для вузов «Основы болотоведения» (В.П. Денисенков).
- 2001** – международный полевой семинар «Горфяники Западной Сибири и цикл углерода. Прошлое и настоящее» [6 мероприятий: семинар – 2001 г. (Ноябрьск), симпозиумы – 2007, 2011, 2014, 2017, 2021 гг. (все – Ханты-Мансийск); к каждому из них были выпущены одноимённые сборники материалов]; коллективная монография «Горфяные болота России: к анализу отраслевой информации» (ред. А.А. Сирин, Т.Ю. Минаева).
- 2002** – организована группа (с 2008 г. – лаборатория) микробиологии болотных экосистем в Институте микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН [с 2021 г. – лаборатория молекулярной экологии и филогеномики бактерий ФИЦ «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН] (Москва; рук. С.Н. Дедыш); Всероссийская школа молодых учёных «Болота и биосфера» [всего проведено 10 школ, в том числе в 2002–2007, 2010, 2012 гг. (все – Томск), 2015 г. (Владимирская обл.) и 2018 г. (Тверь)]; к каждой школе выпущен одноимённый сборник материалов].
- 2003** – образование Международной Ассоциации перифитологии; монография «Флора болот юго-востока Западной Сибири» (Е.Д. Лапшина).
- 2005** – международный симпозиум «Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана» (Петрозаводск) [в 2006 г. вышел одноимённый сборник материалов симпозиума] и международная конференция к 100-летию со дня рождения Г.Г. Винберга (С.-Петербург); коллективная монография о влиянии ключевого вида на болотные водотоки «Влияние речного бобра на экосистемы малых рек» (Н.А. Завьялов *и др.*); тематический номер журнала «Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии».
- 2006** – статья «Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот» (В.В. Панов); монография «Фауна и экология жесткокрылых (Ectognatha, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья» (Г.Г. Сушко).
- 2007** – научное собрание «Галкинские чтения» (чтения памяти Е.А. Галкиной) (Санкт-Петербург) [с 2007 по 2023 гг. проведено 12 ежегодных (всероссийских) конференций, с 2016 г. мероприятие сопровождается публикацией сборника материалов]; фундаментальная монография «Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов» (С.П. Китаев).
- 2008** – учебник «Гидрология торфяных болот» (Б.С. Маслов) (2009 г. – доп. изд.).
- 2009** – открытие полевой учебно-экспериментальной станции «Мухрино» (Ханты-Мансийск); коллективная монография «Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири» (ред. С.М. Новиков); «Практическое пособие по ландшафтному дешифрированию аэрофотоснимков различных типов болот Западной Сибири» (Л.И. Усова); учебник для вузов «Болотоведение» (Л.И. Инишева).
- 2010** – открытием кафедры ЮНЕСКО «Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата» в Югорском государственном университете (Ханты-Мансийск; рук. Е.Д. Лапшина); монографии «Растительность болот юго-востока Западной Сибири» (Е.Д. Лапшина) и «Историческая экология

пресноводных зооценозов» (Н.Н. Смирнов).

**2012–2015** – комплексные гидробиологические исследования Шиченгского водно-болотного угодья.

**2013** – книга «Продукционная гидробиология» (А.Ф. Алимов, В.В. Богатов, С.М. Голубков).

**2015** – охарактеризован термин «гидробиология болот» и сформулированы основные цели, задачи и направления данного научного направления (Д.А. Филиппов); международный симпозиум «Болота северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование» (Петрозаводск) [опубликован одноимённый сборник тезисов].

**2016** – организована лаборатория болотных экосистем в Федеральном исследовательском центре комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН (Архангельск; рук. С.Б. Селянина); международный симпозиум «Биология сфагновых мхов» (Санкт-Петербург; Ханты-Мансийск) [к началу мероприятия подготовлен одноимённый сборник материалов]; Всероссийская конференция «Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика» (Сыктывкар) [опубликован одноимённый сборник тезисов]; обобщающая монография «Флора и растительность верховых болот Беларуси» (Н.А. Зеленкевич с соавт.).

**2017** – полевой семинар с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (Борок, Ярославская обл.)<sup>15</sup>; тематический номер журнала «Труды ИБВВ РАН. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот»; учебное пособие «Методы и методики гидробиологического исследования болот» (Д.А. Филиппов, А.А. Прокин, А.А. Пржиборо); обобщающая сводка “Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation” (ред. Н. Joosten, F. Tanneberger, A. Moen).

**2018** – Всероссийская конференция «Проблемы использования торфяных болот и перспективы развития торфяного дела в РФ» (Тверь).

**2021** – статья «Полуторавековая дискуссия об определении болота в России» (Панов В.В., Галанина О.В.).

**2022** – полевой болотный семинар «Современные методы изучения и восстановления болотных экосистем» (Бежаницы, Псковская обл.).

В целом, следует констатировать, что гидробиология болот – относительно молодая наука и поэтому ярко выраженных «этапов» пока не наблюдается. На данный момент она находится на этапе накопления исходного материала.

Второй частью настоящего раздела является краткий анализ изученности отдельных групп и типов водных объектов болот (ВОБ) (на основании классификации объектов, предложенной в разделе 1.1.2 наст. работы).

**Группа 1. Типичные водные объекты на болоте.** Наиболее хорошо изученная группа водных объектов в биоэкологическом плане. Имеются данные по всем типам объектов, т.к. к этим объектам применимы все традиционные/классические методы гидробиологии.

**ВОБ–1.1.1. Болотные озёра.** По сравнению с любым другим типом водных объектов болот, природа остаточных болотных озёр относится, безусловно, к наиболее изученным. Имеются сведения о водах (Скадовский и др., 1928а, 1928б, 1933; Качалова,

<sup>15</sup> Хроника полевого семинара см. Филиппов, Пржиборо (2017) и Чернова (2018).

1976; Лазарева, Комов, 1998; Лазарева *и др.*, 1998, 1999, 2000б; Комов *и др.*, 2013; Филиппов, 2014а; Комов *et al.*, 1997), грунтах (Дексбах, 1936; Степанова, Комов, 1996; Томилина, Комов, 1996; Гремячих *и др.*, 2006; Томилина *и др.*, 2006), макрофитах (Дексбах, 1936; Лисс, 1967; Экзерцев, 1970; Воробьев, 1974, 1977; Семин, Фрейндинг, 1983; Маяметс, 1986; Табака, Эглите, 1986; Акатов, 1991; Ильяшук, 1999; Краснова, 1999а, 1999б; Филимонова, Шелехова, 2005; Попова, Бычкова, 2012; Филиппов, 2014б, 2015ж; Садоков, Филиппов, 2017; Вишняков *и др.*, 2021; Vanaš *et al.*, 2012; Chmara *et al.*, 2015; Pyashuk, 2003; Philiprov *et al.*, 2021, 2022), микроводорослях (Винберг, 1937; Минеева, 1993, 1994; Корнева, 1994, 1996, 1997, 2006, 2009, 2012, 2015; Ширенко, 1995; Корнева, Генкал, 1996; Лоскутова *и др.*, 2010; Стерлягова *и др.*, 2016; Eesti järved, 1968; Duff, Smol, 1991; Korneva, 1996; Philiprov *et al.*, 2022), водных грибах (Солнцева *и др.*, 1987; Воронин, Солнцева, 1994а, 1994б; Воронин, 1996, 2005, 2010а, 2010б), простейших (Золотарев, Жуков, 1994; Мыльников, Косолапова, 2004; Тихоненков, 2009; Косолапова, Косолапов, 2011; Prokina, Philiprov, 2018; Umanovskaya *et al.*, 2020), беспозвоночных (Скадовский *и др.*, 1928а, 1928б, 1933; Дексбах, 1936; Винберг, 1937; Уломский, 1952; Ботвинник, 1955; Герд, 1961; Куликова, 1961; Филимонова, Юрковская, 1964; Андроникова, 1968, 1992, 1996; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Козлова, 1974; Арабина, Шалавленков, 1979; Жаворонкова, 1984; Лазарева, 1991а, 1991б, 1991в, 1992, 1993, 1994; Ильяшук, 1994; Скальская, 1994; Голубков *и др.*, 1997, 1999; Иванов, 1996, 1999, 2000а, 2000б, 2006а, 2006б; Крылов *и др.*, 1997; Гусаков, 2000; Пржиборо, 2001; Лазарева *и др.*, 2003а, 2003б; Скальская, Жгарева, 2007; Шаропова, 2007; Черевичко, 2009б; Лобуничева, 2010а; Лоскутова *и др.*, 2010; Масленников, Долгин, 2014; Ивичева, Филиппов, 2015, 2017; Лобуничева, Филиппов, 2017; Аксенова *и др.*, 2020; Eesti järved, 1968; Meriläinen, Hynynen, 1990; Havens, 1991; Umanovskaya *et al.*, 2020; Philiprov *et al.*, 2021), рыбах (Белогуров, 1936; Мельянцев, 1949; Герд, 1961; Виноградов, Комов, 1985; Балабанова, Лапирова, 1994; Виноградов *и др.*, 1994; Зеленецкий, 1994; Матей *и др.*, 1994; Степанова, Комов, 1996, 2004; Галикина *и др.*, 1996; Кузьмина *и др.*, 1998; Заботкина, Комов, 1999; Камшилова *и др.*, 2013; Haines *et al.*, 1992) и их паразитах (Жохов, Тютин, 1994; Румянцев, 1999), прокариотах (Буторин, Соколова, 1994; Лаптева, Гаврилова, 1994; Тимакова, 1999; Куличевская *и др.*, 2011; Ivanova *et al.*, 2018). Наибольшее количество гидробиологических исследований внутриболотных озёр выполнено на озё-

рах крупных болот, входящих в состав ООПТ (например, Дарвинский<sup>16</sup>, Полистовский и Рдейский заповедники). Сведения о гидробиоценозах вторичных озёр сильно ограничены (Трифонова *и др.*, 2010).

**ВОБ–1.1.2. Болотные озёрки.** Информации о гидробиоценозах озёрков значительно меньше, нежели об остаточных озёрах: макрофиты (Филиппов, 2007*д*, 2015*е*; Чемерис, Филиппов, 2010; Петров, 2022; Yurkovskaya, 2003; González Garraza *et al.*, 2012), прокариоты (Съвионтэцки, Гурняк, 1996), простейшие (Мазей *и др.*, 2010; Мухин, Филиппов, 2015; Прокина *и др.*, 2017; Prokina, Philippov, 2018), водоросли (van Dam, Buskens, 1993; van Dam, Meesters, 2021), беспозвоночные (Белоусова, Филимонова, 1973; Зайцева *и др.*, 2017*б*; Ивичева, Филиппов, 2017; Walker *et al.*, 1985; Lobunicheva, Philippov, 2011; Quiroga *et al.*, 2013; Seniczak *et al.*, 2014; Beadle *et al.*, 2015; Kangasniemi *et al.*, 2016), в том числе про болотные воды (Метс, 1978; Philippov, Yurchenko, 2020), грунты (Метс, 1963), циклы углерода (van Duinen *et al.*, 2006, 2013) и общие моменты (Standen *et al.*, 1998; Belyea, Lancaster, 2002; Poulin *et al.*, 2011).

**ВОБ–1.2.1. Болотные реки и/или ВОБ–1.2.2. Болотные ручьи.** Информации о гидробиоценозах болотных водотоков относительно немного<sup>17</sup> (Богдановская-Гиенэф, 1955, 1969; Салазкин, 1957; Филимонова, Юрковская, 1964; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Козлова, 1974; Малик, 1977; Крылов, 2005, 2009; Комулайнен, 2007; Ахметьева *и др.*, 2021). О биоценозах болотных водотоков Вологодской обл. и за исключением нескольких работ (Завьялов *и др.*, 2005; Крылов, 2005; Лобуничева, Филиппов, 2012, 2013; Philippov, Komarova, 2021), все остальные были выполнены в пределах бол. Шиченгское: воды и грунты (Удоденко, Филиппов, 2017; Philippov, Yurchenko, 2020), макрофиты (Филиппов, 2007*з*, 2014*а*, 2015*ж*, 2017; Чемерис, Филиппов, 2010), планктонные биоценозы (Стерлягова *и др.*, 2016; Зайцева *и др.*, 2017*а*; Стройнов, Филиппов, 2017*а*), макробеспозвоночные (Ивичева, Филиппов, 2013, 2017), биоразнообразие в целом (Philippov *et al.*, 2021). Имеются публикации о биоценозах бобровых прудов на болотных водотоках (Дарвинский и Рдейский заповедники) (Крылов, Завьялов, 1998, 2004; Завьялов *и др.*, 2005; Завьялов, 2012, 2017).

<sup>16</sup> Полное название – «Дарвинский государственный природный биосферный заповедник». В диссертации для простоты восприятия название данной ООПТ сокращено до «Дарвинский заповедник».

<sup>17</sup> «... Достоинно удивления, что при столь длительном споре о значении болот для питания рек сами водотоки, берущие начало среди торфяников и выводящие из них воду, оставались вне поля зрения гидрологов и болотоведов ...» (Богдановская-Гиенэф, 1969, с. 93).

**ВОБ–1.3.1. Карьеры** и/или **ВОБ–1.3.2. Канавы.** По сравнению с естественными типами водных объектов, биоценозы карьеров и канав на осушенных и осушаемых торфяниках изучены несколько меньше, но имеются материалы по растениям (Абрамова, 1967, 1969; Смагин, 1982; Веселов, Панов, 2005; Муравьева, 2008; Муравьева, Тихомиров, 2009; Войтехов, 2012; Филиппов, 2012б; Гришуткин, 2015, 2017; Гарин, 2017; Сирин *и др.*, 2020; Roulin *et al.*, 2011), водным беспозвоночным (Никитинский, 1926; Себенцов, 1926; Дунэ, 1928; Россолимо, 1930; Вертебная, 1933; Пепеляева, 1933; Шмелёва, 1933; Филимонова, Юрковская, 1964; Носков *и др.*, 1968; Кудина, 1987; Филимонова, Белоусова, 1988; Coulson *et al.*, 1990; Painter, 1998; van Duinen *et al.*, 2003; Higgins *et al.*, 2007; Taillefer, Wheeler, 2010; Beadle *et al.*, 2015), позвоночным (Чинарева, 1987; Ерофеев, 2005; Чудненко, 2007а, 2007б; Сахвон, Лундышев, 2016; Гричик, Пышко, 2017), потокам углерода (Кизилова *и др.*, 2011; Сирин *и др.*, 2012; Сирин, Суворов, 2022; Reacock *et al.*, 2017, 2021) и общим моментам (Инишева *и др.*, 2007). Практическую ценность представляют работы по рыборазведению на торфяных карьерах (Мартышев, 1957; Нечипорук, 2017) и выращиванию *Phragmites australis* (Панов *и др.*, 2016).

**Группа 2. Смешанные водные объекты на болоте.** Информации о гидробиоценозах данной группы несколько меньше, чем о таковых из предыдущей группы.

**ВОБ–2.1. Мочажины.** Являются характерным водным объектом болот, поэтому основные работы были выполнены болотоведами (ботаниками), а не классическими гидробиологами.

**ВОБ–2.1.1. Травяные мочажины.** О травяных мочажинах имеется достаточно (преимущественно ботанического характера) информации (Трасс, 1955; Солоневич, 1956; Филимонова, Юрковская, 1964; Козлова, 1971, 1974; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Козлова, 1974; Кузнецов, 1981, 1982, 2006 и др.; Елина *и др.*, 1984; Алексеева, 1988, 2009; Юрковская, 1992; Боч, Смагин, 1993; Юдина, Максимова, 1993; Свириденко, 1999; Смагин, 1999б, 2012б; Лапшина, 2003, 2010; Чемерис, 2004; Прокин, 2005, 2017 и др.; Миронов, Кузнецов, 2011; Миронов, 2012а, 2012б; Смагин *и др.*, 2013; Блинова, Петровский, 2014; Блинова, 2015; Прокина *и др.*, 2017; Ruuhijärvi, 1960; Eurola *et al.*, 1984; Botch, 1990; Smagin, 2012; Vlinova, Uotila, 2013; и некоторые др.).

**ВО–2.1.2. Моховые мочажины.** Моховые, в особенности сфагновые, мочажины являются одними из наиболее излюбленных объектов изучения болотоведов (Богданов-

ская-Гиенэф, 1936, 1969 и др.; Пьявченко, 1953, 1985б; Иванов, 1956; Филимонова, Юрковская, 1964; Белоцерковская, Романов, 1967; Белоусова, Филимонова, 1973; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Козлова, 1974; Боч, Василевич, 1980; Лоопман, Пайдла, 1981; Иванов, Кузьмин, 1982; Юрковская, 1983; Прейс, 1990; Боч, Смагин, 1993; Смагин, 1999а, 2012а; Кузнецов, 2005, 2012 и др.; Прейс, Карпенко, 2005; Тихоненков, Мазей, 2009а; Черевичко, 2009а, 2009в; Панов, 2006б; Минаева, 2010, 2018; Веретенникова, Курьина, 2014; Веретенникова *и др.*, 2014; Тиунов *и др.*, 2016; Зайцева *и др.*, 2017б; Прокина *и др.*, 2017; Войтехов, Грум-Гржимайло, 2019; и др.). Не исключением из правила является и Вологодская обл. (Абрамова, 1965; Денисенков, 1969; Филиппов, 2007к, 2011а, 2011б, 2014а, 2017; Лобуничева, Филиппов, 2009; Филиппов, Бойчук, 2015; Зайцева *и др.*, 2016; Капустин *и др.*, 2016; Стерлягова *и др.*, 2016; Прокина *и др.*, 2016; Сажнев, Филиппов, 2017, 2018; Носкова *и др.*, 2018; Kapustin *et al.*, 2016; Minor *et al.*, 2016; Prokina *et al.*, 2017; Philiprov *et al.*, 2021; и некоторые др.).

**ВО–2.1.3. Денудационные мочажины.** По всей видимости, самый слабо изученный тип мочажин, что связано с их (в основном) северным распространением и слабой привлекательностью для ботаников (отсутствием сфагновых мхов и цветковых растений) и других специалистов (Богдановская-Гиенэф, 1956, 1969; Юрковская, 1968; Абрамова *и др.*, 1972; Бакалин, 2009; Шишконокова *и др.*, 2016; Прокина *и др.*, 2017; Головченко *и др.*, 2020).

**ВОБ–2.2. Топи.** Являются самым специфическим типом водных объектов, характерным исключительно для болот. С гидробиологических позиций топи изучены недостаточно, как в отдельном регионе (Зайцева *и др.*, 2014; Филиппов, 2014а, 2015ж, 2017; Стерлягова *и др.*, 2016; Ивичева, Филиппов, 2017; Стройнов, Филиппов, 2017а; Удоденко, Филиппов, 2017; Носкова *и др.*, 2018; Prokina *et al.*, 2017; Philiprov *et al.*, 2021), так и в стране в целом (Романова, 1961; Филимонова, Юрковская, 1964; Филимонова, Белоусова, 1973; Елина *и др.*, 1984; Боч, 1986; Горожанкина, 1990; Юрковская, 1992; Юдина, Максимова, 1993; Смагин, 1999а, 1999б, 2012а, 2014; Лапшина, 2003, 2010; Кузнецов, 2005, 2012; Чернова, 2011; Зайцева *и др.*, 2017б; Миронов, 2017; Прокина *и др.*, 2017). В нашем случае мы не учитываем тут «фильтрационные топи» (в терминологии гидрологов болот), которые нами рассмотрены как озерки и моховые мочажины.

**ВОБ–2.3. Заливаемые болотные поймы** (иногда носят название «пойменные болота»), несмотря на широкое географическое распространение, можно уверенно назвать

одним из наиболее слабо изученных типов водных объектов болот. Большая часть имеющихся материалов относятся к растительному покрову (Снятков, 1889; Шенников, 1913 и др.; Цинзерлинг, 1929; Юрковская, 1959*a*; Миркин, 1967, 1970, 1974; Шилов, 1969; Львов *и др.*, 1973; Липатова, 1980; Мульдьяров, 1980; Хмелёв, 1985; Лапшина, 1987, 1995, 2003, 2010 и др.; Титов, Печенюк, 1990; Кузьмичев, 1992; Печенюк, 1999; Крылова, Кузьмичев, 2000; Жихарев, 2000; Пяк, 2001; Вишницкая, 2009; Чернова, 2010; Волкова, 2011; Кутенков, Миронов, 2015; Созинов, Груммо, 2016), в том числе и наши (проведённые в 2004–2007 гг. в южной части бассейна Онежского озера) (Филиппов, 2006*г*, 2007*a*, 2007*г*, 2007*e*, 2007*з*, 2007*и*, 2008*a*, 2008*б*, 2008*в*, 2008*г*, 2008*д*, 2009*б*, 2009*в*; Филиппов, Бойчук, 2007, 2008; Филиппов В., Филиппов Д., 2010; Чхобадзе, Филиппов, 2015*a*). Имеются также малочисленные данные о других структурных компонентах данных объектов: воды (Журавлева, 1973), грунты (Добровольский, 1968), водоросли (Патова *и др.*, 2020), беспозвоночные (Сазонова, 1963; Эйтминавичюте, 1972; Сидорчук, 2008; Лобуничева, Филиппов, 2012, 2013; Масленников, Долгин, 2014). В ряде работ рассматриваются вопросы происхождения и развития заливных пойм (Ласточкин, 1945; Бачурина, 1978; Кузьмичев, 1978) и их антропогенной трансформации (Марков, 1958).

**Группа 3. Нетипичные водные объекты на болоте.** Объекты данной группы занимают третью ступень по степени изученности их биоценозов, что связано с тем, что традиционные методы гидробиологии не применимы к их познанию.

**ВОБ–3.1. Деятельный горизонт.** Гидробиологические исследования деятельного горизонта болот нам не известны. Единственное, что некоторые данные могут содержаться в трудах почвоведов и почвенных микробиологов, работающие с послойным анализом торфов (см. например, Ivanova *et al.*, 2020, 2022; Ravin *et al.*, 2022), а также в палеогидрологических работах с анализом раковинных амёб в образцах торфа (Бабешко, 2015; Tsyganov *et al.*, 2021). Основные материалы о деятельном горизонте связаны лишь с гидрологическими исследованиями (Иванов, 1949 и многие др.; Гидрология ..., 2009; Маслов, 2009; Гидрометеорологический ..., 2019; и др.).

**ВОБ–3.2. Сплавины и плавучие острова.** О биоценозах сплавин имеется относительно немного информации, в основном ботанического характера (Гримм, 1904; Сукачёв, 1926; Захаров, 1933; Богдановская-Гиенэф, 1945, 1949; Арискина, 1950, 1956; Покровский, 1953; Распопов, 1958; Климентов, 1964; Экзерцев, Мишулина, 1976; Варфо-

ломеева, 1977; Маковский, 1978; Тихомирова, Никитин, 1980; Довбня, Экзерцев, 1988; Акатов, 1991; Козловская, 1999; Волкова, Моисеева, 2007; Вишницкая, 2009; Волкова, 2010; Зацаринная *и др.*, 2011; Попова, Бычкова, 2012; Варгот *и др.*, 2015; Созинов, Мойсейчик, 2015; *и др.*), отчасти посвящена простейшим (Мазей *и др.*, 2009а, 2009б) и водным беспозвоночным (Пржиборо, 2001, 2012; Аксенова *и др.*, 2020; Ноорер, 1981; Henrikson, 1993; Seniczak, 2011; Przhiboro, Paasivirta, 2012). Применительно к Вологодской обл. данных о гидробиоценозах сплавин озёр также весьма мало (Тачалов, 1965; Бутьев, 1973; Краснова, 1999а, 1999б, 1999в; Филиппов, 2013а, 2015ж; Жукова *и др.*, 2016).

**ВОБ–3.3. Внутризалежная вода.** Гидробиологические исследования иных типов из группы нетипичных водных объектов нам не известны, за исключением работ И.Д. Богдановской-Гиенэф (1948, 1953, 1955, 1969 *и др.*), носящих в основном гидролого-ботанический характер, а также работ по описанию деятельности бобра в зоогенно образованных подмоховых каналах рдейской части бол. Полистово-Ловатское (Завьялов, 2017).

**Группа 4. Случайные и временные водные объекты на болоте.** Специальных биоэкологических исследований объектов этой группы, по всей видимости, не проводилось.

В целом, изученность объектов поверхностной гидрографической сети болот уменьшается, а продолжительность изысканий падает при переходе исследователя от менее специфических болотных водоёмов (озёра) к более специфическим (озерки, мочажины, отчасти болотные ручьи). Основные причины слабой привлекательности водных объектов болот для исследователей обусловлены рядом объективных и субъективных факторов. Среди них следует отметить низкую хозяйственную значимость и труднодоступность самих природных объектов, их специфику (например, небольшие размеры, низкий уровень воды и т.п.), а также ограниченность в применении ряда традиционных гидробиологических методов. Проблемы возникают и в связи со сложностью самого объекта исследований. Так, большинство гидробиологов, отлично зная свой объект (планктон, перифитон и т.п.), уделяют недостаточно внимания болотам как природным системам. В то же время болотоведы, как правило, изучают лишь растительный покров и стратиграфию болотных массивов. Подобные противоречия отражаются в невозможности проведения корректного сравнения, анализа и применения полученных данных.



Третья часть данного раздела связана с анализом изученности отдельных структурных компонентов водных объектов болотных экосистем. Рассмотрим основные компоненты.

**Болотные воды.** Специальные исследования гидрохимии водных объектов болот начали проводиться с конца 1940-х гг. Основную роль в этом процессе сыграли, прежде всего, учёные Московского торфяного института (позднее – Калининский политехнический институт, ныне – Тверской государственный технический университет) и Государственного гидрологического института. С 1940 по 1997 гг. последним была организована сеть стационарных болотных станций и болотных постов по всей стране, в задачи которых входило слежение за уровнем болотных и грунтовых вод и внутриболотных объектов, стоком воды, испарением с болота, метеорологическим режимом, химическим составом болотных вод, а также изменением болотных ландшафтов под влиянием естественных процессов и антропогенного воздействия (Новиков, 2001).

К настоящему времени накопились материалы по гидрохимии болот и внутриболотных объектов Европейской части России (Скадовский *и др.*, 1928*a*, 1928*б*, 1933; Вертебная, 1933; Воронков, Соколова, 1949, 1950; Лопатин, 1956*a*; Цыганенко, 1962; Тюремнов, Ларгин, 1966; Лиштван *и др.*, 1967; Воронков, 1970; Ефимов, Ефимова, 1973; Калюжный, Левандовский, 1974; Материалы наблюдений ..., 1974; Ефимова, Сокол, 1976; Калюжный *и др.*, 1979; Потапова *и др.*, 1982, 1987, 2020; Потапова, Чарыков, 1983; Ларгин, Лавров, 1986; Иванов, 1987; Потапова, 1988, 1991; Калюжный, 1999; Моисеенко, 2005; Зозуля, 2006; Потапова, Новиков, 2006; Корепанов А., Корепанов Д., 2007; Ахметьева *и др.*, 2011, 2021; Филиппов, 2014*a*; Кутенков, 2017; Чупакова *и др.*, 2017; Philiprov, Yurchenko, 2020 *и др.*), Урала (Черняев *и др.*, 1989), Сибири (Рассказов *и др.*, 1975; Качалова, 1976; Нечаева, 1981; Мелентьева, 1986; Ефремова *и др.*, 1998; Сеньков, 1999; Инишева, Инишев, 2001; Езупенок, 2003; Инишева, 2003; Рассказов, 2003, 2005; Савичев, 2005, 2009, 2015 *и др.*; Потапова, 2009; Шурова *и др.*, 2009; Савичев *и др.*, 2010; Савичев, Камнева, 2011; Савичев, Шмаков, 2012; Шварцев *и др.*, 2012; Воистинова, Харанжевская, 2013, 2014; Инишева *и др.*, 2013, 2021; Скороходова, Савичев, 2013; Инишева, 2020; Потапова *и др.*, 2020; Eckstein *et al.*, 2015 *и др.*).

На территории Вологодской обл. специальное изучение гидрохимического режима болот проводилось лишь в её юго-западной части. Исследования выполнялись на двух стационарных болотных постах: Мегрино (бол. Дедово Поле, 1942–1964 гг.) и Чагода

(бол. Чагодощенское, 1945–1987 гг.) (Материалы наблюдений ..., 1974; Торфяные болота ..., 2001), а также в 1989–1993 гг. – на внутриболотных озёрах Дарвинского заповедника (Комов, Степанова, 1994; Лазарева, Комов, 1998; Лазарева *и др.*, 1998, 1999, 2000б; Комов *et al.*, 1997), в 2012–2014 гг. – на разнотипных водных объектах бол. Шиченгское и Алексеевское-1 (Филиппов, 2014а; Philippov, Yurchenko, 2020).

**Простейшие.** На болотах и внутриболотных водных объектах выполнены работы, посвящённые разнообразию и структуре сообществ гетеротрофных жгутиконосцев (Вермель, 1928; Коршиков, 1928; Мыльников, Косолапова, 2004; Тихоненков, 2006, 2009; Тихоненков, Мазей, 2007а, 2007б, 2009а, 2009б; Косолапова, Косолапов, 2011; Прокина *и др.*, 2016, 2017а; Прокина, Мыльников, 2017; Прокина, Филиппов, 2017; Прокина, 2020; Šimek *et al.*, 1998; Tikhonenkov, 2007/8; Prokina *et al.*, 2016, Prokina, Philippov, 2018, 2021, и др.), раковинных амёб (Гиляров, 1955; Бобров *и др.*, 2002; Бобров, 2003; Мазей, Цыганов, 2006, 2007; Мазей, Бубнова, 2007, 2008, 2009; Мазей *и др.*, 2007, 2009а, 2009б, 2009в, 2010 и др.; Цыганов, Мазей, 2007; Курьина, 2011; Бабешко, 2015; Курьина *и др.*, 2017; Bobrov *et al.*, 1999; Lamentowicz *et al.*, 2007; Mazei, Tsyganov, 2007/8 и др.), инфузорий (Mieczan, 2007а, 2007б, 2009; Umanovskaya *et al.*, 2020) и солнечников (Леонов, 2009, 2010, 2012; Леонов, Мыльников, 2009, 2012; Прокина, 2020; Prokina *et al.*, 2017б; Prokina, Philippov, 2019). Имеются работы и по оценке токсичности болотных вод с использованием простейших в качестве тест-объектов (Шадрин, 2017).

Применительно к Вологодской обл., простейшие болотных местообитаний остаются практически неизученной группой организмов в регионе. В 1990 г. были получены материалы о микроперифитоне (~50 – жгутиконосцы, >30 – инфузории, 10 – саркодовые) 5 первичных болотных озёр Дарвинского заповедника (Золотарев, Жуков, 1994). Скромные материалы (обнаружено 7 видов) об инфузориях сфагновых мочажин и вторичных озерков получены на верховом бол. Алексеевское-1 (Мухин, Филиппов, 2015). Материалы о солнечниках болот приводятся для трёх сфагновых болот юго-восточного Прионежья (5 видов) (Леонов, 2012), бол. Пиявочное и Шиченгское (10 видов) (Prokina *et al.*, 2017а). О раковинных амёбах болот области известно лишь на основании работы (Филиппов, Леонов, 2017), выполненной в 2011–2012 гг. на бол. Аламбаш (16 видов) и бол. Шиченгское (41); всего зафиксировано 52 вида. Имеются также некоторые материалы о видовом составе гетеротрофных жгутиконосцев бол. Шиченгское и Пиявочное и ряда болотных озёр и озерков (Прокина *и др.*, 2016; Прокина, 2020; Prokina, Philippov,

2018; Philippov *et al.*, 2021).

**Макрофиты.** Данный структурный компонент следует считать наиболее изученным. Особое внимание исследователей привлекала растительность (а также торфяные залежи и природа) грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов (Богдановская-Гиенэф, 1936, 1956, 1969; Кац *и др.*, 1936; Иванов, 1956; Лопатин, 1956а; Метс, 1963, 1978; Ниценко, 1964; Белоцерковская, Романов, 1967; Березина *и др.*, 1974; Смоляницкий, 1977, 1979, 1981; Фриш В., Фриш Э., 1977; Кузнецов, 1978; Фриш, 1981; Антипин, 1982, 1988; Иванов, Кузьмин, 1982; Смирнов, 1983, 1993; Юрковская, 1983, 1992; Бахнов, 1986; Карофельд, 1986; Конойко, 1989; Прейс, 1990; Панов, 1991, 2006б; Войтехов, 2017; Panov, 2012 и др.). В целом, растительный покров сфагновых болот описан в значительном количестве работ [перечислить все не представляется возможным, но упомянем основные]: Европейская Россия (Аболин, 1914, 1915, 1928; Герасимов, 1921, 1923; Богдановская-Гиенэф, 1928, 1969 и др.; Кац, 1928, 1936а, 1936б, 1948, 1961, 1971, 1975 и др.; Цинзерлинг, 1934, 1938; Солоневич, 1956, 1963; Романова, 1961; Елина, Юрковская, 1965, 1980 и др.; Денисенков, 1968а; Хмелёв, 1970, 1985; Кирюшкин, 1980; Антипин, 1983, 1984, 1988; Юрковская, 1983, 1988, 1992 и др.; Алексеева, 1988, 2009; Боч, 1990 и др.; Благовещенский, 1992, 2001, 2006 и др.; Боч, Смагин, 1993; Кузнецов, 1993, 2005, 2006, 2012 и др.; Федотов, 1994, 1999, 2011; Смагин, 1999а, 1999б, 2000, 2012а, 2012б, 2014 и др.; Напреенко, 2002; Галанина, 2004; Панов, 2006б, 2007; Гончарова, 2007; Горохова, Маракаев, 2009; Сенатор, 2016; Weber, 1902; Sirin *et al.*, 2017 и др.), Урал (Кац, 1971; Генкель, 1974; Маковский, 1978; Ивченко, 2009, 2013а, 2013б и др.; Vaisheva *et al.*, 2020), Западная Сибирь (Бронзов, 1930; Платонов, 1964; Яснопольская, 1965; Кац, 1971; Куликова *и др.*, 1971; Мульдьяров, 1989; Болотные системы ..., 2001; Лапшина, 2003, 2004, 2010 и др.; Чернова, 2006; Головацкая, Никонова, 2017; и др.), Дальний Восток, Камчатка и Сахалин (Кац, 1948, 1971; Властова, 1960; Прозоров, 1974, 1985; Нешатаева, Нешатаев, 2001; Kutenkov *et al.*, 2022; и др.), а также страны бывшего СССР (Мазинг, 1958, 1965, 1980 и др.; Брэдис, Бачурина, 1969; Конойко, 1971; Балашев *и др.*, 1982; Фельбаба-Клушина, 2010; Флора ..., 2010; Зеленкевич *и др.*, 2016; Brundza, 1937 и целый ряд др.).

Заслуживают отдельного внимания работы, посвящённые зарастанию внутриводных озёр (Дексбах, 1936; Чернов, 1949; Экзерцев, 1970; Семин, Фрейндинг, 1983; Маяметс 1986; Табака, Эглите, 1986; Филимонова, Шелехова, 2005; Флора ..., 2010, с. 65–66; Филимонова, 2014; Филиппов, 2014б; Садоков, Филиппов, 2017), торфяных карьеров

и канав (Абрамова, 1967, 1969; Смагин, 1982; Веселов, Панов, 2005; Муравьева, 2008; Муравьева, Тихомиров, 2009; Ивченко, 2009, с. 89–91; Войтехов, 2012; Гарин, 2017), заболачиванию малых озёр (Лисс, 1967; Тыртиков, 1969; Воробьев, 1974, 1977; Смагин, 1984, 1985, 2003; Смагин, Бойчук, 2022) и карстовых воронок (Волкова, 2010), а также процессам сплавинообразования (Сукачѳв, 1926(1973); Доктуровский, 1935; Богдановская-Гиенѳф, 1945, 1949 и др.; Арискина, 1950, 1956; Тачалов, 1965; Экзерцев, Мишулина, 1976; Довбня, Экзерцев, 1988; Экзерцев *и др.*, 1990; Волкова, Моисеева, 2007; Зацаринная *и др.*, 2011; Филиппов, 2013а).

Макрофиты болот (включая многие типы болотных гидрографических объектов) в любом регионе, где есть болота, практически всегда проводят изучение/инвентаризацию видового богатства макрофитов данных экосистем. Так, например, на болотах Вологодской обл.<sup>18</sup> наиболее хорошо изученной группой автотрофных организмов являются сосудистые растений (Перфильев, 1934, 1936; Орлова, 1993; Немцева, 1996; Левашов *и др.*, 2002; Красная книга ..., 2004; Филиппов, 2007а, 2007в, 2008г, 2012б, 2015ж; Сулова *и др.*, 2013; Садоков, Филиппов, 2017 и др.). Однако имеются материалы и о мхах (Корчагин, 1927; Шенникова, 1950; Леонтьев, 1956; Волкова *и др.*, 1994; Кармазина, 2006, 2010; Филиппов, Бойчук, 2008, 2015; Hase, 1928), и о печѳночниках (Филиппов, 2008г; Дулин, Филиппов, 2010б; Филиппов, Дулин, 2011б, 2012а, 2012б, 2015б, 2015в), и о макроводорослях (Филиппов, 2007д, 2013г; Чемерис, Филиппов, 2010; Чемерис *и др.*, 2011, 2013; Вишняков, Филиппов, 2018; Вишняков *и др.*, 2021). Если же сравнивать флору болот и их гидрографической сети с другими типами природных систем региона, то в целом она продолжает оставаться одной из наименее изученных. В последний год вышло три крупные статьи о данных, посвящённых биоразнообразию бол. Шиченгское (Philippov *et al.*, 2021), макрофитам озѳр, рек и ручьѳв Вологодской обл., включая и их внутриболотные варианты (Philippov, Komarova, 2021; Philippov *et al.*, 2022).

**Грибы.** Информация о разнообразии и роли в ценозах болот и их водных объектов различных групп грибных организмов достаточно скудна (Неофитова, 1953; Частухин, 1967; Частухин, Николаевская, 1969; Воронин, 2005, 2010а, 2010б; Качалкин *и др.*, 2008; Прохоров, Бодягин, 2008; Грум-Гржимайло, Биланенко, 2010, 2012; Функционирование ..., 2013; Сизоненко *и др.*, 2016; Филиппова, 2014, 2016 и др.; Войтехов, Грум-

<sup>18</sup> Весомый вклад в изучение растительного покрова водно-болотных угодий Вологодской обл. внесли В.А. Экзерцев, В.М. Катанская, В.Г. Папченков, А.И. Кузьмичев, И.М. Распопов, В.П. Денисенков. Об их жизни и о результатах их научных изысканий можно узнать из ряда историко-биологических работ (Матвеев *и др.*, 2008; Филиппов, Краснова, 2010; Филиппов, 2013б, 2015е; Филиппов, Галанина, 2013; Филиппов, Чхобадзе, 2013).

Гржимайло, 2019; Filippova, 2012; Filippova, Thormann, 2014, 2015; Grum-Grzhimaylo *et al.*, 2016). Исследования грибов болот в Вологодской обл. ограничены работами по изучению водных микромицетов, связанных с макрофитами и их остатками, в болотных озёрах Дарвинского заповедника (Воронин, Солнцева, 1994*a*, 1994*б*; Воронин, 1996) и видового состава агарикоидных базидиомицетов нескольких сфагновых болот и заболоченных участков национального парка «Русский Север» (Кириллова, 2007) и бол. Шиченгское (Philippov *et al.*, 2021).

**Фитопланктон.** Альгофлора болот и их гидрографической сети изучены в меньшей степени (по сравнению с флорой высших растений). Водорослям сфагновых болот Европейской России посвящён ряд работ (Кузнецов, Щербаков, 1925; Коршиков, 1928; Зауер, 1950; Киселёв, 1950; Шешукова-Порецкая, 1962; Горшкова, 1971; Антипина, 1979*a*, 1979*б*, 1986; Штина *и др.*, 1981; Гордеева, Левкина, 1984; Левкина *и др.*, 1984; Анисимова *и др.*, 2005, 2011; Лукницкая, 2005, 2007, 2010, 2011, 2012; Патова, Гарус, 2005; Генкал, Куликовский, 2006, 2008*a*, 2008*б*; Шабалина, 2006; Куликовский, 2007*a*, 2007*б*, 2008*a*, 2008*б*, 2008*в*, 2008*г*, 2009*a*, 2009*б*, 2009*в*, 2009*г* и др.; Анисимова, Дмитриева, 2011; Сафронова, 2011, 2019; Волошко, 2012; Анисимова, 2013, 2017; Неретина, Гришуткин, 2014; Стерлягова *и др.*, 2016; Афанасьев *и др.*, 2017; Мартыненко, 2017; Скоробогатова, Гидора, 2017; Kulikovskiy *et al.*, 2010*a*; Sterlyagova, Shabalina, 2017; Anissimova, Philippov, 2018; и ряд др.). Имеются материалы и по алгофлоре болот Кавказа (Иванов, 1901; Воронихин, 1934 и др.; Тарноградский, 1945, 1947, 1957*a*, 1957*б*, 1959, 1961), а также ряда других стран (Матвиенко, 1938; Паламар, 1954; Порк, 1959; Кываск, 1972; Райда, 2005; Woelkerling, 1976; van Dam, Buskens, 1993; Mataloni, Tell, 1996; Mataloni, 1999; Kocarkova *et al.*, 2002; Neustupa *et al.*, 2002; Novakova, 2003; Sejnohova *et al.*, 2003; Kitner *et al.*, 2004; Stastny, 2009; Kulikovskiy *et al.*, 2010*b*; Stepankova *et al.*, 2012; Mataloni *et al.*, 2015; Kapustin *et al.*, 2019; van Dam, Meesters, 2021; Gusev *et al.*, 2022; и др.). Большая часть перечисленных работ базируется на изучении ограниченного числа болотных массивов, а в ряде случаев из текста статей установить биотопическую приуроченность водорослей к тем или иным формам микрорельефа крайне сложно (или даже невозможно).

В Вологодской обл. одними из первых работ по изучению видового богатства водорослей болот следует считать статьи В.И. Полянского (1941, 1950). В них, на основании исследований 1936 г., для ряда озёр Устюженского и Череповецкого р-нов сообщается

ется и о водорослях с болот («выжимки сфагновых мхов»). Следующий этап познания водорослей водных объектов болот связан с активным исследованием малых озёр Дарвинского заповедника. Так с 1989 по 1999 гг. для 7 озёр (Дорожив, Дубровское, Змеиное, Кривое, Мотыкино, Тёмное, Хотавец) были определены пигментные характеристики фитопланктона (Минеева, 1993, 1994), выявлен состав альгофлоры (всего обнаружено >400 видов), проанализирована её таксономическая и эколого-географическая структура (Корнева, 1994, 1996, 1997, 2006, 2009, 2012, 2015; Korneva, 1996), описаны новые и редкие виды (Корнева, Генкал, 1996). За последние годы были получены материалы как о микроскопических (Филиппов *и др.*, 2015; Стерлягова *и др.*, 2016; Капустин *и др.*, 2016; Макарёнкова, Филиппов, 2017; Kapustin *et al.*, 2016), так и макроскопических (Чемерис, Филиппов, 2010; Чемерис *и др.*, 2013; Вишняков, Филиппов, 2018; Вишняков *и др.*, 2020, 2021) водорослях естественных и нарушенных торфяных болот. Основное внимание уделялось видовому составу, структуре альгофлор разных типов болотных водных объектов и роли водорослей в гидробиоценозах.

**Бактерио- и вириопланктон.** Микробиота болот особенно активно исследуется в последние несколько десятилетий. Большинство работ посвящено изучению функций бактерий в круговоротах азота, серы, фосфора, углерода. Их результаты указывают на то, что бактерии играют в этих процессах ведущую роль, и могут даже контролировать видовой состав фитоценозов (Lamers *et al.*, 2012). Проводятся работы по исследованию филогенетического разнообразия и функциональной структуры микробных сообществ водно-болотных экосистем, описанию новых таксонов и изучению их экологии (Дубинина, 1976; Съвионтэчки, Гурняк, 1996; Тимакова, 1999; Дедыш, 2005; Иванова, Дедыш, 2006; Панкратов *и др.*, 2006; Куличевская *и др.*, 2006, 2007, 2012 и др.; Заварзин, Заварзина, 2009; Панкратов, Дедыш, 2009; Трифонова *и др.*, 2010; Косолапова, Косолапов, 2011; Белова *и др.*, 2012; Федотова *и др.*, 2012; Данилова, 2014; Данилова, Дедыш, 2014; Иванова, 2018; Dedysh *et al.*, 1998; Pankratov *et al.*, 2006; Kulichevskaya *et al.*, 2008, 2014 и др.; Bragina *et al.*, 2011; Preston *et al.*, 2012; Ivanova, Dedysh, 2012; Wang *et al.*, 2012; Bodelier, Dedysh, 2013; Danilova *et al.*, 2013 и некоторые др.).

В микробных сообществах водных объектов болот (в отличие от крупных рек и озёр) ведущую роль играют бентосные сообщества и обрастатели, образующие биоплёнки на различных субстратах (Jackson *et al.*, 2001). Однако планктонные сообщества представляют значительный интерес для понимания микробных процессов в водно-

болотных экосистемах.

В настоящее время показано, что вирусы могут играть важную роль в функционировании водных экосистем, вызывая лизис бактерий, влияя на потоки углерода и структуру микробных сообществ (Копылов, Косолапов, 2011; Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004; Peduzzi, Luef, 2009 и др.). Однако влияние вирусов на функционирование болотных экосистем изучено весьма слабо, а работы о вириопланктоне водных объектов болот единичны (Farnell-Jackson, Ward, 2003; Filippini *et al.*, 2006). Насколько нам известно, исследования вирусов в северных торфяных болотах ранее не проводилось, что особенно удивительно, учитывая роль, которую их микробные сообщества играют в глобальном круговороте углерода и биогенов (Jackson, Jackson, 2008).

Ранее, на территории Вологодской обл., данные о микрофлоре и микробиологических процессах в водах и грунтах болотных озёр получены лишь на территории Дарвинского заповедника (Буторин, Соколова, 1994; Лаптева, Гаврилова, 1994; Лазарева *и др.*, 2000а; Панкратов *и др.*, 2005; Куличевская *и др.*, 2011; Федотова *и др.*, 2012; Федотова, 2013; Ivanova *et al.*, 2018; Kulichevskaya *et al.*, 2020; Dedysh *et al.*, 2020). В последние годы в регионе проводятся активные метагеномные исследования верхних горизонтов торфяных почв болот, показывающие существенную разницу в прокариотическом разнообразии болот разных типов (верховые, аапа, ключевые, пойменные) с одной стороны (Ivanova *et al.*, 2020, 2022; Dedysh *et al.*, 2021), и положительных и отрицательных микроформ внутри одного типа с другой (Rakitin *et al.*, 2022).

В последние 10 лет были проведены исследования количественного распределения, биомассы бактерий, численности вирусов и вирус-индуцированной смертности бактериопланктона в разных типах водных объектов бол. Шиченгское, а также сезонной динамики микробиологических показателей (Стройнов, 2015; Стройнов, Филиппов, 2015, 2016, 2017а, 2017б; Филиппов *и др.*, 2015).

**Зоопланктон.** При анализе публикаций, посвящённых микрофауне разных типов водных объектов болот, обращает на себя внимание, что наибольшее количество исследований выполнено на первичных болотных озёрах, как правило, европейской России (Скадовский *и др.*, 1928а, 1928б, 1933; Винберг, 1937; Мануйлова, 1949; Уломский, 1952; Ботвинник, 1955; Гордеев, Филимонова, 1961; Андроникова, 1964, 1968, 1992, 1996; Лазарева, 1991а, 1996 и др.; Крылов, 2009; Черевичко, 2009а, 2009б, 2009в, 2011, 2017; Лобуничева, 2010а; Лоскутова *и др.*, 2010; Подшивалина, 2017; Деревенская *и др.*,

2019; Umanskaya *et al.*, 2020 и др.), Сибири (Ермолаева, 2017), Скандинавии (Järnefelt, 1956 и др.), Восточной Европы (Laganovska, 1963; Kuczyńska-Kirpen, 2008), Северной Америки (Havens, 1991).

Значительно меньше работ о планктоне вторичных водных объектах, и при этом основной объём исследовательских работ выполнен преимущественно на севере и северо-западе (Филимонова, Юрковская, 1963, 1964, 1971; Белоусова, Филимонова, 1973; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Козлова, 1974; Черевичко, 2009а, 2009в; Куликова, 2010; Зайцева *и др.*, 2016, 2017а, 2017б; Yurkovskaya, 2003 и др.) и отчасти средней полосе (Дексбах, 1922; Кузнецов, Щербаков, 1925; Щербаков, Кузнецов, 1927; Скадовский, 1928; Животова, 2002, 2004; Мокшин *и др.*, 2017) европейской России. Имеются материалы и о зоопланктоне болот Кавказа (Тарноградский, 1945, 1947, 1957а, 1957б, 1959, 1961), Западной Сибири (Кухарская, Долгин, 2009; Кухарская, 2011; Шевелева *и др.*, 2014), Европы (Klimaszyk, Kuczyńska-Kirpen, 2006; Hannigan, Kelly-Quinn, 2014), Африки (Thomas, 1961; Van Damme, Eggermont, 2011; Neretina *et al.*, 2017), Азии (Chittapun, Pholpunthin, 2001; Van Damme *et al.*, 2013), Северной Америки (Anderson *et al.*, 1977), Южной Америки (Quiroga *et al.*, 2013; Garcia *et al.*, 2017).

Мало изученными в гидробиологической плоскости можно считать торфяные карьеры и каналы на болотах (Никитинский, 1926; Себенцов, 1926; Дунэ, 1928; Россолимо, 1930; Вертебная, 1933; Шмелёва, 1933; Филимонова, Юрковская, 1964; Носков *и др.*, 1968; Кудина, 1987; Филимонова, Белоусова, 1988; Higgins *et al.*, 2007).

В Вологодской обл. исследования зоопланктона болотных водоёмов наиболее активно велись с конца 1980-х гг. на территории Дарвинского заповедника. В особенности стоит выделить работы В.И. Лазаревой по изучению состава и структуры зоопланктона во внутриболотных первичных озёрах, его роли и связи с другими компонентами (Лазарева, 1991а, 1991б, 1991в, 1992, 1993, 1994, 1995, 1998; Лазарева *и др.*, 2003а и др.). В последние 15 лет основное внимание уделяется изучению зоопланктона разных типов водных объектов болот. Так, получены материалы о видовом разнообразии и количественных характеристиках сфагновых мочажин и болотных озерков бол. Алексеевское-1 (Лобуничева, Филиппов, 2009; Лобуничева, 2009; Lobunicheva, Philiprov, 2011), болотных рек и заливаемых пойм вологодского Прионежья (Лобуничева, Филиппов, 2012, 2013), травяных и моховых мочажин бол. Столупинское (Зайцева, Филиппов, 2016), серии разнотипных водных объектов бол. Шиченгское (Филиппов *и др.*, 2015; Зайцева *и др.*, 2015).



др., 2016, 2017a; Лобуничева, Филиппов, 2017; Филиппов, 2017; Philiprov et al., 2021), а также роли *Utricularia intermedia* в сообществах проточных топей бол. Шиченгское и двух приозёрных болот национального парка «Русский Север» (Зайцева и др., 2014; Лобуничева и др., 2014; Михайлова и др., 2014).

**Водные макробеспозвоночные.** Водные макробеспозвоночные болот изучены недостаточно, за редким исключением. Например, болота Белгородской, Воронежской, Курской и Липецкой областей (Силина, Камолов, 1993; Силина, Чалая, 1994; Прокин, 2001, 2005, 2017; Силина, 2002; Силина, Прокин, 2002, 2008a, 2008б; Прокин, Силина, 2007; Силина и др., 2013; Колесников, 2017; и др.) и Калининградской (Бесядка, Мороз, 1996a, 1996б; Левандовски, 1996; Цихоцка, 1996; Чахоровски, 1996) областей России, а также Белоруссии (Рындевич, 1999; Сушко, Солодовников, 2000; Сушко, 2002, 2010; Сушко, Кубиш, 2002; Бесядка и др., 2005; Парамонов, Сушко, 2010; Дударев и др., 2011; Шкатуло, 2011; Лукашук, 2017; Sushko, 2017 и др.) и Канады (Flannagan, Macdonald, 1987; Hilton, 1987; Larson, 1987; Lewis, 1987; Murkin, Batt, 1987; Scudder, 1987; Smith, 1987; Wrubleski, 1987). Однако, фрагментарные материалы имеются и по другими регионам России (Козловская, 1976; Шкатуло и др., 1984; Филимонова, Белоусова, 1988; Дядичко, 2007, 2013; Сажнев, 2017; Столбов, Попова, 2017; Аксенова и др., 2020; Prokin et al., 2019) и мира (Пржиборо, 2017; Турбанов и др., 2017; Fairchild et al., 1987; Bolton, 1992; Hannigan et al., 2011; Hannigan, Kelly-Quinn, 2012; Gavrilov-Zimin, Przhiboro, 2016; Kangasniemi et al., 2016).

Наибольшее количество гидробиологических работ на болотах выполнялись преимущественно на первичных болотных озёрах европейской части России (Ласточкин, 1927; Дексбах, 1936; Ботвинник, 1955; Салазкин, 1968; Голубков и др., 1997, 1999; Пржиборо, 2001; Лазарева и др., 2003б; Скальская, Жгарева, 2007; Лоскутова и др., 2010 и др.), Западной Сибири (Шарапова, 2007; Масленников, Долгин, 2014; Вдовина, Безматерных, 2019, 2021), Финляндии (Meriläinen, Нунунен, 1990), Великобритании (Боусе, 2004), Канады (Walker et al., 1985), Перу (Oyagua Passuni, Maldonado Fonkén, 2014/15). Весьма мало данных о макробеспозвоночных торфяных карьеров и канав на болотах (Никитинский, 1926; Россолимо, 1930; Вертебная, 1933; Пепеляева, 1933; Шмелёва, 1933; Носков и др., 1968; Coulson et al., 1990; Painter, 1998; van Duinen et al., 2003; Taillefer, Wheeler, 2010).

В Вологодской обл. исследования беспозвоночных внутриболотных водных объек-

тов наиболее активно велись на озёрах Дарвинского заповедника (Жаворонкова, 1984; Скальская, 1994; Иванов, 1996, 1999, 2000а, 2000б, 2006а, 2006б; Гусаков, 2000; Лазарева и др., 2003б; Скальская, Жгарева, 2007). Также в последние годы получены материалы о бентосе и зоофитосе разных типов болотных водных объектов бол. Шиченгское и бол. Алексеевское-1 (Ивичева, Филиппов, 2013, 2015, 2017; Филиппов, Пестов, 2014; Пестов, Филиппов, 2016; Прокин и др., 2016; Сажнев, Филиппов, 2017, 2018).

В целом, в отечественной и зарубежной современной литературе можно встретить данные практически обо всех группах организмов, встречающихся/обитающих на водных объектах болот. Однако эти сведения, как правило, малоинформативны для системного познания объекта, что связано с тем, что материалы, полученные в разные годы (зачастую десятилетия и даже столетия), разными исследователями, на различных типах болот и/или в различных природных зонах, с точки зрения создания общей картины структурно-функциональной организации экосистем болотных водных объектов не применимы и не сопоставимы. Также слабым местом в гидроэкологических исследованиях болотных экосистем является почти полное отсутствие данных об абиотических факторах среды [в данном случае часто игнорируются (или не воспринимаются в комплексе) климатические, гео- и гидрохимические параметры и их изменения в пределах болотных участков и массивов]. Лишь восприятие внутриболотных водных объектов как сопряжённых с болотом, но всё же самостоятельных эволюционирующих экосистем [где анализируются абиотические параметры среды, качественно и количественно изучаются все главнейшие компоненты биоты (вирусы, протисты, высшие растения, животные) (желательно единым научным коллективом), прослеживаются взаимосвязи между отдельными компонентами и их роль на разных стадиях развития болот] позволит гидробиологии болот выйти на принципиально новую ступень своего развития. Именно в этом видится будущее данного научного направления.

### **1.2.2. Гидробиология болот как научное направление**

Выше было убедительно показано, что одними из типов природных вод являются болота и объекты их гидрографической сети, что позволяет их включать (как и другие континентальные водные надорганизменные системы) в область интересов гидробиоло-

гии<sup>19</sup>. Это означает возможность рассматривать болота как объект гидробиологических исследований, а с учётом уникальности и специфичности внутриболотных водных объектов, считать их объектами особого внимания гидробиологии.

При всём относительном разнообразии гидробиологических исследований данных водных экосистем (см. раздел 1.2.1 наст. работы), теоретические положения «*гидробиологии болот*» ранее не были описаны/сформулированы. Возможно, это связано с их «самоочевидностью», «частным характером» или «низким хозяйственным значением самих объектов». Факт остаётся фактом: данное направление не было обособлено в качестве самостоятельного и развивалось в рамках общей гидробиологии. На наш взгляд, болота (как водный объект!) и объекты их гидрографической сети, заслуживают не меньшего внимания гидробиологов и экологов, чем те же моря, водохранилища, озёра, реки. При этом стоит подчеркнуть, что по своей сущности болота и внутриболотные водные объекты не являются классическими водоёмами или водотоками, это специфические природные избыточно увлажнённые образования, развивающиеся в условиях и благодаря закономерной аккумуляции торфа.

Теоретико-методологической основой гидробиологии болот послужили труды И.Д. Богдановской-Гиенэф, Е.А. Романовой, А.Д. Дубаха, Н.Я. Каца, К.Е. Иванова, В.В. Романова, В.Д. Лопатина, А.А. Ниценко, Л.Я. Смоляницкого, А.И. Кузьмичева, В.В. Панова. Значительный вклад в изучение вопросов, сопряжённых с изучением болот и их поверхностной гидрографической сети, внесли В.С. Доктуровский, Ю.Д. Цинзерлинг, С.Н. Тюремнов, Е.А. Галкина, Е.М. Брадис, М.С. Боч, Т.К. Юрковская, Г.А. Елина, С.М. Новиков, Б.С. Маслов, Л.И. Инишева, О.Л. Кузнецов, Е.Д. Лапшина, А.А. Сирин и др. Основы гидробиологии болот заложены в трудах В.Н. Сукачёва, И.Д. Богдановской-Гиенэф, С.Н. Скадовского, Д.А. Тарноградского, Н.Я. Каца, С.И. Кузнецова, Г.Г. Винберга, И.А. Киселёва, С.В. Герда, Е.А. Романовой, З.И. Филимоновой, В.А. Экзерцева, А.А. Салазкина, И.Н. Андрониковой, В.И. Лазаревой, Л.Г. Корневой, С.Н. Дедыш и др. Развитие данного научного направления стало возможно благодаря А.А. Россолимо,

---

<sup>19</sup> *Гидробиология* – самостоятельная биологическая наука (Зернов, 1934, 1949; Жадин, 1950; Березина, 1953, 1973; Константинов, 1967, 1986; Борущкий и др., 1973; Винберг, 1977; Кожова, 1987; Алимов, 2000; Кузьмичев, 2000; Семерной, 2008; Зилов, 2009; Протасов, 2010, 2011 и др.), которая рассматривается как система знаний об организмах-гидробионтах и их экотопических группировках, экосистемах и гидробиомах, живом веществе гидробиосферы. Гидробиология может быть структурирована по уровням организации живого, по типам природных вод, по главнейшим целям (Винберг, 1977); её основными разделами могут быть общая, сравнительная, частная, прикладная гидробиология (Протасов, 2010). В последние годы [например, согласно определению ВАК РФ (vak.ed.gov.ru) для научной специальности] гидробиологию рассматривают как область экологии, изучающую закономерности взаимодействия водных организмов (гидробионтов) между собой и с абиотическими факторами водных объектов.

Ю.В. Рычину, Н.В. Кордэ, Н.Н. Смирнову, В.Г. Папченкову, Т.М. Потаповой, Л.В. Воронину, Т.И. Моисеенко, Н.А. Завьялову, Ю.А. Мазею, О.Г. Савичеву, А.А. Пржиборо, А.А. Прокину, А.В. Черевичко, Д.В. Тихоненкову и др. и их исследованиям отдельных структурных элементов гидробиоценозов болот.

*Гидробиология болот*<sup>20</sup> – это научное направление о биологических процессах в разнотипных водных объектах болот и их связях со средой. Основная цель гидробиологии болот состоит в изучении закономерностей формирования биологического разнообразия, структурно-функциональной организации, разновременной динамики гидробиоценозов болот и объектов их гидрографической сети.

В качестве объекта исследования выступают все живые организмы, обитающие в водных объектах болотного генезиса, а предметом исследования являются сообщества гидробионтов, их структура и экологическая роль в функционировании экосистем водных объектов болот.

*Гидробиологию болот* можно рассматривать либо как биологическую научную дисциплину с фрагментами общей экологии (частная гидробиология), либо как междисциплинарный комплекс экологических, биологических, географических наук, связанных общим объектом исследования. Близкими и смежными к гидробиологии болот научными дисциплинами выступают болотоведение, гидрология, гидрохимия, общая экология, общая гидробиология, альгология, гидрботаника, микробиология, лимнология, ландшафтоведение и др.

Основные направления гидробиологии болот связаны с изучением:

- 1) качественного состава (изучение видового богатства организмов (растений, животных, грибов, протистов) гидробиоценозов болот и объектов их гидрографической сети, создание баз/банков данных по их биоразнообразию);
- 2) структуры водных сообществ (изучение особенностей и закономерностей организации внутренних и контурных сообществ организмов водных объектов болот);
- 3) динамики водных сообществ (изучение закономерностей временных изменений состава и структуры сообществ водных объектов болот);
- 4) продуктивности водных сообществ (изучение продукции и деструкции сообществ отдельных групп организмов в гидробиоценозах болот и объектов их гидрогра-

---

<sup>20</sup> Термин «*гидробиология болот*» был предложен Д.А. Филипповым (2015г), а основные положения были представлены в рамках международного симпозиума «Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование (Россия, г. Петрозаводск, сентябрь 2015 г.).

фической сети);

5) биологии и экологии водных организмов (изучение влияния среды болотных водоёмов и водотоков на биоэкологические особенности водных организмов и их адаптаций к специфическим условиям болот и внутриболотных водных объектов);

6) типологических особенностей (изучение структурно-функциональной организации экосистем водных объектов болот с учётом их типологии и особенностей физико-географического положения).

*Гидробиология болот* использует, в основном, «стандартные»/классические методы и методики более общих дисциплин, когда речь идёт о типичных и отчасти смешанных водных объектах болот. Увеличение специфичности водных объектов способствует новым возможностям и необходимости расширения применяемых методических подходов. Учитывая, что водные объекты болот существуют неразрывно с торфяными болотами, наиболее целесообразным видится использование в работе сочетания методов и методик традиционного болотоведения, гидробиологии и экологии. При гидробиологических исследованиях необходимо учитывать разнообразие, пространственно-временную неоднородность и многоуровневую структурную организацию болотных экосистем, а также разнотипность, своеобразие и эволюционную преемственность водных объектов в пределах гидрографической сети болот.

В целом, *гидробиология болот* [англ.: mire hydrobiology] – 1) частная гидробиология, занимающаяся изучением специфики болот, болотных водоёмов и водотоков; 2) междисциплинарное научное направление, занимающееся выявлением закономерностей состава и структуры биоты болотных водных объектов, а также установлением зависимостей их структуры и динамики от условий среды. В качестве объекта исследования выступают все живые организмы, обитающие в водных объектах болотного генезиса, а предметом исследования являются сообщества гидробионтов, их структура и экологическая роль в функционировании экосистем водных объектов болот. Применяемые методы и методики гидробиологического исследования болот зависят от типологии водных объектов болот и их особенностей.

### **Заключение по главе 1**

Глава 1 посвящена анализу болот и их гидрографической сети как особого объекта гидроэкологических исследований. Основное внимание уделяется понятиям и терминам,

связанных с болотами и водными объектами болот, их классификацией, а также историей и современным состоянием их биоэкологической изученности. Изученность водных объектов болотных экосистем рассмотрена в трёх направлениях: 1) данных объектов в целом (с использованием метода хронологических таблиц); 2) основных типов объектов; 3) отдельных структурных компонентов.

Некоторые основные выводы по данной главе:

1) Торфяные болота это комплексные природные образования, которые относятся к особому типу водных объектов, уникальность которых подчёркивается 1) закономерной аккумуляцией торфа (данное свойство служит отличительной особенностью от иных типов природных объектов) и 2) внутриболотной гидрографической сетью [формирование особого комплекса закономерно связанных (пространственно, генетически, функционально) между собой гидрографических объектов (в виде собственно болота и отдельных внутриболотных типов водных объектов)].

2) Внутриболотные объекты на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного процесса с учётом их связи со стоком воды и гидрологическим режимом делятся на 5 крупных групп: а) типичные водные объекты; б) смешанные водные объекты; в) нетипичные водные объекты; г) случайные и временные водные объекты; д) неводные объекты. Каждая из этих групп включает от 1 до 3 подгрупп и от 1 до 5 типов водных объектов, которые в свою очередь могут подразделяться на подтипы с учётом их происхождения, положения в мезорельефе и иным внутренним особенностям, что подчёркивает необходимость восприятия каждого отдельного гидрографического элемента в качестве особой экосистемы, связанной как с торфяным болотом, так и с другими объектами гидрографической сети болот.

3) Учитывая, что болота и элементы их гидрографической сети являются водными объектами, то их следует считать полноправным объектом гидроэкологических исследований. Весомым доводом в пользу особого рассмотрения и гидроэкологического изучения торфяных болот является существенное разнообразие типов внутриболотных водных объектов и наличие формирующихся и развивающихся только в условиях болот объектов (особенно смешанных и нетипичных).

4) В целом, изученность водных объектов болот уменьшается, а продолжительность изысканий падает в ряду типичные – смешанные – нетипичные – случайные водные объекты болот. Основные причины этого связаны с высокой трудоёмкостью проведения по-

левых работ на болотах, необходимостью существенной корректировки сложившихся подходов и разработки новых методов для их исследования. Имеющиеся данные о структурных компонентах отдельных типов водных объектов болот, как правило, слабо применимы, не сопоставимы и малоинформативны для познания структурно-функциональной организации их экосистем, поскольку они были получены в разные годы (зачастую десятилетия и даже столетия), разными исследователями, на различных типах болот и/или в различных природных зонах, часто несодержащих сведений об абиотических факторах среды.

5) Увеличение объёмов и глубины гидроэкологического познания болот мы связываем с развитием научного направления «*гидробиология болот*». *Гидробиология болот* [англ.: mire hydrobiology] – 1) частная гидробиология, занимающаяся изучением специфики болот, болотных водоёмов и водотоков; 2) междисциплинарное научное направление, занимающееся выявлением закономерностей состава и структуры биоты болотных водных объектов, а также установлением зависимостей их структуры и динамики от условий среды. В качестве объекта исследования выступают все живые организмы, обитающие в водных объектах болотного генезиса, а предметом исследования являются сообщества гидробионтов, их структура и экологическая роль в функционировании экосистем водных объектов болот. Применяемые методы и методики гидробиологического исследования болот зависят от типологии водных объектов болот и их особенностей. Развитие *гидробиологии болот* будет зависеть от увеличения количества исследований, в которых а) каждый водный объект болота воспринимается как самостоятельная, сопряжённая с болотом, эволюционирующая экосистема; б) анализируются абиотические параметры сред; в) качественно и количественно изучаются все главнейшие компоненты биоты (вирусы, бактерии, протисты, высшие растения, животные) (желательно единым научным коллективом); г) прослеживаются взаимосвязи между отдельными компонентами и их роль на разных стадиях развития болот.

## Глава 2. ТЕРРИТОРИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Региональные особенности и типология болот

Общие положения и основные направления гидробиологии болот было решено реализовывать в рамках исследования модельных водных объектов болот конкретного региона. В качестве такового была выбрана Вологодская обл., характеризующаяся высокой степенью заболоченности (>17% территории), многообразием типичных и уникальных типов болотных массивов и внутриболотных водных объектов. При этом биоэкологическая изученность данных объектов в границах области продолжает желать лучшего. Анализ региональных черт и типологии болот даёт возможность познать особенности структурно-функциональной организации болотных экосистем как условий, в которых формируются и развиваются объекты их гидрографической сети.

Вологодская обл. расположена на севере Европейской территории России, почти в центре Нечернозёмной зоны, между 58° и 62° с.ш. и 35° и 47° в.д. Протяжённость области с запада на восток 650 км, что в два раза больше, чем с севера на юг (250–380 км). Общая площадь региона составляет 145,7 тыс. км<sup>2</sup>. Вологодская обл. в нынешних её границах была образована в сентябре 1937 г. В настоящее время область разделена на 26 муниципальных районов (Атлас ..., 2007; Природа ..., 2007).

История изучения болот Вологодской обл. не богата на события и достигнутые результаты, поэтому специально в настоящем разделе не рассматривается. Её основные вехи вполне уместаются в рамках ресурсного и ботанико-географического направлений (Филиппов, 2006б) [также см. библиографический указатель (Филиппов, 2010б) и – обзор стационарных исследований болот (Филиппов, 2016в)].

#### 2.1.1. Образование болот как фактор типологии водных объектов

Образование, развитие и широкое распространения болот на территории Вологодской обл. обусловлены избыточным увлажнением, равнинностью территории (затрудняющей поверхностный сток) и значительным распространением глинистых и суглинистых подстилающих пород, образующих водоупорный горизонт (Абрамова, 1965). Болотообразование, начавшееся в раннем голоцене, продолжается и в настоящее время, хотя скорость данного процесса значительно снизилась.

Пути формирования болот разнообразны. Основным является заболачивание сухо-



долов под воздействием верховодки, а также в результате лесных пожаров, подтопления при создании запруд бобрами или при строительстве водохранилищ. Часть болот образовалась путём нарастания сплавины на водную поверхность водоёмов или их заторфовывания при донном зарастании (см. Сукачёв, 1926 (1973)). Об озёрном происхождении болотных массивов свидетельствуют отложения сапропеля (мощностью 0,5–1 м и более), сосредоточенные в наиболее глубоких частях болотных котловин. Зачастую имеет место смешанный механизм, начинающийся с зарастания водоёма и продолжающийся заболачиванием прилегающих лесных и луговых суходолов.

В ряде случаев после заболачивания разделяющих болотные массивы суходолов формируются простые (из массивов одного типа) или сложные (из массивов разных типов) болотные системы. Таковыми являются самые крупные болота (например, Уломское, Северная Чисть). По мере накопления торфа и обеднения минерального питания болотообразовательный процесс проходит, как правило, ряд последовательных стадий (низинное → переходное → верховое), которые отражаются сначала в особенностях растительного покрова, а в дальнейшем – в стратиграфии торфяных залежей. В некоторых случаях стадии могут быть кратковременными, а низинная стадия довольно часто отсутствует и развитие начинается с переходной, что особенно характерно для районов с бедными песчаными отложениями. Различные условия водно-минерального питания приводят к тому, что каждый тип болот имеет свои особенности в сложении растительного покрова.

История образования и развития отдельных болот рассмотрена на очень ограниченном количестве объектов Вологодской обл. (Марков *и др.*, 1934; Минкина, 1950; Гричук, 1951; Нейштадт, 1957; Денисенков, 1968*б*, 1969; Кордэ, 1968; Денисенков *и др.*, 1976; Афанасьева, 1996, 2010; Васько, 2006; Воронцова, Березина, 2006; Филиппов, 2007*г*, 2008*г*, Теплякова, 2008; Савельева, 2010; Kutenkov, Philippov, 2019*а*, 2019*б*).

Наиболее древние болотные отложения в центральной части области начали формироваться ещё в позднеледниковое время (бол. Столупинское), образование крупных торфяников относится к раннему голоцену – предбореальному периоду, а большинство средних и мелких по масштабу болот – к более позднему атлантическому и даже субатлантическому времени (Гей *и др.*, 2000). В Вологодской обл. (согласно радиоуглеродному датированию) наиболее древние торфяные отложения приурочены к крупным низменностям: Прионежской низине [бол. Шидры, 9360±50 лет (Демидов, 2006, с. 179)], Присухонской низменности [близ б.н.п. Говорова, в диапазоне 9370±110 и 10000±310

лет (Гей *и др.*, 2000, с. 64) и бол. Липовицкое – древнее  $10080 \pm 110$  лет (Савельева, 2010, с. 137)], Молого-Судской низине [бол. Дедово Поле – древнее  $9540 \pm 60$  лет (Савельева, 2010, с. 135)].

Наши исследования времени происхождения четырёх торфяных болот Вологодской обл. показали, что радиоуглеродный возраст придонных слоёв бол. Шиченгское насчитывает  $9366 \pm 200$  и  $9482 \pm 250$  лет (ИМКЭС-14С2131 и ИМКЭС-14С2143), для пойменных участков бол. Илекса, Крестенское и Палая он составляет  $7730 \pm 140$  лет (ИМКЭС-14С2133),  $6678 \pm 250$  лет (ИМКЭС-14С2128) и  $9721 \pm 230$  лет (ИМКЭС-14С2132), соответственно.

### 2.1.2. Пространственное распределение болот

Современные и достоверные сведения о площадях болот и их распределении по территории страны и отдельным субъектам необходимы для решения ряда научных и практических задач, включая вопросы рационального использования, охраны и болотного районирования. Опубликованные материалы по данной теме зачастую противоречивы (Торфяной фонд ..., 1957; Романов, 1961; Сабо *и др.*, 1981; Торфяные ресурсы ..., 1991; Боч *и др.*, 1994; Новиков, Усова, 2000, 2002; Вомперский *и др.*, 2005, 2011; Sirin *et al.*, 2017 и др.) по причине несовпадающих по объёмам понятий «болото» и «торфяное месторождение», не полной фактографии, а также различий в методических подходах (Торфяные болота ..., 2001).

Оценки общей площади болот Вологодской обл., обнаруженные нами в литературе, изменяются в диапазоне от 8,5 до 14%: 8,5% (Торфяной фонд..., 1955), ~10% (Бобровский, 1957), 10–12% (Абрамова, 1965), 8,8% (Торфяной фонд, 1970), 14% (Новиков, Усова, 2000, 2002), 13,85% (Ившин, 2006), 12,87% (Филоненко, 2008), 12,6% (Доклад..., 2017 и все предыдущие версии за последние 10 лет, однако, в «Доклад...» (2021) значения заболоченности уже не приводятся). В некоторых из этих работ указаны точные значения общей площади болот в области, поэтому после повторного пересчёта значений мы получили несколько иные показатели: 11,63% (Торфяной фонд ..., 1955), 12,11% (Торфяной фонд ..., 1970), 13,95% (Новиков, Усова, 2000, 2002), 14,0% (Ившин, 2006), 12,56% (Доклад..., 2017). Стоит заметить, что приводимые официальные значения «оторфованных земель» в «Торфяном фонде ...» (1955, 1970) рассчитывались на основании площадей «торфяных месторождений» в границах «промышленной», а не «нуле-

вой» залежи, которая согласно Водного кодекса (2006) и является границей торфяного болота.

По нашим данным (Филоненко, Филиппов, 2013) торфяные болота на территории Вологодской обл. занимают 24812,485 км<sup>2</sup>, составляя 17,03% её площади (Таблица 2.1).

Таблица 2.1 – Распределение болот по муниципальным районам Вологодской обл.  
(по: Филоненко, Филиппов, 2013)

№	Муниципальный район	Площадь и доля болот					
		1955 <sup>1</sup>		1970 <sup>2</sup>		2013 <sup>3</sup>	
		S, км <sup>2</sup>	%	S, км <sup>2</sup>	%	S, км <sup>2</sup>	%
1	Бабаевский	3281,193	35,13	3784,474	40,52	3669,197	39,28
2	Бабушкинский	254,959	34,29	259,020	3,48	736,373	9,90
3	Белозерский	734,486	11,99	537,290	8,77	1364,043	22,27
4	Вашкинский	147,164	3,94	147,104	3,93	653,228	17,47
5	Великоустюгский	165,476	2,12	169,072	2,16	575,446	7,35
6	Верховажский	10,152	0,24	16,582	0,38	423,376	9,83
7	Вожегодский	604,880	10,48	627,435	10,88	1031,329	17,88
8	Вологодский	330,256	6,90	348,653	7,29	417,663	8,73
9	Вытегорский	1277,611	8,97	1231,962	8,65	2481,695	17,42
10	Грязовецкий	223,759	4,46	224,709	4,48	209,048	4,17
11	Кадуйский	594,181	17,94	665,267	20,09	1318,896	39,83
12	Кирилловский	1392,066	24,38	1381,431	24,25	1808,886	31,76
13	Кичменгско-Городецкий	63,588	0,88	75,554	1,05	442,781	6,14
14	Междуреченский	673,143	18,83	751,863	21,03	1103,136	30,85
15	Никольский	12,030	0,16	13,557	0,18	179,980	2,33
16	Нюксенский	408,631	7,93	412,851	8,01	855,628	16,61
17	Сокольский	574,354	13,32	578,883	13,42	682,138	15,82
18	Сямженский	162,760	3,74	166,424	3,82	754,579	17,32
19	Тарногский	91,942	1,82	93,204	1,85	270,548	5,37
20	Тотемский	396,648	4,93	500,646	6,22	1047,797	13,03
21	Усть-Кубинский	311,826	11,33	309,982	11,27	522,739	19,00
22	Устюженский	1765,738	48,28	1912,029	52,28	1289,236	35,25
23	Харовский	330,727	9,56	331,144	9,58	516,900	14,95
24	Чагодощенский	1026,310	42,74	895,319	37,29	654,913	27,27
25	Череповецкий	1898,263	25,06	2005,589	26,47	1577,278	20,82
26	Шекснинский	206,946	7,93	206,057	7,90	225,651	8,65
	Всего:	16939,089	11,63	17646,101	12,11	24812,485	17,03

*Примечание.* №1–26 – номера районов на карте (Рисунок 2); 1955<sup>1</sup> – по: Торфяной фонд Вологодской обл. (1955), 1970<sup>2</sup> – по: Торфяной фонд Вологодской обл. (1970), 2013<sup>3</sup> – оригинальные данные (по: Филоненко, Филиппов, 2013); S, км<sup>2</sup> – площадь болот в районе, % – доля болот от территории района.

*Распределение болот по муниципальным районам.* Болота в Вологодской обл., согласно современному (по состоянию на 1 января 2022 г.) административному делению, распределены по территории крайне неравномерно (Рисунок 2.1, Таблица 2.1). В отдельно взятых муниципальных районах болота занимают площадь от 179,98 до 3669,16 км<sup>2</sup> или от 2,33% до 39,83% их территории. Наибольшие площади болот сосредоточены в Бабаевском (3669,2 км<sup>2</sup>), Вытегорском (2481,7 км<sup>2</sup>), Кирилловском (1808,9 км<sup>2</sup>), а также Череповецком (1577,3 км<sup>2</sup>), Белозерском (1364,0 км<sup>2</sup>), Кадуйском

(1318,9 км<sup>2</sup>), Устюженском (1289,2 км<sup>2</sup>), Междуреченском (1103,1 км<sup>2</sup>), Тотемском (1047,8 км<sup>2</sup>) и Вожегодском (1031,3 км<sup>2</sup>). От 500 до 1000 км<sup>2</sup> болот имеется в 9 районах, а менее 500 км<sup>2</sup> – 7. Наименьшие площади болот сосредоточены в трёх муниципальных районах (Шекснинский, Грязовецкий, Никольский), расположенных в подзоне южной тайги с высоким уровнем хозяйственной освоенности.

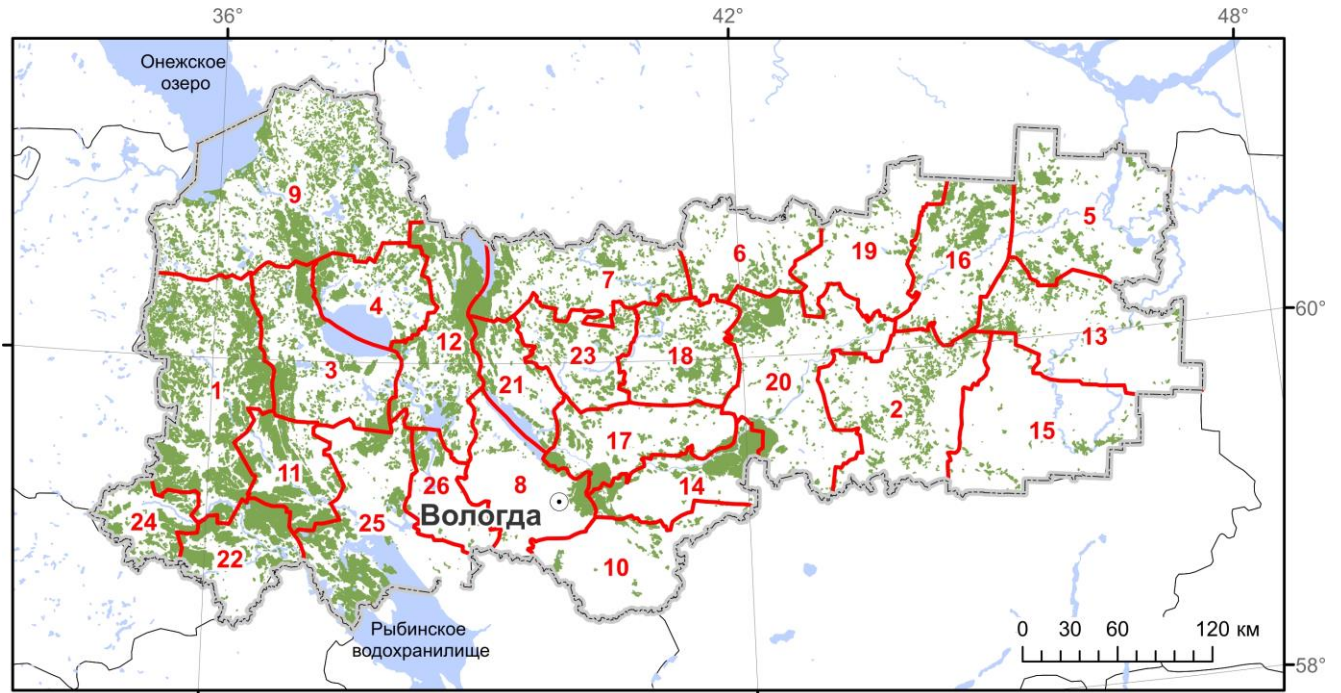


Рисунок 2.1. Болота в структуре административного районирования Вологодской обл. (по: Филоненко, Филиппов, 2013)

*Примечание.* Здесь и на Рисунок 2.2 и 2.4 зелёным цветом обозначены болота, красными линиями – границы районов; 1–26 – муниципальные районы (см. Таблица 2.1).

Наибольшие относительные значения заболоченности муниципальных районов зафиксированы для Кадуйского (39,83%), Бабаевского (39,28%), Устюженского (35,25%), Кирилловского (31,76%) и Междуреченского (30,85%). Ещё восемь районов имеют долю болот меньше 30%, но больше, чем среднестатистическую по области – Чагодощенский (27,27%), Белозерский (22,27%), Череповецкий (20,82%), Усть-Кубинский (19,00%), Вожегодский (17,88%), Вашкинский (17,47%), Вытегорский (17,42%), Сямженский (17,32%). Близкие значения у Нюксенского (16,61%), Сокольского (15,82%), Харовского (14,95%) и Тотемского (13,03%). Остальные 9 районов, расположенных в центральной и восточной части области, имеют заболоченность <10%.

В целом, наши данные (Филоненко, Филиппов, 2013) отличаются более высокими значениями по сравнению с материалами «Торфяного фонда ...» (1955, 1970). Они не противоречат уточнениям, приводимым в данных справочниках, относительно общей заболоченности территории (до 23%), о наличии недообследованных объектов (из 4534

торфяных месторождений в «Торфяной фонд ...» (1970) включена информация лишь о 2228) и неучтённых площадей (не менее 3000 км<sup>2</sup>).

В 1983–1984 гг. по заданию ПГО «Торфгеология» выполнялись работы по выявлению торфяных месторождений Вологодской обл. на космических фотоснимках (Предтеченский и др., 1987). Было установлено, что на существующих картах и в списках торфяных месторождений региона не учтены десятки месторождений всех типов, включая даже крупные с площадью от 10 до 70 км<sup>2</sup>.

Ввиду особенностей составления подобных справочников (Торфяной фонд ..., 1955, 1970) площади некоторых крупных болот, находящихся на границах муниципальных районов, отнесены лишь к одному из них. Например, бол. Гришутинское-Столупинское отнесено лишь к Череповецкому р-ну (тогда как его часть расположена ещё в Белозерском и Кирилловском р-нах) или бол. Уломское-2 – только к Устюженскому (северная часть болота расположена в Бабаевском и Кадуйском).

Некоторые несоответствия площадей могут быть связаны также с хозяйственной деятельностью и структурно-механическим уничтожением торфяных болот. Прежде всего, это осушение болот с последующей торфодобычей. Так на территории Вологодской обл. добыча торфа проводилась более чем на 400 торфяных месторождениях, а торфяные ресурсы полностью выработаны на более чем 60 болотах площадью свыше 0,1 км<sup>2</sup> (Торфяной фонд ..., 1970; Филиппов, 2007б). Существенные площади болот были потеряны и при создании водохранилищ: водами Рыбинского водохранилища затоплено > 50 крупных болот общей площадью не менее 150 км<sup>2</sup>, Шекснинского – не менее 15 болот общей площадью >20 км<sup>2</sup> (Торфяной фонд ..., 1970; Филиппов, 2007б).

Распределение болот по ландшафтным районам. Следует понимать, что распределение болот в регионе согласно административному устройству имеет значение при принятии и урегулировании нормативно-правовых решений в сфере рационального природопользования и охраны природы. Однако, с точки зрения выявления пространственных закономерностей, наиболее подходящим является анализ распространения болот согласно ландшафтному и болотному районированию. Именно эти типы районирования позволяют отследить связь распространения болот на исследуемой территории с различиями в рельефе, литологическим составом четвертичных отложений, гидрологическими условиями территории.

В соответствии с ландшафтным районированием (Воробьев, 1993; Максимова, Ску-

пинова, 2003) на территории Вологодской обл. выделено 33 ландшафтных района, расположенных в пределах 2 подзон и 3 ландшафтных областей (Северо-Западной; Сухонско-Двинской; Верхневолжья и Северных Увалов). Каждый район характеризуется преобладанием одного из шести генетических типов ландшафтов и отличается своеобразием сочетания генетических комплексов урочищ. Оценка площадей болот по ландшафтным районам приведена на Рисунок 2.2.

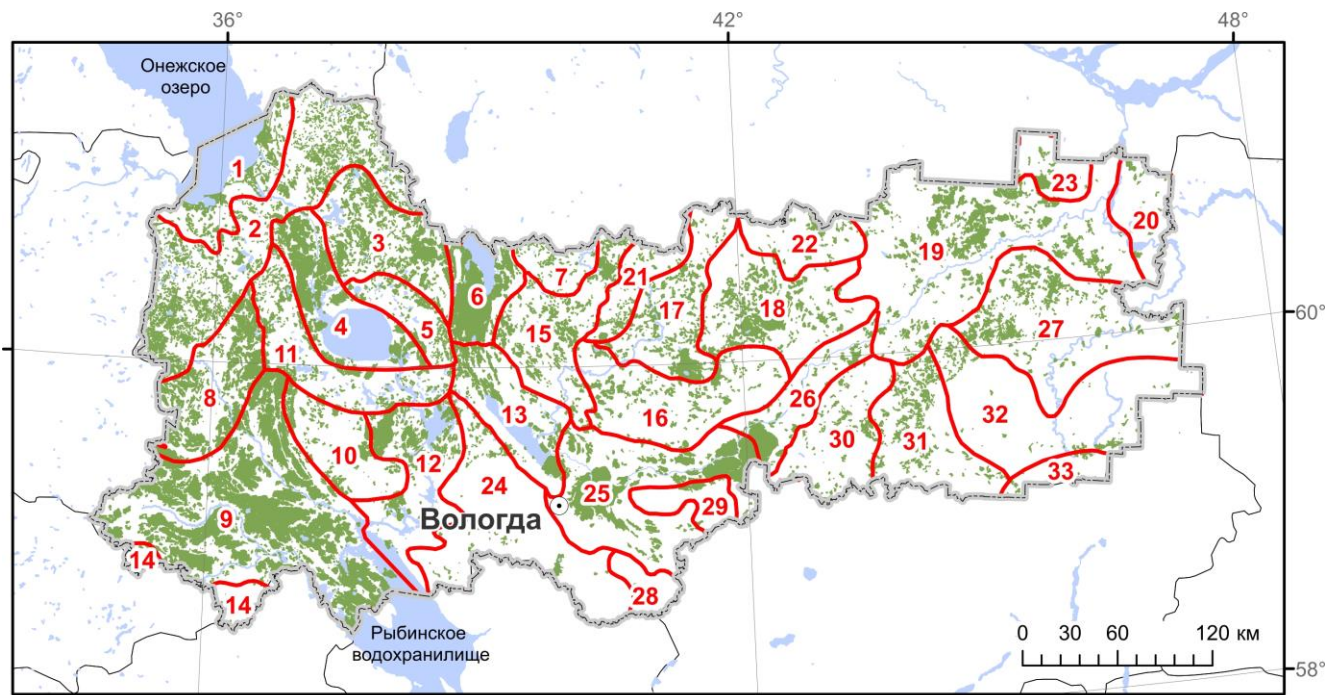


Рисунок 2.2. Болота в структуре ландшафтного районирования Вологодской обл. (по: Филоненко, Филиппов, 2013)

*Примечание.* 1–33 – ландшафтные районы (по: Воробьев, 1993): 1 – Прионежский озёрно-ледниковый; 2 – Мегорско-Андомский моренно-озёрно-холмистый; 3 – Кемский моренно-равнинный; 4 – Ковжинско-Белозёрский озёрно-ледниковый; 5 – Кирилловский моренно-озёрно-холмистый; 6 – Вожеозёрский озёрно-ледниковый; 7 – Коношский моренно-холмистый; 8 – Верхне-Судский моренно-равнинный; 9 – Молого-Судский озёрно-ледниковый; 10 – Андогский моренно-холмистый; 11 – Белозёрский моренно-озёрно-холмистый; 12 – Пришекснинский озёрно-ледниковый; 13 – Кубеноозёрский озёрно-ледниковый; 14 – Верхне-Моложский моренно-холмистый; 15 – Уфтыгский моренно-равнинный; 16 – Харовский моренно-равнинный; 17 – Верхне-Кубенский моренно-равнинный; 18 – Кулойский моренно-равнинный; 19 – Нижне-Сухонский озёрно-ледниковый; 20 – Нижне-Югский водно-ледниковый; 21 – Верхне-Важский моренно-холмистый; 22 – Нижне-Важский водно-ледниковый; 23 – Верхне-Ергинский моренно-равнинный; 24 – Грязовецкий моренно-эрозионный; 25 – Верхне-Сухонский озёрно-ледниковый; 26 – Средне-Сухонский моренно-равнинный; 27 – Кичменгский моренно-эрозионный; 28 – Верхне-Лежский моренно-холмистый; 29 – Авнигский моренно-холмистый; 30 – Галичский моренно-холмистый; 31 – Верхне-Унженский моренно-эрозионный; 32 – Верхне-Югский моренно-эрозионный; 33 – Пычуг-Ветлужский водно-ледниковый.

Наибольшие абсолютные и относительные показатели занимаемых болотами площадей характерны для Молого-Судского озёрно-ледникового ландшафтного района (5783 км<sup>2</sup> или 41,97% площади района). На территории района располагается одно из самых крупных болот в Европейской части России – Уломское, общей площадью 1792,64 км<sup>2</sup>. В «Торфяном фонде...» (1970) оно (на основании формальных критериев нахождения объекта на территории нескольких муниципальных районов) условно было

разделено между двумя районами – Череповецким (Уломское-1, 554,81 км<sup>2</sup>) и Устюженским (Уломское-2, 1237,83 км<sup>2</sup>).

Более 1000 км<sup>2</sup> болот имеется также ещё в 7 ландшафтных районах: 2 моренно-равнинных (Кемский, 1156,0 км<sup>2</sup>, Верхне-Судский, 1503,7 км<sup>2</sup>), 1 моренно-озёрно-холмистый (Мегорско-Андомский, 1713,0 км<sup>2</sup>) и 4 озёрно-ледниковых (Вожеозерский, 1205,4 км<sup>2</sup>, Ковжинско-Белозерский, 1267,1 км<sup>2</sup>, Нижне-Сухонский, 1358,6 км<sup>2</sup>, Верхне-Сухонский, 1814,0 км<sup>2</sup>). От 500 до 1000 км<sup>2</sup> болот имеется в 7 районах (Кубеноозерском, Белозерском, Кичменгском, Верхне-Кубенском, Уфтюгском, Пришекснинском, Кулойском), от 100 до 500 км<sup>2</sup> болот – 12, менее 100 км<sup>2</sup> – 6. Низкая степень заболоченности последних 6 районов отчасти связана не столько с ландшафтными особенностями, сколько с краевым положением на территории области (значительная часть территории ландшафтного района располагается в сопредельных регионах).

Анализ распределения ландшафтных районов по относительным показателям (доля болот в районе) показал, что лишь 9 районов имеют заболоченность выше средних показателей по Вологодской обл. в целом (>17,03%). Наибольшая доля болот характерна для Вожеозерского ландшафтного района (49,49%), Молого-Судского (41,97%) и Верхне-Судского (36,62%). Значительные площади занимают болота в Ковжинско-Белозерском (29,62%), Кемском (26,11%), Верхне-Сухонском (25,00%), Пришекснинском (18,15%), Мегорско-Андомском (18,07%) и Кубеноозерском (17,40%). В основном, это районы центральной и западной части области. Ещё 10 районов имеют долю болот в районе 10–17%, восемь – 5–10%, шесть – <5%. Самые низкие абсолютные (12,5 км<sup>2</sup>) и относительные (1,25%) показатели характерны для Верхне-Лежского ландшафтного района. Это связано с высокой степенью хозяйственной освоенности его территории, а также краевым и южным положением района.

Самой сильно заболоченной ландшафтной областью является Северо-Западная (16050,763 км<sup>2</sup>, 25,92%). Причём наибольшие площади болот сосредоточены не (как можно было бы ожидать) в среднетаёжной подзоне (6163,79 км<sup>2</sup>, 22,57%), а в южнотаёжной (9886,974 км<sup>2</sup>, 28,57%). Почти в два раза по абсолютным показателям Северо-Западной ландшафтной области уступает Двинско-Сухонская (7893,653 км<sup>2</sup>, 11,88%). В пределах последней большее количество болот сосредоточено уже в среднетаёжной подзоне (4681,904 км<sup>2</sup>, 11,89%), а не в южнотаёжной (3211,75 км<sup>2</sup>, 11,82%). Самые низкие значения заболоченности наблюдаются в ландшафтной области Верхневолжье и Северные

Увалы (868,069 км<sup>2</sup>, 5,09%). Чуть бóльшие площади болот сосредоточены в южнотаёжной подзоне (13931,616 км<sup>2</sup>, 17,92%) нежели в среднетаёжной (10845,693 км<sup>2</sup>, 16,26%).

В анализируемом ландшафтном районировании (Воробьев, 1993; Максимова, Скупинова, 2003) существуют некоторые неточности в плане выделения границ. На карте (Рисунок 2.2) видно, что часть границ районов проходит непосредственно через крупные болотные массивы (например, в Верхне-Судском, Молого-Судском, Андогском, Пришекснинском, Кубеноозерском, Верхне-Сухонском, Авнигском). Устранение этих неточностей несколько изменит приведённые относительные и абсолютные значения в отдельно взятых ландшафтных районах, однако, общие закономерности пространственного размещения болот в регионе сохранятся.

### 2.1.3. Типология болот

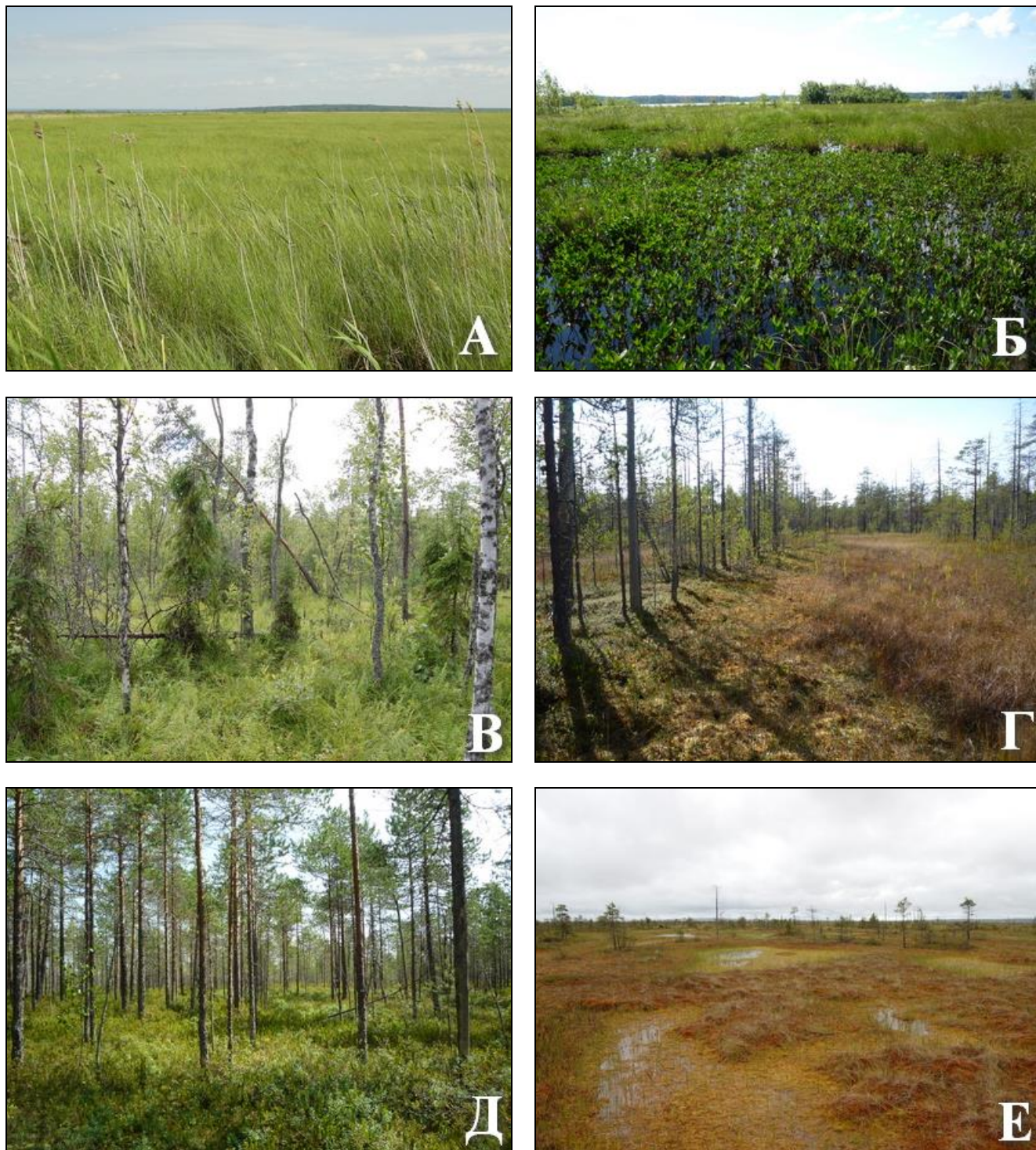
Типология является одной из важнейших основ репрезентативного представления объектов исследования. Ниже для каждого типа болотных массивов в виде краткой характеристики приведены сведения об особенностях залегания в рельефе, гидрологическом режиме, растительном покрове (флоре и растительных сообществах), торфе и торфяной залежи, распространении в регионе, охране и хозяйственном использовании.

**Евтрофные/низинные болота** приурочены к наиболее богатым местообитаниям и развиваются под влиянием грунтовых вод в сочетании с атмосферными осадками и в ряде случаев связаны с полыми водами. Грунтовые воды имеют хорошую проточность и довольно высокую степень минерализации, поэтому создаются наиболее благоприятные условия существования для растений.

Евтрофные болота располагаются в пониженных частях ландшафта (в местах выхода ключей, по окраинам озёр, в долинах рек). Они имеются на всей территории области, но встречаются крайне неравномерно (более всего представлены в западной и центральной её частях). Преобладают, как правило, низинные болота небольших размеров (0,1–1 км<sup>2</sup>). Встречаются и более крупные массивы, площадью свыше 10 км<sup>2</sup>, а в отдельных случаях (бол. Северная Чисть, Бабаевский р-н) и 100 км<sup>2</sup>, приуроченные к Молого-Андогскому водоразделу с близким залеганием или выходами карбонатных пород, в меньшей степени к Верхне-Сухонской низине и Воже-Кубенской низменности (Абрамова, 1965). Такие болота представляют собой болотные системы из многих массивов (Юрковская, 1968, 1988; Кирюшкин, 1980 и др.). Несмотря на то, что количественно бо-



лее половины болот области являются евтрофными, по общей площади (всего ~20%) они явно уступают олиго- и мезотрофным.



**Рисунок 2.3. Разнообразие типов болот Вологодской обл.**

Типы: *А* – евтрофное заливаемое открытое (в пойме р. Андома, 2006), *Б* – евтрофное приозёрное открытое (берег оз. Ковжское, 2009), *В* – евтрофное грунтового питания облесённое (бол. Столупинское, 2015), *Г* – аапа болото (бол. Пиявочное, 2015), *Д* – олиготрофное сосново-кустарничково-сфагновое (бол. Шиченгское, 2015), *Е* – олиготрофное грядово-мочажинное (бол. Крестенское, 2014) (© Д.А. Филиппов).

Евтрофные болота, как правило, разделяют на две крупные группы: заливаемые болота и жестководные (Цинзерлинг, 1938), каждая из которых по преобладающей рас-

тельности подразделяется на лесные (еловые, черноольховые и берёзовые) и безлесные (травяно-моховые, ивово-травяные и травяные) (Рисунок 2.3, А–В).

Лесные и кустарниковые евтрофные болота встречаются по берегам рек, озёр, у выхода ключей, а также возникают на месте подтопленных еловых, берёзовых и сосновых лесов. В данную группу отнесены болота с хорошо развитым древесным и (или) кустарниковым ярусами, образованные в основном *Betula pubescens* Ehrh., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и различными видами ив (*Salix aurita* L., *S. cinerea* L., *S. pentandra* L., *S. lapponum* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. myrsinifolia* Salisb.). Под пологом древесных пород развиваются травянистые болотные растения, среди которых наиболее типичны – *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Urtica dioica* L., в очень влажных вариантах – *Carex elongata* L., *C. cespitosa* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Calla palustris* L., *Comarum palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Solanum dulcamara* L. и др. Моховой покров развит незначительно (в основном на кочках) и представлен характерными лесными и лесо-болотными видами (*Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr, *Plagiomnium* spp., *Rhizomnium* spp. и др.). Также появляются виды мхов, развивающихся на коре (например, *Amblystegium serpens* (Hedw.) Bruch et al., *Plagiothecium laetum* Bruch et al.). Зрелые лесные болота (особенно чернольшаники) имеют своеобразный микрорельеф, состоящий из высоких кочек (до 0,6–0,8 м), на которых растут деревья *Alnus glutinosa*, и понижений, занятых осоками и болотным разнотравьем. Чернольшаники были очень широко распространены в Молого-Шекснинском междуречье (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957) и впоследствии значительные их площади оказались затопленными водами водохранилищ. Зачастую лесные болота в отечественной литературе и при лесоустройстве рассматриваются как заболоченные или как болотные леса (Пьявченко, 1963а; Кутенков, 2004, 2005, 2010 и др.).

Низинные болота, развивающиеся под влиянием напорных богатых известью (жёстких) грунтовых вод в сочетании с атмосферными осадками, называются жестководными или ключевыми. Болота данного типа распространены по территории области крайне неравномерно. Они располагаются по склонам коренных берегов, в долинах рек и балок, у подножий склонов. Более часты безлесные травяные ключевые болота, но встречаются и лесные ключевые болота – сосново-берёзово-ивовые с болотным и лесным разнотравьем, описанные для Никольского (Работнов, 1929), Харовского и Вожегодского (Шенников, 1933), Устюженского и Белозерского (Смагин, 2004), Верховаж-

ского (Левашов, Жукова, 2016) и Сямженского (Филиппов, 2015ж) р-нов. Богатство водно-минерального питания обусловило высокое разнообразие и специфичность флоры и растительности ключевых болот. На жестководных евтрофных болотах произрастает ~160 видов сосудистых растений и 40 видов мхов. Это виды требовательные не только к обильному увлажнению, но и обеспеченности почвы питательными веществами. Большинство сообществ в этих биотопах имеют хорошо развитый моховой покров, доминантами которого выступают *Sphagnum angustifolium* (С.Е.О. Jensen ex Russow) С.Е.О. Jensen, *S. centrale* С.Е.О. Jensen, *S. warnstorffii* Russow, *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Helodoium blandowii* (F. Weber et D. Mohr) Warnst. и ряд других. Причем доля участия мхов увеличивается с возрастанием степени увлажнения и застойности грунтовых вод (Кармазина, 2006). Ключевые болота являются местом обитания значительного количества редких видов. Например, в актуальное издание региональной Красной книги (Постановление ..., 2022) включено почти 50 видов, произрастающих на ключевых болотах, с той или иной степенью обилия в ценнозах и верности болотным биотопам. Прежде всего, повышенного внимания и охраны заслуживают стенотопные виды (Филиппов, 2005а, 2006в, 2014в), среди которых *Saxifraga hirculus* L., *Schoenus ferrugineus* L., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Ophrys insectifera* L., *Selaginella selaginoides* (L.) Beauv. ex Schrank et C. Mart. (все 5 видов – 1/CR/I).

Безлесные низинные заливаемые болота достаточно сильно отличаются от безлесных ключевых. Данные болота приурочены к поймам малых рек и ручьев, притеррасным частям пойм крупных рек (Молога, Кема, Сухона), а также к низким берегам больших озёр. Основную роль на их развитие накладывают пойменный и аллювиальный процессы, благодаря которым и формируется значительная часть их видового состава. Из 150 выявленных видов сосудистых растений около 80% связаны с наличием прибрежно-водной зоны, менее обводнённых окраек, а также с аллювиальными наносами (Филиппов, 2007а, 2008г, 2009в). Ведущую роль играют различные виды осок (*Carex acuta* L., *C. aquatilis* Wahlenb., *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. diandra* Schrank, *C. irrigua* (Wahlenb.) Hiit., *C. rostrata* Stokes и др.), злаков (*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и влаголюбивого разнотравья (*Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile* L., *Comarum palustris*, *Calla palustris*, *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichb.). Встречаются почти чистые заросли *Phragmites australis*, *Typha angustifolia* L. s.l. и *T. latifolia* L. aggr. В некоторых случаях выражен

микрорельеф: кочки формируются осоками, а в понижениях (мочажинах, межкочьях) обнаруживаются *Utricularia intermedia* Hayne и *U. minor* L., ряд видов бриевых (*Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske, *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. и др.) и сфагновых (*Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr., *S. contortum* Schultz, *S. subsecundum* Nees, *S. platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst., *S. centrale*) мхов. Деревья и кустарники не образуют собственных ярусов и представлены единичными экземплярами.

Структура растительного покрова неразвитых пойменных болот довольно гомогенна. На уровне болотного массива наблюдается поясность в направлении «русло – центр – окрайка». На фациальном уровне комплексность практически не выражена. В высокотравных сообществах отмечается ярусность, а в кустарниково-гигрофильнотравяных – мозаичность (Филиппов, 2008г, 2009г). Торфяные залежи имеют мощность до 4–5 м и сложены в основном древесно-тростниковым, древесно-осоковым, осоковым, древесно-осоково-тростниковым и осоково-гипновым низинными видами торфа (Филиппов, 2008г; Филиппов В., Филиппов Д., 2010).

Торф низинных болот отличается, как правило, высокой зольностью и поэтому часто непригоден как топливо (обильная зола засоряет топки), однако он служит превосходным органическим удобрением, поэтому низинные болота используют в основном для целей сельского хозяйства. Часто они служат (служили) и в качестве кормовых угодий (сенокосы, реже пастбища) и потенциальных (после мелиорации и выработки торфяников) сельскохозяйственных площадей.

**Мезотрофные/переходные болота** представляют собой промежуточную фазу развития, связанную с переходом от питания грунтовыми водами к фазе питания исключительно атмосферными осадками. Такой смешанный характер питания позволяет благополучно обитать большому набору видов, из которых часть характеризует низинные болота (*Carex* spp., *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustris*, *Calla palustris*), а другая – верховые (прежде всего, эриковые: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Vaccinium uliginosum* L.). Богатство болот мезотрофного типа составляет 220–230 видов (~160 – сосудистые растения, 60–70 – мхи).

Переходные болота в области разнообразны по размерам, растительности, морфологии и условиям залегания в рельефе. Они встречаются как участками по окрайкам верховых сфагновых болот (за счёт повышения доли питания грунтовыми богатыми пи-

тательными веществами водами), так и отдельными массивами (в случае увеличения мощности торфяной залежи и уменьшения доли питания грунтовыми водами).

Для Вологодской обл. характерны две группы переходных болот: лесные и безлесные/открытые. Лесные переходные болота характеризуются наличием выраженного древесного яруса, который, как правило, образован *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* примерно в равных количествах, реже встречается примесь угнетённой ели. Деревья иногда достигают значительной высоты: 3–5 (до 8) м у берёзы, 5–6 (до 10) м у сосны, 4–5 м у ели. Сомкнутость крон варьирует от 0,2 до 0,4. Этим болотам свойственно мозаичное чередование вахтово-гипновых, сабельниково-сфагновых и вахтово-сфагновых сообществ для понижений (межкочий и мочажин), древесно-кустарничково-сфагновых и кустарничково-сфагновых (хамедафна, багульник) сообществ для кочек и гряд. Торфяные залежи лесных болот сложены торфами преимущественно древесной и древесно-травяной групп при средней глубине в 1,5–2,5 м. Обширные массивы лесных болот встречаются в Ковжинско-Белозерской и Комельской низменностях (>60% их площади), а также велика их доля по берегам крупных озёр.

Безлесные болота представляют комплексы обводнённых пушицево-осоковых, осоковых, осоково-хвощёвых или тростниковых понижений и рыхлых кустарничковых (с преобладанием хамедафны и клюквы болотной) кочек, на которых могут быть встречены единичные низкорослые сосны, берёзы или ивы. Торфяные залежи переходных безлесных болот, как правило, неглубокие (2–3 м), в их строении преобладают переходные древесные виды торфов. Значительное число небольших по площади безлесных болот приурочено к замкнутым/слабопроточным котловинам холмистого моренного рельефа со слабым эрозионным расчленением. Последнее особенно характерно для северо-западной части области, но встречаются они и в восточных районах (Тарногский, Никольский). Иногда безлесные переходные болота примыкают к небольшим озёрам (например, болота у озёр Белавинское, Качозеро, Кемозеро и др.) или развиваются на склонах крупных возвышенностей (например, Андомской и Вепсской) (Антипин *и др.*, 2000; Носкова *и др.*, 2015, 2018; Филиппов, Кузнецов, неопубл.).

Уникальными для Вологодской обл. является болота аапа типа (Рисунок 2.3, Г). Они отличаются от других типов переходных болот вогнутой поверхностью, сильно обводнённой центральной частью с гетеротрофным грядово-мочажинным комплексом и периферически-олиготрофным ходом развития (т.е. в центре болота располагаются бо-

лее богатые и требовательные к минеральному питанию сообщества) (Кузнецов, 1981; Юрковская, 1992, 2006; Cajander, 1913). Впервые болото аапа типа было достоверно обнаружено на территории Вологодской обл. и обследовано в 2015 г. Д.А. Филипповым и С.А. Кутенковым. Бол. Пиявочное, расположенное на северо-западе области (Вытегорский р-н), находится на одной из самых южных границ своего распространения в Европейской России и поэтому его можно считать уникальным (Kutenkov, Philippov, 2019a). Данное болото находится в комплексе с массивами аапа, низинного и верхового типа, что ранее отмечалось для сходных болот юга Архангельской обл. (Кузнецов *и др.*, 2013). На бол. Пиявочное болотный массив аапа типа располагается в отдельной котловине и имеет четко выраженный грядово-мочажинный микрорельеф (чередованием облесённых сфагновых гряд, травяных мочажин и расположенных между ними низких сфагновых ковров) в центральной части. Гряды вторичны и относительно молоды по происхождению (высота 0,20–0,35 м, ширину 5–20 м; вытянуты практически на всю ширину массива – 400–600 м), заняты сосново-травяно-кустарничково-сфагновыми олиготрофными сообществами. Хорошо развитый древостой из *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* Abolin (высотой 6–12 м и покрытием до 50%) на грядах является особенностью бол. Пиявочное, даже в сравнении с другими крайне южными аапа (Смагин *и др.*, 2013; Botch, 1990). Ковры/бордюры (шириной 2–5 м) находятся по краям гряд и в особенности выражены со стороны гряд, расположенных ниже по общему уклону поверхности болота. Они сформированы минеротрофными сфагновыми мхами *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*, *S. centrale*, *S. sect. Subsecunda*. Основными видами травяно-кустарничкового яруса являются *Andromeda polifolia* L., *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus palustris*, *Scheuchzeria palustris* L. и *Baeothryon alpinum* (L.) Egor. На ковры выходит невысокая сосна, *Betula nana* L. и *Phragmites australis*. Мочажины полностью замкнуты, обводнены (глубина 0,1–0,3 м, ширина варьирует от 1–3 до 25–30 м и даже 30–55 м при длине 150–400 м), заняты гидрофильной травяно-гипновой растительностью. Среди трав доминируют *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata*, большое проективное покрытие имеют также *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Baeothryon alpinum*, *Scheuchzeria palustris*, под водой обильны *Utricularia intermedia* и *U. minor*. В отличие от гряд и ковров мхи здесь не формируют сплошного покрова, доминантом яруса является погружённый в воду *Scorpidium scorpioides*. Растительность всех элементов микрорельефа соответствует аапа болотам. Общими особенностями растительности Пиявочного болота является высокая

видовая насыщенность сообществ (всего 112 видов высших растений: гряды – 67, ковры – 66, мочажины – 52) и большая роль евтрофных видов, что свидетельствует о более богатых условиях питания болота. Состав растительности также свидетельствует о сукцессионной молодости комплексов. В целом, в региональном плане бол. Пиявочное стоит ближе к богатым фенноскандинавским аапа, нежели к бедным восточным онегопечорским (Kutenkov, Philiprov, 2019a).

Переходные болота могут использоваться в сельском хозяйстве области. Переходные торфа пригодны в качестве подстилки и не уступают верховым, а для применения в качестве удобрения необходимо предварительное компостирование с навозом и другими видами удобрениями. Использовать данные болота под пастбища возможно, но нецелесообразно, в связи с наличием достаточного количества луговых угодий в регионе и с низкой кормовой ценностью осок, болотного разнотравья и кустарничков.

**Олиготрофные/верховые болота** на территории России по площади и запасам торфа преобладают над всеми другими типами болот (Кац, 1948; Юрковская, 1992, 2006; Вомперский *и др.*, 2005; Sirin *et al.*, 2017). По сложности структуры, характеру образования и условиям залегания в ландшафте они наиболее разнообразны. Общим для всех верховых болот является превышение центральной части болота над окраиной, бедность и специфичность флоры, преобладание залежей с мощной толщей сфагновых верховых торфов, преобладание атмосферного типа питания, низкая минерализация и высокая кислотность вод и торфов. Верховые болота сосредоточены главным образом в тайге, но выходят и за её пределы (Юрковская, 1992, 2006; Sirin *et al.*, 2017).

В регионе площадь верховых сфагновых болот достигает до 8–10% её территории, что составляет почти  $\frac{2}{3}$  площади всех болот в области. Доминирование верховых болот в области объясняется климатическими (преобладание выпавших осадков над испарением), почвенно-геологическими (широкое распространение в древних низинах водноледниковых и озёрных песков, обеднённых элементами зольного питания) факторами, а также внутренними процессами развития болотных экосистем. Верховые болота приурочены к водоразделам и реже к склонам и речным долинам [последние обнаруживаются в неглубоких понижениях второй и третьей надпойменных или старопойменных террас в восточной части области (Работнов, 1929; Шенников, 1933)]. Размеры верховых болот колеблются в очень широких пределах (от 0,01–0,02 до 1800 км<sup>2</sup>), но почти половина их общей площади приходится на 30 болотных систем, имеющих размеры > 50 км<sup>2</sup>,

образовавшихся благодаря сочетанию процессов зарастания водоёмов и заболачивания суходолов (Абрамова, 1965; Филиппов, 2007к).

Верховые болота, следуя И.Д. Богдановской-Гиенэф (1949), подразделяют на три группы, из которых в Вологодской обл. встречаются две: «фускум» и «магелланикум» [свои названия группы типов получили по преобладающим видам сфагновых мхов в травяно-моховом ярусе (*Sphagnum fuscum* (Schimp.) Н. Klinggr. и *S. magellanicum* coll.<sup>21</sup>, соответственно)]. Для первой группы характерна значительная фитоценотическая мощность сфагновых мхов, тогда как во второй сфагны делят господство с пушицей, эриковыми кустарничками и сосной. В рамках этих групп выделяют региональные типы (Юрковская, 1992, 2006), из которых в области распространены: 1) кустарничково-сфагновые западнорусские; 2) сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые северозападноевропейские; 3) кассандрово-морошково-сфагновые печорско-онежские; 4) сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые северовосточноевропейские (типы 1–4 это группа «фускум»); 5) сосново-кустарничково-сфагновые среднерусские (тип 5 это группа «магелланикум»). На основании ряда публикаций (Кац, 1948; Лопатин, 1956б; Абрамова, 1965; Денисенков, 1968а, 1968б, 1969; Юрковская, 1992; Филиппов, 2007к, 2011а, 2011б, 2015ж; Sirin *et al.*, 2017) кратко опишем основные региональные типы верховых болот в области (Рисунок 2.3, Д–Е).

**Западнорусские кустарничково-сфагновые верховые болота** на территории области находятся на восточном пределе своего распространения. Граница проходит по восточному берегу Онежского озера, далее вдоль Волго-Балтийского водного пути (р. Вытегра, р. Ковжа, южный берег оз. Белое, р. Шексна) до северных берегов Рыбинского водохранилища, далее на запад, огибая с севера Валдайскую возвышенность. В своём развитии они связаны с котловинами, освободившимися после спада приледниковых озёр и в настоящее время приурочены к обширным низменностям (Южноонежская, Молого-Шекснинская). Подтверждением этому является наличие большого количества первичных остаточных болотных озёр. Площадь болот колеблется в значительных пределах, достигая в редких случаях значительных величин. Например, болотная система

<sup>21</sup> Относительно недавно вышла статья о видах «магелланикум-комплекса» (Hassel *et al.*, 2018), в которой *Sphagnum magellanicum* Brid. был разделен на три вида, причем в Северной Евразии два из них (*S. medium* Limpr. и *S. divinum* Flatberg & Hassel) встречаются примерно в равных пропорциях в относительно сходных болотных биотопах. Учитывая, что данные виды являются сестринскими и во время сбора данных они не были дифференцированы, то в настоящее время (если нельзя проверить идентификацию по имеющимся биологическим коллекциям) таксон рассматривают как *S. magellanicum* coll., а уже сложившийся подход к названию типа болот «магелланикум», вероятно, должен быть сохранён. Торф медиум типа также сложен остатками этого «сборного» вида.



Уломское-2 имеет площадь почти 1800 км<sup>2</sup> (Филоненко, Филиппов, 2013; Филиппов, 2015*u*). Для данного типа характерно наличие пологовыпуклой формы поверхности с хорошо развитыми на склонах грядово-мочажинными (реже грядово-озерковыми) комплексами. На грядах наиболее широко распространены сообщества с разреженным пологом сосны *Pinus sylvestris* L. f. *litwinowii* и доминированием *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum* L. и *Sphagnum fuscum*. Встречается и *Calluna vulgaris* (L.) Hull, но его роль в ценозах невелика. В мочажинах весьма типичны *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa* L., *Rhynchospora alba*, *Sphagnum balticum* (Russow) С.Е.О. Jensen, *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. По краям мочажин отмечается *Sphagnum rubellum* Wilson. На северо-западе области на грядах появляются *Betula nana* и *Empetrum nigrum* L., в мочажинах – *Sphagnum lindbergii* Schimp. По периферии болота, как правило, окружены мезотрофным рядом ценозов. Примерами данного типа могут служить бол. Крестенское, болота близ оз. Лужандозеро, близ оз. Моткозеро и восточнее д. Нижнее Понизовье (Вытегорский р-н), бол. Большое (Кадуийский р-н), бол. Вершина и Большой Мох (Череповецкий р-н).

Техногенные нарушения верховых болот в западной части Вологодской обл. связаны с гидролесомелиорацией (проводившейся до конца 1980-х гг.) и торфодобычей, которая ведётся до сих пор и преимущественно происходит в Чагодощенском (бол. Дедово Поле) и Череповецком (бол. Уломское-2) р-нах.

**Кассандрово-морозково-сфагновые печорско-онежские** верховые болота являются одним из широко распространённых типов болот в области, находящемся на южном пределе своего распространения. По территории области граница проходит по восточному берегу оз. Онежское, вдоль Волго-Балтийского водного пути (р. Вытегра, р. Ковжа, южный берег оз. Белое, р. Шексна), далее по линии к северу от пгт. Шексна до с. Кубенское, огибая юго-западный берег оз. Кубенское, вдоль правого берега р. Сухона приблизительно до 60° с.ш. и далее на восток в сторону Кировской обл. и Республики Коми. Они располагаются в основном на водоразделах и имеют различную площадь, как правило, не превышающую 10–20 (реже 100) км<sup>2</sup> (за исключением приозёрных болот оз. Воже). Для них характерна слабо выпуклая поверхность и нечёткая дифференциация на морфологические части. Наличие сосны (*Pinus sylvestris* f. *willkommii* и f. *litwinowii*) и значительное её участие в растительном покрове не только гряд, но и вершины является характерным признаком печорско-онежских болот. Площади гряд уступают площадям мочажин. Гряды, как правило, невысокие (до 0,3–0,4 м) и относительно широкие 3–4 м.

На грядах обязательно господствует, имея также высокое обилие и постоянство, *Sphagnum fuscum*, а также наиболее часто отмечаются *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus* L., *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum angustifolium*, встречаются также *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex pauciflora* Lightf., *Drosera rotundifolia* L. В мочажинах наиболее активны *Sphagnum balticum*, *S. majus* (Russow) С.Е.О. Jensen, *S. cuspidatum*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, чуть реже встречаются *Drosera anglica* Huds. и *Rhynchospora alba*. В мочажинах часто, но малообильно произрастают *Cladopodiella fluitans* (Nees) H. Buch и *Mylia anomala* (Hook.) Gray. По окрайке, как правило, развит заболоченный сосняк сфагновый с примесью *Betula pubescens* Ehrh. Во вторичных озерах произрастают отдельные вегетативные клоны *Nymphaea candida* J. et C. Presl, чуть реже – красная водоросль *Batrachospermum turfosum* Vogu. Примерами данного типа могут служить болота в Сямженском (бол. Шиченгское), Сокольском (бол. Алексеевское-1, Слудка, Дурковское, Морженга), Усть-Кубинском (бол. Большой Мох), Тарногском (бол. Норушкинское), Харовском (бол. Аламбаш), Верховажском (бол. Лишкино, Доровское), Вашкинском (бол. Поповское) р-нах.

В настоящее время на верховых болотах в окрестностях г. Вологды (бол. Оларёвское и Турундаевское) и г. Кадникова (бол. Алексеевское-1 и Пельшемская Дача) продолжаются торфоразработки, но темпы добычи с каждым годом падают.

**Сосново-кустарничково-сфагновые среднерусские верховые болота** в области находятся на одном из северных пределов своего распространения. Граница по территории Вологодской обл. совпадает с южными границами печорско-онежских и западно-русских верховых болот. Они занимают небольшие площади (редко превышают 10 км<sup>2</sup>), располагаются на водоразделах и вторых надпойменных террасах, как правило, имеют симметричное строение, на склонах третьей террасы – асимметричное. Отличительными чертами данного типа верховиков является господство в моховом покрове *Sphagnum magellanicum* coll., обязательное наличие густого (сомкнутость 0,4–0,6) древесного яруса из *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* и f. *uliginosa*; среди кустарничков преобладает хамедафна и багульник, среди трав – *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*; в моховом ярусе мочажин обильны *Sphagnum cuspidatum*, *S. balticum*, *S. majus*. Почти не встречаются *Sphagnum fuscum*, *Rhynchospora alba*, *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Периферийные ценозы, как правило, ев- или мезо-

трофные или крайки болот почти не выражены. Примерами данного типа могут служить болота Дарвинского заповедника и бол. Егорьевское (Междуреченский р-н).

Наибольший техногенный пресс на среднерусские болота в регионе оказало сооружение Рыбинского водохранилища.

Отдельно подчеркнём, что все анализируемые региональные типы верховых болот находятся на одном из пределов своего распространения, их характерные признаки выражены слабо и зачастую пересекаются с чертами смежных типов, более приемлемо оперировать не столько региональными ботанико-географическими типами верховых болот, сколько обобщёнными группами – «фускум» и «магелланикум».

Верховые болота экономически наиболее целесообразно использовать для заготовки ягод, нежели древесины. Это подтверждают экспериментальные расчёты, выполненные на территории Вологодской обл. (северная часть подзоны южной тайги) (Кулишкина, Косицын, 1995). Схожие выводы были сделаны и для Фенноскандии (Saastamoinen, 1979; Kardell, 1986). Данные о запасах плодов клюквы болотной (среднегодовой урожай 19,5 тыс. т) в Вологодской обл. и показатели их сбора свидетельствуют о том, что их ресурсы используются лишь на 20% (Черкасов, 1979). Благодаря слабой степени разложения и низкой зольности торфа, возможно применение верхних слоёв залежи в качестве источника топлива, подстилочного материала или для производства плит сухого прессования для тепличных хозяйств региона.

Выше были описаны естественные (мало- или слабонарушенные) типы болот, которые в результате техногенеза эволюционируют в выработанные торфяники (по причине осушения и последующей торфодобычи) и всплывшие торфяники (вследствие затопления заболоченных территорий с целью создания водохранилищ). Региональной информации о данных торфяниках мало (Шмерлинг *и др.*, 1952; Калецкая *и др.*, 1959; Колкутин, 1979; Денисенков, 1981; Папченков, Козловская, 1998; Филиппов, 2012б; Козлова, 2014).

#### **2.1.4. Болотное районирование**

Единственное региональное болотное районирование было предложено Т.Г. Абрамовой<sup>22</sup> (1965) (Рисунок 2.4). В его основу были положены степень заболоченности территории и преобладание определённого типа болот в её пределах. Было выделено 24 бо-

<sup>22</sup> См. отдельную работу о жизни и научной деятельности Татьяны Георгиевны Абрамовой (Галанина *и др.*, 2018).

лотных района, объединённых по общности типов рельефа, геологического строения и водно-минерального питания болот в 5 типов болотных районов.

Данное болотное районирование лишь частично соответствует границам болотных районирований более крупных территорий (Кац, 1948; Тюремнов, 1949). Стоит заметить, что границы болотного районирования не совпадают с границами районирования болот Архангельской обл. в северной части Вологодской обл. [выделенные самой же Т.Г. Абрамовой совместно с В.Н. Кирюшкиным (1968)], Ленинградской и Новгородской обл. с западной и юго-западной (Боч, Смагин, 1993). Также дискуссионным является количество болотных районов (24) для такого достаточно однородного по рельефу и условиям региона [для сравнения территория Республики Карелия поделена на 6 округов и 17 районов (Елина и др., 1984)]. Однако, следует заметить, что за прошедшие почти 60 лет аналогов этой работы так и не появилось.

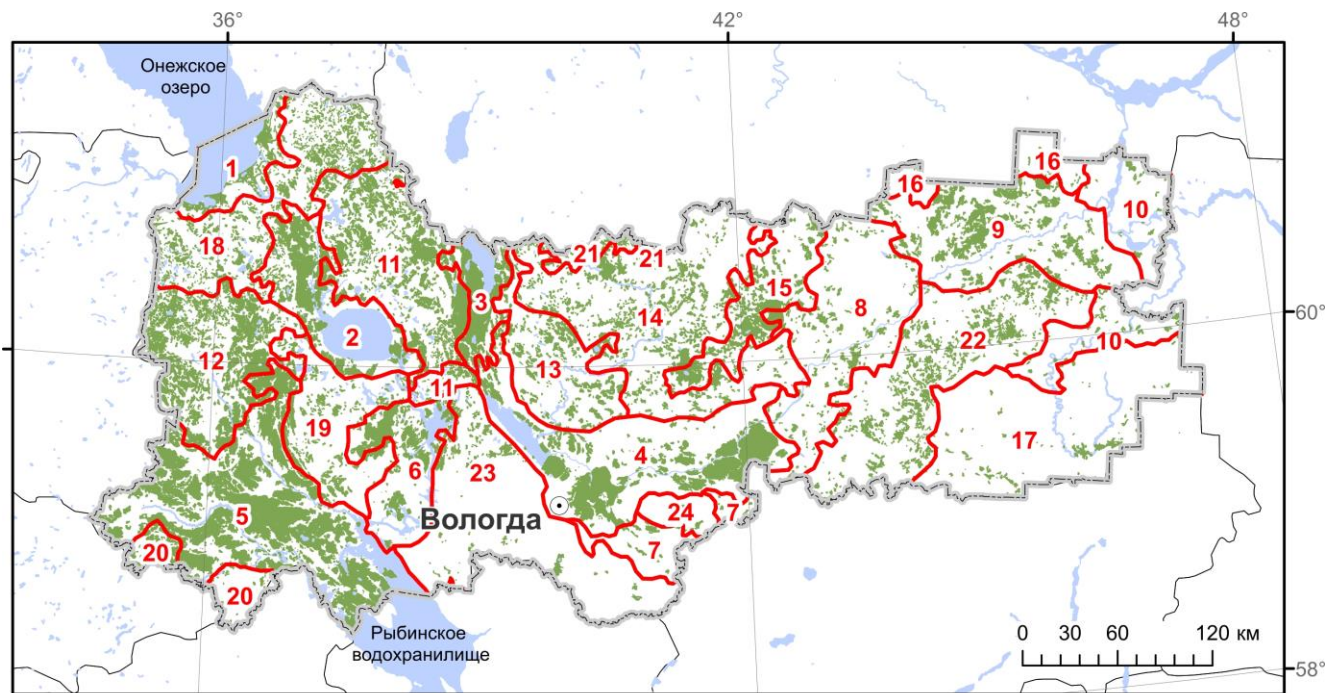


Рисунок 2.4. Болота в структуре болотного районирования Вологодской обл. (по: Филоненко, Филиппов, 2013)

*Примечание.* №№1–24 – болотные районы (названия и характеристика приведены в Таблице 2.2).

Прежде чем перейти к анализу результатов (Таблица 2.2, Рисунок 2.4) необходимо заострить внимание на том, что в работе Т.Г. Абрамовой (1965) отсутствуют чёткое описание границ и детальные характеристики выделенных болотных районов, имеется лишь мелкомасштабная картосхема, а не крупномасштабная карта. Всё это затрудняет сравнение наших данных (Филоненко, Филиппов, 2013) с исходными, поэтому сильно отличающиеся значения показателей можно в равной степени относить как к недостаткам самого болотного районирования, так и к способу его представления в литературе.

Площадь болот в болотных районах колеблется от 23,7 до 5719,0 км<sup>2</sup>, а в относительных показателях – от 1,71% до 48,60%. Более 1000 км<sup>2</sup> болот имеется в 9 болотных районах (Вожеозерский, 1006,7 км<sup>2</sup>, Куножско-Кичменьгский, 1234,3 км<sup>2</sup>, Уфтюго-Сухоно-Югский, 1254,2 км<sup>2</sup>, Ковжинско-Белозерский, 1294,7 км<sup>2</sup>, Вожего-Важско-Царевский, 1346,7 км<sup>2</sup>, Кемско-Иткольский, 2038,0 км<sup>2</sup>, Андозерско-Шогдинский, 2250,1 км<sup>2</sup>, Кубеноозерско-Верхнесухонский, 2487,7 км<sup>2</sup> и Молого-Судско-Андогский, 5719,0 км<sup>2</sup>). В 10 болотных районах площадь болот не превышает 500 км<sup>2</sup>, причём лишь для Мяксинско-Кубеноозерско-Грязовецкого, Унженско-Югско-Ентальского и отчасти для Южно-Прионежского и Югско-Малосеверодвинского это объясняется естественными особенностями ландшафта и характером природопользования, а не краевым положением на территории области.

Самой высокой долей болот характеризуются Андозерско-Шогдинский (32,76%), Молого-Судско-Андогский (43,53%) и Вожеозерский (48,60%) болотные районы. Причём последний по абсолютным значениям находится лишь на 9 месте. Велика доля болот в Кемско-Иткольском (26,71%), Ковжинско-Белозерском (26,37%), Кубеноозерско-Верхнесухонском (24,96%), Среднешекснинском (22,49%), а также в Шиченгско-Кулойском (19,11%), Вожего-Верхнекубенском (15,99%), Уфтюго-Сухоно-Югском (15,17%) р-нах. Ещё по 7 районов имеют долю болот от 10 до 15% и менее 10%.

Стоит отметить, что болотное районирование (Абрамова, 1965) требует дополнительной корректировки границ. Особенно для Вожеозерского, Среднешекснинского и Шиченгско-Кулойского болотных р-нов. Болота отдельных болотных районов Вологодской обл. описаны и охарактеризованы в ряде работ (Таблица 2.2).

Таблица 2.2 – Распределение болот по болотным районам Вологодской обл. и их изученность

№	Болотный район	Площадь и доля болот			Информация <sup>3,4</sup>
		1965 <sup>1</sup>	2013 <sup>2</sup>		
		%	S, км <sup>2</sup>	%	
1	Южно-Прионежский	18,5	358,09	12,83	Цинзерлинг, 1934, с. 332; Абрамова, 1965, с. 83–84; Филиппов, 2006г, 2007а, 2007г, 2007е, 2007з, 2007и, 2008а, 2008б, 2008в, 2008г, 2008д, 2009б, 2009в; Филиппов, Бойчук, 2007, 2008; Филиппов В., Филиппов Д., 2010; Лобуничева, Филиппов, 2012, 2013; Чхобадзе, Филиппов, 2015а; Дедыш <i>и др.</i> , 2022; Minor <i>et al.</i> , 2016; Ivanova <i>et al.</i> , 2022
2	Ковжинско-Белозерский	28,0	1294,74	26,37	Цинзерлинг, 1934, с. 333; Кутенков <i>и др.</i> , 2014, 2015; Кучеров, Кутенков, 2014; Филиппов <i>и др.</i> , 2018; Дедыш <i>и др.</i> , 2022; Anissimova, Philippov, 2018; Kutenkov, Philippov, 2019а; Ivanova <i>et al.</i> , 2020, 2022; Rakitin <i>et al.</i> , 2022; Sazhnev <i>et al.</i> , 2022

№	Болотный район	Площадь и доля болот			Информация <sup>3, 4</sup>
		1965 <sup>1</sup>	2013 <sup>2</sup>		
		%	S, км <sup>2</sup>	%	
3	Вожеозерский	30,0	1006,71	48,60	Шенников, 1933, с. 66–67; Цинзерлинг, 1934, с. 334; Глебова, 2004; Березина, Воронцова, 2006
4	Кубеноозерско-Верхнесухонский	30,0	2487,66	24,96	Шенников, 1933, с. 69–71; Абрамова, 1965, с. 84–85; Дружинин, 2006; Филиппов, 2007в, 2007д; Лобуничева, Филиппов, 2009; Дружинин <i>и др.</i> , 2011; Малащук, 2014; Мухин, Филиппов, 2015; Новосёлов, 2015; Новосёлов, Уханов, 2020; Дедыш <i>и др.</i> , 2022; Lobunicheva, Philippov, 2011; Minor <i>et al.</i> , 2016; Bengtsson <i>et al.</i> , 2021; Malashchuk, Philippov, 2021; Ivanova <i>et al.</i> , 2022
5	Молого-Судско-Андогский	39,0	5719,04	43,53	Цинзерлинг, 1934, с. 348; Полянский, 1941, 1950; Исаков, Распопов, 1949; Шенникова, 1950; Кутова, 1957, 1958; Калецкая <i>и др.</i> , 1959; Абрамова, 1965, с. 85–87; Денисенков, 1967, 1968а, 1968б, 1969, 1980, 1981; Кордэ, 1968; Материалы наблюдений..., 1974; Орлов, 1974; Денисенков <i>и др.</i> , 1976; Иванов, 1976, 1977; Кудинов, Писанов, 1979; Кутова, Немцева, 1980; Пальдяева, 1984; Белко, 1985; Немцев, 1988; Волкова <i>и др.</i> , 1994; Немцева, 1991, 1996, 2005, 2006; Кузнецов, Груздев, 1998; Нагайцева, 2005а, 2005б, 2005в; Панкратов <i>и др.</i> , 2005; Кузнецов <i>и др.</i> , 2006; Кузнецов, Бабушкин, 2008; Нагайцева, Милосердов, 2008; Бабушкин, 2010; Филиппов, 2015з, 2015и; Галанина <i>и др.</i> , 2017а, 2017б; Панов <i>и др.</i> , 2017; Садоков, Филиппов, 2017; Курбатова <i>и др.</i> , 2021; Садоков, 2022; Садоков <i>и др.</i> , 2022
6	Среднешекснинский	23,0	869,58	22,49	Лыч, 2010; Зайцева, Филиппов, 2016; Ivanova <i>et al.</i> , 2022
7	Лежско-Тутсовский	<5,0	130,09	6,49	–
8	Кокшеньгско-Тотемско-Толшмский	1,5–2,0	670,64	8,12	Шенников, 1933, с. 38, 76; Филиппов, 2013а; Филиппов, Дулин, 2016, с. 190
9	Уфтюго-Сухоно-Югский	>15,0	1254,20	15,17	Шенников, 1933, с. 40–41; Абрамова, 1965, с. 87–88; Макарёнкова, Филиппов, 2017
10	Югско-Малосеверодвинский	1,0–1,5	168,45	3,10	Работнов, 1929; Шенников, 1933, с. 84–85
11	Кемско-Иткольский	8,2	2037,95	26,71	Кармазина, 2006, 2010; Теплякова, 2008, 2009; Филиппов, 2008е; 2010а; Лобуничева <i>и др.</i> , 2014; Кутенков, Филиппов, 2018; Филиппов <i>и др.</i> , 2018; Фокина, 2021; Дедыш <i>и др.</i> , 2022; Kutenkov, Philippov, 2019b; Ivanova <i>et al.</i> , 2022
12	Андозерско-Шогдинский	33,0	2250,11	32,76	Абрамова, 1965, с. 88–89; Носкова <i>и др.</i> , 2015, 2018
13	Уфтюго-Кубенский	15,0	671,69	14,96	Шенников, 1933, с. 72; Филиппов, Леонов, 2017
14	Вожего-Важско-Царевский	2,0–5,0	1346,72	10,92	Шенников, 1933, с. 49, 50; Пьявченко, Сибирева, 1959; Пьявченко, 1963а; Жукова <i>и др.</i> , 2016; Левашов, Жукова, 2016; Левашов <i>и др.</i> , 2019; Филиппов <i>и др.</i> , 2019
15	Шиченгско-Кулойский	10,0–12,0	767,01	19,11	Шенников, 1933, с. 52, 78; Филиппов, 2007в, 2014а, 2015б, 2015ж, 2017, 2023а, 2023б; Филиппов, Шабун, 2013; Зайцева <i>и др.</i> , 2014, 2016; Романис, Филиппов, 2015; Стройнов, Филиппов, 2015, 2016,

№	Болотный район	Площадь и доля болот			Информация <sup>3, 4</sup>
		1965 <sup>1</sup>	2013 <sup>2</sup>		
		%	S, км <sup>2</sup>	%	
					2017а, 2017б; Филиппов, Бойчук, 2015; Филиппов, Дулин, 2015в; Филиппов и др., 2015; Пестов, Филиппов, 2016; Стерлягова и др., 2016; Бобров и др., 2017; Лобуничева, Филиппов, 2017; Сажнев, Филиппов, 2017; Удоденко, Филиппов, 2017; Филиппов, Леонов, 2017; Пестов, Филиппов, 2021; Дедыш и др., 2022; Kapustin et al., 2016; Minor et al., 2016, 2019, 2023; Philippov, Yurchenko, 2019, 2020; Ivanova et al., 2020, 2022; Bengtsson et al., 2021; Philippov et al., 2021
16	Илезско-Ёргинский	5,0	51,47	3,15	–
17	Унженско-Югско-Энтальский	<1,0	181,68	1,71	Работнов, 1929; Шенников, 1933, с. 29–30, 32
18	Шимозерско-Андомский	7,0	935,53	12,43	Абрамова, 1965, с. 89–90; Антипин и др., 2000, с. 34–35; Васько, 2006; Пукинская, 2012; Чхобадзе и др., 2014; Dulin, Philippov, 2010, 2011
19	Андозерско-Кириллово-Череповецкий	4,3	683,72	12,37	Цинзерлинг, 1934, с. 348; Филиппов, Дулин, 2015б; Боровичев, Филиппов, 2017; Дедыш и др., 2022
20	Южно-Устюженский	2,3	243,14	13,44	–
21	Вожего-Верхнекубенский	1,0	109,43	15,99	Шенников, 1933, с. 45
22	Куножско-Кичменьгский	8,2	1234,27	11,53	Шенников, 1933, с. 54–55; Филиппов, 2009а
23	Мяксинско-Кубеноозерско-Грязовецкий	2,0	316,85	3,20	Шенников, 1933, с. 19–20; Абрамова, 1965, с. 90–92; Слесарчук, 1987; Шабунов, Филиппов, 2014; Цельмович и др., 2019
24	Верхнемонзенско-Шуйский	1,0	23,73	2,33	–

*Примечание.* №1–24 – номера районов на карте (Рисунок 2.4); 1965<sup>1</sup> – по: Абрамова (1965), 2013<sup>2</sup> – оригинальные данные (по: Филоненко, Филиппов, 2013); S, км<sup>2</sup> – площадь болот в районе, % – доля болот от территории района. <sup>3</sup> В статье Т.Г. Абрамовой (1965, с. 74–82) содержится таблица, в которой в очень краткой форме приведена характеристика для всех 24 районов. <sup>4</sup> Для публикаций, посвящённых одному болоту или болотам только одного болотного района, страницы не приводятся.

Степень обследованности большинства болотных районов Вологодской обл. явно недостаточна. Несмотря на то, что количество работ не всегда отражает полноту и глубину познания объекта, всё же наиболее изученными следует признать лишь четыре района: Южно-Прионежский, Кубеноозерско-Верхнесухонский, Молого-Судско-Андогский, Шиченгско-Кулойский. Во многом данная ситуация сложилась в силу субъективного выбора учёными основных/модельных болот, а также наличия/отсутствия специализированных научно-исследовательских учреждений (например, Дарвинский заповедник), крупных населённых пунктов и дорожно-транспортной сети.

Стоит отметить, что в краеведческой литературе (Филиппов, 2010б, с доп. и уточн.) имеется целый пласт работ, в которых приводятся материалы по нескольким районам одновременно. Как правило, они 1) посвящены какому-либо определённому компоненту

болотных экосистем (например, торфяные запасы и ресурсы (Торфяной фонд ..., 1955, 1957, 1970)); 2) касаются одной общей «проблемы» (например, зарастание болотных водоёмов (Филиппов, 2013*a*, 2014*б*, 2015*e*) или типология и особенности естественных и нарушенных болот (Филиппов, 2011*a*, 2011*б*, 2012*б*, 2013*a*)); 3) рассматриваются лишь как часть общего биоразнообразия региона (например, флора болот во флористических сводках И.А. Перфильева (1934, 1936) и Н.И. Орловой (1993) и т.п.).

## 2.2. Методы, методики и программа исследований

Биоэкологические исследования гидрографической сети болотных экосистем таёжной зоны проводили в рамках междисциплинарного, дифференцированного, структурно-системного<sup>23</sup> подхода. В работе использован комплекс методов, включая 1) рекогносцировочные, маршрутно-ключевые и стационарные методы полевых исследований (направлены на выполнение ландшафтной и гидробиологической съёмки ключевых точек/станций, сбор и гербаризацию макрофитов, отбор гидробиологических и гидрохимических проб воды, образцов донных отложений и торфа на общетехнический и агрохимический анализ и др.); 2) методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии; 3) методы световой, трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии (идентификации состава биоты и количественных показателей структурных элементов биоценозов); 4) частные методы «узких» дисциплин (макро- и микроскопический метод определения ботанического состава и степени разложения торфов, счётно-весовой метод определения показателей развития гидробионтов, спектрофотометрический метод для оценки содержания хлорофилла “*a*” в воде и многие др.); 5) современные методы обработки, анализа и интерпретации полученного материала, включая методы статистической обработки данных. Учитывая уникальность болот как водных объектов и специфичность условий обитания биоты в них, применяемый комплекс «стандартных»/классических методов и методик более общих (в основном биологических) дисциплин требовал определённой корректировки и нуждался в расширении используемых методических подходов.

В своей работе мы опирались на методические разработки, применяемые отече-

<sup>23</sup> Структурно-системный подход – метод, реализующий принцип системности в анализе явлений, выявляющий строение и характер существующих уровней и связей. Например, он может включать уточнение, какое явление/феномен берётся для анализа как целое; параметры, число и вид структурных элементов; их группировки в структуры и подструктуры; определение связей между ними; системообразующий (-е) фактор (-ы); условия функционирования системы, её ресурсы; взаимосвязи с другими системами и т.д.



ственными учёными при изучении гидробиоценозов болот (Методы ..., 1939а, 1939б, 1991; Наставление ..., 1944; Богдановская-Гиенэф, 1950; Катанская, 1956, 1981; Жадин, 1960; Кузнецов, Романенко, 1963; Методическое ..., 1967; Резников *и др.*, 1970; Наставления ..., 1972; Инструкция ..., 1973; Программа ..., 1974; Методика ..., 1975; Белавская, 1979; Кордэ, 1979; Методические ..., 1981, 1982, 1983, 1984; Песенко, 1982; Катанская, Распопов, 1983; Руководство..., 1992; Технический анализ ..., 1992; Садчиков, 2003; Практическая гидробиология ..., 2006; Лобуничева *и др.*, 2013; Шелехова *и др.*, 2020; и некоторые др.).

Для успешного решения задач гидробиологического изучения болот, нами была разработана и апробирована на практике собственная программа исследований, включающая разнообразные методы и методики междисциплинарного и комплексного изучения водных объектов болот. Она опубликована в специализированном учебном пособии (Филиппов *и др.*, 2017) (Рисунок 2.5). В данном разделе приводится значительная часть методических аспектов (в несколько сокращённом виде), непосредственно применяемых нами.

Рисунок 2.5. Обложка учебного пособия «Методы и методики гидробиологического исследования болот»



### Подготовительные работы

Любое исследование направлено на получение определённого результата и должно начинаться с постановки чёткой цели, определения круга задач и спектра методов. Например, основными целями гидрботанических изысканий могут служить оценка видового и ценотического разнообразия водоёма и/или водотока (группы водоёмов или водных объектов определённой территории), выявление характера, причин и закономерностей их зарастания, разработка рекомендаций по сохранению и рациональному использованию водных объектов, популяционные исследования отдельных видов водных или прибрежно-водных растений (массовых или редких/охраняемых), анализ влияние растений и их сообществ на других гидробионтов (например, зоо- или фитопланктон зарослей различных экогрупп растений; влияние плотности фитоценозов на количе-

ственные показатели планктонных организмов) и др. Исследования могут носить рекогносцировочный (предварительный) или детальный (подробный) характер. Для целей мониторинга объект необходимо обследовать несколько раз (лучше многократно) по единой схеме/программе в течение ряда лет.

На предварительном этапе оценивают степень и уровень проработанности той или иной проблемы. Значительно облегчают данную работу специализированные библиографические (ретроспективные/аннотированные) указатели (например, Гидрологическая ..., 1977; Планктон ..., 1979а, 1979б, 1980, 1981, 1984; Кузьмичев, 2002). Публикации последних двух (реже трёх и более) десятилетий наиболее эффективно искать в электронных базах данных (например, elibrary.ru; scholar.google.ru; scopus.com; clarivate.com). Также они часто создаются и наполняются крупными региональными библиотеками (правда, доступ к этим ресурсам, как правило, частично ограничен и/или возможен лишь в стенах самих этих учреждений).

#### Общая характеристика объекта

Натурные исследования выполняют маршрутным и маршрутно-ключевым методами, после предварительного выделения модельных территорий и объектов по топографическим и тематическим картам, результатам дистанционного зондирования поверхности Земли (например, Santinel, LandSat 5 и 7, <http://maps.google.com>), съёмкам с беспилотных летательных аппаратов (в нашей работе применяли квадрокоптер DJI Mavic Pro) и материалам регионального кадастра торфяных болот (например, Торфяной фонд Вологодской обл., 1955, 1970).

Перед началом натурных изысканий<sup>24</sup> собственно водных объектов болот, в полевом дневнике (блокноте) фиксируют следующие сведения: дату и участников обследования, название и краткое описание болота, тип водного объекта (озеро, озерко, мочажина, топь, болотный ручей или река, мелиоративная канава и др.) и по возможности его название, географические координаты и ориентиры (наличие рядом расположенных

---

<sup>24</sup> Для проведения полевых работ потребуются 1) пластиковые пробирки, пакеты и ёмкости для отбора и хранения проб (их объём и количество зависят от целей и задач исследования); 2) пластиковое ведро и ёмкости для отбора проб (целесообразно использовать 5-литровое ведро и 0,5–1-литровые ёмкости); 3) химические реактивы для фиксации проб (формалин, этиловый спирт и др.); 4) планктонная сеть (для сбора проб фито- и зоопланктона); 5) фильтры мембранные, шприцевая насадка (для экспресс-оценки биомассы водорослей); 6) сумка-холодильник с хладоэлементами и рюкзак для доставки проб от места сбора до лаборатории; 7) портативные рН-метр, кондуктометр и оксиметр для определения физико-химических характеристик воды и грунтов непосредственно в полевых условиях; 8) торфяной бур (для послойного отбора проб грунтов). Также необходимо иметь полевой дневник, несколько ручек и перманентных маркеров, простой карандаш. Для ориентирования на местности необходимо пользоваться крупномасштабной картой, компасом и навигатором (GPS, ГЛОНАС). Для фотофиксации объектов наиболее удобны цифровые фотоаппараты (конкретные технические характеристики зависят во многом от индивидуального мастерства исследователя, его финансового благополучия и отчасти от целей работы).

населённых пунктов), положение в ландшафте, природное окружение, морфометрические характеристики объекта (длина, ширина, глубина), характер берегов и грунта дна, а также видимые зоогенные и антропогенные нарушения.

Полевые исследования проводят в светлое время суток и желательно при ясной погоде (наиболее оптимально в таёжной зоне Европейской России – со второй половины июня по вторую половину августа, а для установления динамики – в течение всего вегетационного сезона и 2–3 и более лет).

#### Болотные воды

Полевой этап. В натуральных условиях проводят измерение температуры воды в поверхностном слое (0,01–0,3 м; в озёрах и озерах – на различных глубинах с помощью батометра), а также выполняют полевые измерения основных гидрохимических параметров (рН, электропроводность, минерализация, содержание кислорода) с использованием портативных приборов. Для более детального анализа физико-химических параметров болотных вод пробы отбирали в чистые пластиковые ёмкости (объёмом 1,0 или 1,5 л) и до начала камеральной обработки хранили в темноте и при температуре +4°С не более 1–2 суток.

Камеральный этап. Анализ гидрохимических параметров проводят в соответствии с методикой (Алекин *и др.*, 1973) и серией стандартов в аккредитованных лабораториях. Для решения большинства научных задач важно иметь сведения об общей минерализации, рН, цветности, перманганатной окисляемости болотных вод и содержанию в них карбонатов и ионов (например, марганца, общего железа, нитратов, фосфатов и некоторых др.). При необходимости изучения влияния загрязнения на объекты, пересекаемые линейными сооружениями, важно включить содержание нефтепродуктов в воде в список анализируемых параметров.

#### Грунты

Полевой этап. Отбор образцов для общетехнического и агрохимического состава торфов, как правило, проводят с помощью ручного торфяного бура с челноком конструкции Гиллера или Инсторфа. При бурении измеряют глубину залежи, определяют тип подстилающей породы (суглинки, супеси, пески). Послойный отбор торфов и последующий анализ ботанического состава и степени его разложения позволяет косвенным методом реконструировать динамику болот (Григялите, Сейбутис, 1969; Кац Н., Кац С., 1971; Елина, 1979 и др.), в том числе и участков с отрицательной формой микро-

рельефа. На этом же этапе можно отобрать образцы грунта для радиоуглеродного анализа.

Камеральный этап. Общетехнический и агрохимический анализ проводят по стандартным методикам (Лиштван, Король, 1975; Технический анализ ..., 1992).

Для выявления ботанического состава торфов и степени их разложения применяют макроскопический, микроскопический и точечный методы анализа (Нейштадт, Эндельман, 1935; Короткина, 1939; Пьявченко, 1963б; Усовершенствование ..., 1968; Куликова, 1974б; ГОСТ 28245.2-89; Дьячкова, Стойкина, 2001 и др.). По специализированным атласам и определителям определяют остатки растений (Кац Н., Кац С., 1933, 1946; Пидопличка, 1936; Истомина *и др.*, 1938; Домбровская *и др.*, 1959; Кац *и др.*, 1965, 1977; Куликова, 1974а) и животных (Россолимо, 1927; Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007). Вид и тип торфа и/или торфяной залежи соотносят с одной из классификаций [например, Московского торфяного института (Классификация..., 1951)]. Полученные результаты переводят в табличный вариант программы Microsoft Excel. Для анализа и иллюстративно-графического отображения послойного строения озёрно-болотных отложений в виде стратиграфических колонок и диаграмм можно использовать компьютерные программы Gistogram Maker (Филиппов В., Филиппов Д., 2010) и Korpi (Кутенков, 2013).

Радиоуглеродный анализ торфов на базе ТомЦКП СО РАН (где анализировались собранные нами в таёжной и лесостепной зонах образцы) проводили жидкостно-сцинтилляционным методом с помощью спектрометра-радиометра Quantulus. Калибровку радиоуглеродного возраста в календарный возраст производят с помощью программы CALIB REV-8.20.

### Макрофиты

Полевой этап. В полевых условиях основное внимание уделяется видовому и цено-тическому разнообразию макрофитов водных объектов болот, характеру их зарастания и продукционным характеристикам отдельных сообществ в частности или водного объекта в целом.

I. Для выявления видового богатства водных и прибрежно-водных видов проводили, по возможности, осмотр всего водного объекта или значительной его части (речь идёт, прежде всего, о внутриболотных озёрах). Если же (в силу размеров или дефицита времени) это сделать не удавалось, то обследовали не весь объект, а разнообразие типов мест обитания (биотопы) данного объекта (заливы, мелководья и др.). Обнаруженные

растения собирали в гербарную папку, выписывали этикетки (дата и автор сбора, местонахождение водоёма, название водоёма, характер местообитания). Названия всех встреченных видов фиксировали в полевом дневнике в виде списка. Полезным оказалось фотографировать обнаруженные растения и записывать некоторые дополнительные сведения о них (частота встреч, его обилие, фенофаза, размеры). В этот же день растения закладывали в гербарный пресс (Скворцов, 1977).

**II.** Установление видового состава и структуры ценозов с определением количественных характеристик участия видов растений проводили в рамках геоботанического описания. Общий порядок их выполнения приведён ниже.

1) Выбирают наиболее однородный и типичный участок водоёма/водотока – пробную площадку (ПП). Описание проводят в естественных границах (полоса/пятно небольшой площади), но чаще всего размер пробной площади не превышает 10×10 м. На картосхеме водного объекта отмечают место нахождения пробной площадки.

2) Записывают в дневнике географическое положение (регион, район, название водоёма/водотока), дату, исполнителей; размер пробной площадки, а также положения участка в пределах болота и водного объекта (залив, мелководье и др.), глубину (или уровень болотно-грунтовых вод), характер и тип грунта дна, видимые антропогенные и биогенные нарушения.

3) Вычисляют и записывают общее проективное покрытие описываемого ценоза.

4) Составление списка (в столбик) всех видов в пределах пробной площадки.

5) Для каждого вида указывают степень его участия в сообществе, которое может быть выражено в процентах (проективное покрытие), либо в баллах (показатель обилия-покрытия). В нашей работе использовали 7-балльную шкалу обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (Александрова, 1969): 5 – покрыто больше  $\frac{3}{4}$  ПП; 4 – покрыто от  $\frac{1}{2}$  до  $\frac{3}{4}$  ПП; 3 – покрыто от  $\frac{1}{4}$  до  $\frac{1}{2}$  ПП; 2 – покрыто от  $\frac{1}{20}$  до  $\frac{1}{4}$  ПП; 1 – растения довольно многочисленны, но покрывают до  $\frac{1}{20}$  ПП; + – растения немногочисленны и покрывают незначительную часть ПП; r – растения представлены единично. Если вид представлен в описании ювенильными особями (проростки и молодые растения), после балла обилия-покрытия указывали индекс «j».

6) Неизвестные исследователю виды растений собирают в гербарий, предварительно пометив их в описании и на этикетке (нужна обязательно!) каким-либо номером или сокращением (sp1, sp2, sp3, «осока sp.», «рдест с вытянутыми листьями» и т.п.).

Для оптимизации работы можно использовать заранее подготовленные бланки геоботанических описаний. Однако, в случае с (как правило) маловидовыми водными сообществами, это не всегда оправданно и целесообразно.

Для построения объективной классификации растительности болот и объектов его гидрографической сети необходимо закладывать серию площадок, которые максимально охватывали бы разнообразие сообществ и типов местообитаний данного водного объекта, их группы или группы объектов на определённой территории.

**III.** Определение продуктивности растительных сообществ производили путём изъятия надземных частей растений с определённой площади. Это необходимо для оценки прироста органического вещества за некоторый интервал времени. Продукционные характеристики изучали на тех же пробных площадках, где выполняли геоботанические описания. Использовали квадратные рамы размером 0,5×0,5 м и закладывали 4 регулярно распределённые укосные площадки (по 0,25 м<sup>2</sup> каждая). В границах данных площадок у самого дна срезали все растения. Далее каждый укос разбирался по отдельным видам (реже по морфологическим или таксономическим группам). Затем производился взвешивание сырой массы с точностью до 10 г. Отобранные укосы помещали в марлевые мешки, сушил на воздухе и хранили в сухом помещении для дальнейших лабораторных исследований (Чернова, 2015).

**IV.** Картирование растительности водоёмов производили преимущественно глазомерным способом (небольшие по размеру объекты можно обойти пешком и составить схему зарастания с берега). Картосхемы зарастания составляли с соблюдением масштаба, иногда используя выкопировки с карт масштабом 1:100000. Для картирования внутриболотных озёр, а также водных объектов в пределах болотных комплексов применяли материалы дистанционного зондирования поверхности Земли (аэрофотосъёмка или космическая съёмка) (Галкина, 1937, 1953, 1962, 1964; Галкина *и др.*, 1949; Романова, 1953, 1961, 1967; Кудрицкий *и др.*, 1956; Мазинг, 1962; Пряничников, Никаноров, 1984; Токарев, 2005; Усова, 2009; Груммо *и др.*, 2015).

Материалы дешифрирования данных дистанционного зондирования использовали для выбора объектов исследования, выявления их ландшафтной приуроченности, размеров, а также для планирования ключевых точек/станций и полевых маршрутов.

В полевых условиях составляли черновой вариант карты. На бумагу наносили контуры водного объекта и контуры сообществ, визуальнo (или с помощью шнура) опреде-

ляли размеры зарослей. Фитоценозы при картировании выделяли по доминирующим видам (например, сообщество с доминированием *Potamogeton natans*, либо *Nuphar lutea*, либо *Phragmites australis* и т.п.). Для удобства записи результатов доминанты изображали с помощью условных изображений растений, штриховки или начальными буквами видовых названий (Катанская, 1981; Елина *и др.*, 1984; Папченков, 2006; Ивченко, 2009).

Камеральный этап. В лабораторных условиях определяли и монтировали собранный гербарий, составляли аннотированные и сводные списки макрофитов, проводили таксономический и типологический анализ флоры, составляли синтаксономические таблицы и проводили классификацию растительности, уточняли прекарты и оформляли карты зарастания/растительности.

Для идентификации макрофитов использовали специализированные определители (Рычин, 1948; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Маевский, 2014; Носкова, 2016; Плантариум, 2018; Daniels, Eddy, 1985; Eloranta, Kwadrans, 2007; Langangen, 2007; Laine *et al.*, 2009; и многие др.), в том числе ориентированные на региональные условия (например, Перфильев, 1934, 1936; Орлова, 1996; Цвелёв, 2000).

При анализе флоры использовали показатель «верность видов болот и их гидрологическим объектам». Имеются следующие категории: 1 – случайные виды, 2 – индифферентные, 3 – встречающиеся везде, но оптимально развивающиеся на болотах и внутриболотных водных объектах, 4 – предпочитающие болота и внутриболотные водные объекты, 5 – встречающиеся исключительно или почти исключительно на болотах и внутриболотных водных объектах. «Ядро флоры болот и их водных объектов» содержит виды из 3, 4, 5 групп. В отличие от традиционной классификации (Боч, Смагин, 1993 и многие др.), в наши построения были включены не только собственно болотные, но и внутриболотные водные биотопы, что несколько изменило «верность болот» для ряда видов, позволило не игнорировать типично водные виды, которые при привычном подходе либо вообще выпадали из анализа, либо имели «случайный» характер.

В камеральных условиях продолжали работу с пробами растений, взятых на укосных площадках. После сушки на воздухе пробы досушивали в сушильном шкафу при 65°C до постоянной массы и взвешивали (с точностью до 0,1 г) (воздушно-сухая масса пробы). По разнице же между массой пробы с естественной влажностью и массой в воздушно-сухом состоянии высчитывали процент свободной влаги в растениях. Далее каждую пробу измельчали, перемешивали и из неё отбирали навеску, величину которой

определяли на аналитических весах с точностью до 0,0001 г. Эти навески высушивали до постоянной массы при температуре 105°C. По разнице массы до и после сушки определяли содержание связанной влаги. Это позволяло измерить общую влажность образцов растений и подсчитать абсолютно сухую массу. Затем отобранный в качестве навесок материал сжигали в муфельной печи для определения в нём процентного содержания минерального (зола) и органического вещества. По содержанию в частях и органах растений органического вещества рассчитывали их энергетическую ценность (Чернова, 2015).

### Простейшие

Полевой этап. Для анализа обитателей сфагновых мхов наиболее целесообразным подходом служит сбор отдельных побегов или участков дернины в пластиковые ёмкости объёмом 100 мл (чтобы растение помещалось целиком).

Для обнаружения обитателей болотных вод в 15 мл пластиковые пробирки отбирали пробу воды, используя 5 мл пипетку, позволяющую забирать образец с определённой глубины. Пробы для количественного анализа фиксировали 4%-ным формалином и хранили до начала камеральной обработки вдали от прямого солнечного света, при температуре +4°C. Пробы для качественного анализа доставляли в лабораторию в нефиксированном виде (пробирки должны были быть заполнены не более чем на половину).

Камеральный этап. После транспортировки пробы воды обогащали суспензией грамотрицательных палочковидных бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula 1895 (из расчёта 0,15 мл суспензии на 5 мл пробы) и выдерживали в термостате при температуре 21°C и полной темноте. Пробы просматривали в трёх повторностях: на третьи, шестые и девятые сутки после подкормки (Vørs, 1992). В нашем случае для наблюдений использовали микроскоп AxioScope A1 (Carl Zeiss, Германия) с фазовым и дифференциальным-интерференционным контрастом и объективами водной иммерсии (общее увеличение  $\times 1120$ ), оборудованный цифровой фотокамерой AxioCam ERc 5s и аналоговой видеокамерой AVT HORN MC1009/S. Живых жгутиконосцев и солнечников просматривали в чашках Петри. Тотальные препараты имеющих чешуйки жгутиконосцев, подготавливали согласно методике (Moestrup, Thomsen, 1980) и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011. Для идентификации простейших использовали ряд публикаций (Жуков, 1971, 1978, 1993; Ветрова, 1980; Мазей, Цыганов, 2006; Vørs, 1992; Larsen, Patterson, 1990; Ekelund, Patterson, 1997; Lee *et al.*, 2003; Bass *et al.*, 2009; Howe *et al.*, 2009, 2011; Brabender *et al.*, 2012; Scoble, Cavalier-Smith, 2014 и др.).



### Фитопланктон

Полевой этап. Основное внимание, как правило, уделяется видовому богатству и продукционным аспектам фитопланктона разных типов водных объектов болот.

Для выявления видового состава водорослей на каждом водном объекте болота отбор проб производили в пластиковые ёмкости объёмом 1,5 л. В ряде случаев (для крупных водоёмов) для отбора использовали планктонную сеть (ячейка 20 мкм, объём стаканчика 50 мл), через которую проливали фиксированный объём воды (размер ёмкости в этом случае составлял 0,1/0,5 л). Пробы фиксировали формалином/раствором Люголя. До начала анализа пробы хранили в темноте, при комнатной температуре.

Для выявления видового состава, особенностей биологии и возможностей культивирования на каждом водном объекте болота в 1,5-литровые ёмкости отбирали пробы воды (объём от 0,4 до 0,7 л), которые не фиксировали и хранили в открытом, «свежем» состоянии на свету, но вдали от попадания прямых солнечных лучей.

Для экспресс-оценки биомассы фитопланктона использовали метод концентрации пигментов. Для этого в полевых условиях фильтровали (=концентрировали) воду через мембранные фильтры из нитрата целлюлозы Sartorius (с диаметром пор 3 мкм) с помощью шприцевой насадки – держателя фильтра, измеряя объём профильтрованной жидкости. Фильтры помещали в пластиковые пробирки и заливали 90%-ным этиловым спиртом (Rowan, 1989). Хранили пробы в темноте при температуре +4...+7°C в течение 16–20 часов, а затем до начала анализа помещали в морозильную камеру ( $t = -20^{\circ}\text{C}$ ).

Камеральный этап. Выявление видового состава проводили исключительно в лабораторных условиях. Пробы концентрировали осадочным методом или центрифугированием. Готовили временные препараты для изучения их под микроскопом.

1) Для идентификации таксонов микроводорослей и цист использовали световой микроскоп с объективами  $\times 40$ ,  $\times 100$  (масляная иммерсия) и фотокамерой (например, Zeiss Axio Scope с AxioCam ERc5s). Для электронной микроскопии пробы отмывали от фиксатора и проваривали в перекиси водорода. Каплю пробы помещали на медный столик и напыляли золотом. В нашем случае изучение проводили на электронном микроскопе JEOL 6510 LV в ЦКПЭМ ИБВВ РАН. Для идентификации видового состава использовали базу данных AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2015) и определители серий «Определитель пресноводных водорослей СССР» (Голлербах *и др.*, 1952; Матвиенко, 1954; Попова, 1955; Паламарь-Мордвинцева, 1982 и др.), “Süßwasserflora von Mitteleuropa”

(Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; Kristiansen, Preisig, 2007), “Algological Studies” (Anagnostidis, Komárek, 1985, 1988, 1990; Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989) и другие издания (Round *et al.*, 1990; Lenzenweger, 1996, 1997, 1999, 2003).

Эколого-географические характеристики отдельных видов водорослей были подчерпнуты из обобщающих сводок (например, Баринаева *и др.*, 2006) и дополнены (в случае необходимости) актуальными данными.

2) Для создания культур водорослей нефиксированную воду помещали в чашки Петри диаметром 90 мм, обогащали средой и проводили наблюдения на инвертированном микроскопе (например, AxioVert40). Чистые культуры имеют самостоятельную ценность и могут использоваться также для молекулярных исследований и проведения серии экспериментов эколого-физиологической направленности. В нашем случае из гидробиологических проб был выделен ряд штаммов пресноводных водорослей, которые были помещены в коллекцию культур BOROK WDCM602.

3) Определение хлорофилла “a” осуществляли спектрофотометрически (в нашей работе использовали спектрофотометр Perkin Elmer Lambda 25). Пересчёт концентрации хлорофилла “a” производили по общепринятой методике (Lorenzen, 1967; Rowan, 1989) и выражали для воды в мкг/л:

$$\text{Chl } a = (13,7 \times (\text{OD}750 - \text{OD}665) - 5,76 \times (\text{OD}750 - \text{OD}649)) \times V_{\text{extr}} / V_w \times L$$

где Chl a – хлорофилл “a”, OD – оптическая плотность на длине волны,  $V_{\text{extr}}$  – объём экстракта (мл),  $V_w$  – объём воды (л), L – длина кюветы (мм).

#### Бактерио- и вириопланктон

Полевой этап. Образцы воды отбирали методом суммарной пробы в пластиковые стерильные ёмкости объёмом 100–150 мл в нескольких повторностях (в них не должны были находиться посторонние объекты (видимые невооруженным глазом беспозвоночные животные, макроостатки растений и т.п.)). Отбор проб производили в одноразовых синтетических неопудренных (желательно стерильных) перчатках. Пробы воды фиксировали формалином до конечной концентрации 2% и до начала камеральной обработки хранили вдали от света при температуре  $4 \pm 2^\circ\text{C}$  (в общей камере холодильника).

Камеральный этап<sup>25</sup>. В лабораторных условиях пробы воды перед началом микроскопии обрабатывали ультразвуком (для облегчения фильтрации) в течение 2 мин. (ча-

<sup>25</sup> Камеральная обработка проб описана согласно статье Я.В. Стройнова и Д.А. Филиппова (2017a).

стота 44 кГц и мощность 20 мА). Общую численность и средний объём гетеротрофных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя DAPI и 0,17 мкм ядерных фильтров («Дубна»), окрашенных Суданом чёрным (Porter, Feig, 1980). Профильтровывали подпробы объёмом 2 мл. Часть проб разбавляли в 5, 10 или 15 раз дистиллированной водой (предварительно профильтрованной через фильтр диаметром 0,17 мкм).

Препараты просматривали при увеличении  $\times 1000$  под эпифлуоресцентным микроскопом (нами использован Olympus BX51) с системой анализа изображений. На каждом фильтре просчитывали не менее 200 бактерий и определяли размеры как минимум у 100 клеток. Объёмы бактерий, в зависимости от формы их клеток, вычисляли по формулам объёма цилиндра, эллипсоида, шара. Для каждой пробы воды рассчитывали средний объём бактериальной клетки. Удельный вес принимали равным единице. Сырую биомассу бактерий вычисляли путём умножения их численности на средний объём клеток. Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали согласно уравнению, связывающему объём клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>) и содержание углерода в клетке бактерии (Norland, 1993). При этом содержание углерода в сырой биомассе бактерий ( $C$ , фгС/кл) рассчитывали согласно уравнению  $C=120 \times V^{0,72}$ , где  $V$  – объём бактериальной клетки, мкм<sup>3</sup> (Norland, 1993).

Производство бактериопланктона определяли как произведение удельной скорости роста и численности или биомассы. Удельную скорость роста бактерий измеряли методом делящихся клеток, используя формулу:  $\ln \mu = 0,299 \times FDC - 4,961$ , где  $\mu$  – удельная скорость роста бактерий (Newell, Christian, 1981).

Методом эпифлуоресцентной микроскопии также определяли и планктонные вирусные частицы, но уже с использованием красителя SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc (Wathman) с диаметром пор 0,02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998), при этом учитывали не менее 400 вирусных частиц на фильтр. Для учёта общего количества вирусов пробы воды разбавляли водой Mili-Q в 5–10 раз.

Для определения частоты отчетливо видимых инфицированных вирусами гетеротрофных бактерий (% от общего количества бактерий; (FVIC) – frequency of visibly infected cells) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (ч./кл.; (BS) – burst size), использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Вирусы и бактерии осаждали центрифугированием при 100 000 g в течение 1 ч с использо-

ванием ультрацентрифуги (например, OPTIMA L-90k Beckman Coulter) на никелевые сетки плотностью 400 «меш» (mesh) (покрытые пиолоформом с угольным напылением) и просматривали не менее 400 бактериальных клеток. В наших исследованиях сетки анализировали под электронным микроскопом JEM 100C (Jeol) при увеличении в  $\times 20000$ – $150000$ . Для расчёта доли всех инфицированных клеток от общей численности гетеротрофных бактерий (FIC – frequency of infected cells, %) использовали уравнение  $FIC = 7,11 \times FVIC - 22,5 \times FVIC^2$  (Weinbauer *et al.*, 2002). Гибель бактериопланктона, вызванную вирусным лизисом (VMB – viral-mediated mortality of bacteria, %), определяли по формуле  $VMB = (FIC + 0,6 \times FIC^2) / (1 - 1,2 \times FIC)$  (Binder, 1999). При этом полагают, что численность бактериальных популяций остается постоянной (т.е. продукция бактерий равна их смертности) и допускают, что инфицированные и неинфицированные бактерии выедаются консументами с одинаковой скоростью, а латентный период равен времени генерации бактерий (Proctor *et al.*, 1993).

Скорость вирус-индуцированной смертности бактерий (кл./мл $\times$ сут.) или мг С/(м<sup>3</sup> $\times$ сут.); (VIM) – virus-induced mortality) рассчитывали с использованием уравнения  $VIM = VMB \times P_B$ , где  $P_B$  – продукция бактериопланктона (Noble, Fuhrman, 1998). Продукцию вириопланктона ( $P_V$ ) определяли как произведение  $BS$  и  $VIM$  (Noble, Stewart, 2001; Šimek *et al.*, 2001). Время оборота численности вирусов получали делением их численности на продукцию. Скорость поступления в окружающую водную среду, в процессе вирусного лизиса бактериальных клеток, легкоусвояемого органического вещества находят по разнице  $VIM$  (в мгС/(м<sup>3</sup> $\times$ сут.)) и  $P_V$  (в мгС/(м<sup>3</sup> $\times$ сут.)). Получаемые величины несколько завышены, поскольку в расчётах не используются величины энергетических трат вирусов на синтез белков капсида и процессов репликации нуклеиновых кислот, так как таковые отсутствуют в литературе.

### Зоопланктон

Полевой этап. Сбор проб осуществляется фильтрацией фиксированного объёма воды (5–10, реже 25 л) через количественную планктонную сеть Джели или сеть Апштейна с размером ячеек планктонного газа 50–100 мкм (нами работы проводились сетью с ячейей 74 мкм). Для забора воды использовали пластиковые ёмкости размером 0,5 и 1,0 л, а также 5-литровое ведро. Пробы помещали в стеклянные/пластиковые ёмкости (100 мл) с завинчивающимися крышками; фиксировали 4%-ным формалином и до начала камеральной обработки хранили вдали от света при комнатной температуре.

Камеральный этап. Идентификацию видов проводили исключительно в лабораторных условиях, под световым микроскопом с использованием ряда определителей (Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970, 2005; Смирнов, 1971, 1977; Определитель ..., 1977, 2010; Коровчинский, 2004; Курашов, 2012).

После отстаивания (концентрации), часть пробы (5–10 мл) при помощи штемпель-пипетки Гензена помещали в камеру Богорова и под бинокулярным стереомикроскопом (в нашей работе использовался МБС-6) проводили учёт зоопланктёров. Счётно-весовым методом оценивали численность и биомассу зоопланктёров. Последний параметр рассчитывают по формулам связи массы и длины тела (Балушкина, Винберг, 1979). При характеристике зоопланктона важны следующие показатели: число видов (общее и по таксономическим группам), их встречаемость (отношение числа проб, где вид был обнаружен к общему числу проб), индекс видового разнообразия Шеннона и индекс доминирования Симпсона, рассчитанные по численности и биомассе (Песенко, 1982). Также выделяли комплекс доминантных видов [таксоны с относительными численностью и биомассой >5% (Лазарева *и др.*, 2001)], рассчитывали общие численность и биомассу зоопланктона и отдельных таксономических групп. Для оценки сходства видового состава зоопланктона водных объектов болот использовали индекс Съёренсена-Чекановского. При анализе результатов рассчитывали стандартное отклонение, стандартную ошибку и коэффициент вариации показателей. При проведении дисперсионного анализа численности и биомассы гидробионтов использовали, как правило, непараметрические методы анализа [полученные статистические совокупности имели недостаточный объём для проверки их соответствия закону нормального распределения (Ивантер, Коросов, 2003)]. Статистическую значимость различий между выборками определяли, используя критерий Краскела-Уоллиса с последующим анализом с помощью критерия Уилкоксона–Манна–Уитни.

Для анализа структуры сообществ зоопланктона обычно используют относительную биомассу видов (доминантами считают виды, образующие  $\geq 5\%$  общей биомассы).

Для трофического анализа фауны зоопланктона опирались на классификацию Ю.С. Чуйкова (1981, 1982, 1995). При выделении трофических групп учитывался состав пищи, размеры пищевых частиц, способы добывания пищи. Спектры питания отдельных видов приводятся на основании опубликованных данных (Кутикова, 1970, 2005; Смирнов, 1971, 1977; Гиляров, 1977; Гутельмахер *и др.*, 1988; Крючкова, 1989; Монаков,

1998 и др.).

Для характеристики трофической структуры зоопланктона также использовали методический приём конструирования и графического изображения трофической сети (Лазарева, 2008; Pimm, 1980; Briand, 1983; Sprules, Bowerman, 1988; Havens, 1991; Locke, Sprules, 1994). Зоопланктон водных объектов болот представлен, как правило, небольшим числом видов, многие из которых встречаются в незначительном количестве и не имеют существенного значения в питании хищников. При конструировании пищевой сети спектр потенциальных жертв ограничивали подходящими по размеру (хотя бы на одной стадии онтогенеза) доминантными видами. Для количественной характеристики трофической сети использовали следующие параметры: 1) число видов мирных зоопланктеров [учитывают только доминанты]; 2) число видов хищных беспозвоночных; 3) доля факультативных хищников; 4) доля каннибалов; 5) число связей хищник–жертва, не включая каннибализм [циклические взаимодействия (когда один вид поедает другой и наоборот) считают как две связи]; 6) плотность связей хищник–жертва [число хищных взаимодействий на один вид]; 7) модальное число трофических уровней [максимальное число трофических связей в пищевой цепи плюс одна от первичного звена до каждого верхового хищника]; 8) генерализация [среднее число видов жертв поедаемых одним видом хищника].

#### Макробеспозвоночные

Полевой этап. Сбор макроскопических гидробионтов сводится к сбору их в составе основных биологических подсистем водных объектов – бентос (биота дна), население зарослей и перифитона (биота субстратов), нектона (биота толщи воды), нейстона и плейстона (биота поверхностной плёнки), а также обитателей полуводных субстратов по берегам водоёмов/водотоков.

Для сбора гидробионтов традиционно используют методы активного лова с использованием специальных орудий. В водных объектах болот отбор проб грунтов осуществляли при помощи дночерпателя или гидробиологического скребка, а обитателей толщи и зарослей – с использованием гидробиологического сачка (кошение и взмучивание) (более подробно см. Филиппов *и др.*, 2017, с. 99–119). Грунт промывали через газ №33. Пробы фиксировали 40%-ным формалином и хранили в пластиковых ёмкостях (150–200 мл) вдали от света при комнатной температуре. Для сбора насекомых из обводнённых субстратов (например, в моховых биотопах) использовали метод «вытапты-

вания», а также ручной сбор и водный сачок. Отловленных насекомых, как правило, помещали в раствор этилового спирта.

Пробы зоофитоса моховых ценозов на болотах отбирали с помощью рамки (площадью 0,05–0,1 м<sup>2</sup>) на пробных площадях. Первичную обработку (промывка, просмотр, флотация, фиксация и т.п.) осуществляли в полевых условиях.

Для изучения консортивных связей гидробионтов с водными и водно-болотными растениями (например, *Utricularia* spp., *Drosera* spp., сфагновые или гипновые мхи и др.) проводят ручной сбор последних. Обязательно указывалось проективное покрытие/обилие/фитомасса выбранных видов растений в ценозах анализируемых водных объектов болот. Пробы растений фиксировали 96%-ным этиловым спиртом или 10%-ным формалином и до начала камеральной обработки хранили вдали от света при комнатной температуре.

Камеральный этап. В лабораторных условиях грунт и растения повторно промывали через газ №33 и помещали в пластиковые кюветы. Далее все организмы извлекали, раскладывали на систематические группы и взвешивали. Учитывали численность и биомассу всех организмов. Идентификацию таксономического состава проводили до наименьшего определяемого таксона. В нашей работе использовали ряд специальных определителей (Попова, 1953; Чекановская, 1962; Определитель..., 1964, 1977, 1994, 1995, 1997, 1999, 2001, 2004, 2016; Гуцевич и др., 1970; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Лукин, 1976; Олсуфьев, 1977; Глухова, 1979; Чертопруд М., Чертопруд Е., 2003; Конюкова, 2006; Тесленко, Жильцова, 2009; Скворцов, 2010; Timm, 2009; Andersen *et al.*, 2013; Kriska, 2014; и некоторые др.).

Для анализа трофической структуры фауны использовали классификацию, разработанную для болот Среднерусской возвышенности (Силина, Прокин, 2008а). Расчёт индексов видового разнообразия (индекс доминирования, индекс Шеннона, индекс Маргалёфа) проводили в программе Past.

В камеральных условиях окончательно разбирали и пробы зоофитоса. Для выведения микроартропод из проб мхов эффективно использовали гигро- и термоэлектроды, успешно применяемые в почвенной зоологии (Количественные ..., 1987).

Для изучения питания пузырчатки также измеряли морфометрические параметры отдельных частей растений, анализировали содержимое ловчих пузырьков, рассчитывали с использованием ряда методических работ (Численко, 1964; Методические рекоменда-

дации ..., 1982, 1983) численность и биомассу водных животных на единицу объёма вод ( $\text{м}^3$ ), на отдельный ловчий пузырь и на растение целиком.

При изучении водных беспозвоночных следует применять и другие методики, подробно изложенные в ряде специальных работ (Жадин, 1960; Методика ..., 1975; Руководство ..., 1983; Голуб *и др.*, 2012 (2021); Fairchild *et al.*, 1987 и др.).

Описанная выше исследовательская программа является во многом ориентировочной и нуждается в будущем в определённых уточнениях и дополнениях. При её составлении основной упор был сделан на полевом изучении и камеральном анализе основных компонентов болот и их гидрографической сети. При проведении структурно-системных исследований рекомендуется (Лопатин, 1988) проводить сначала обработку собственного материала по каждому разделу, а далее – обработку материала с привлечением данных по всем разделам комплексных исследований.

#### Выводы по разделу 2.2:

1) Биоэкологические исследования гидрографической сети болотных экосистем таёжной зоны в рамках междисциплинарного, дифференцированного, структурно-системного подхода включают целый комплекс методов, в том числе рекогносцировочные, маршрутно-ключевые и стационарные методы полевых исследований; методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии; методы микроскопии; частные методы «узких» дисциплин; современные методы обработки, анализа и интерпретации полученного материала, включая методы статистической обработки данных и некоторые др. При исследовании водных объектов болот комплекс «стандартных»/классических методов и методик требует определённой корректировки (с учётом специфичности и часто неповторимости данных водных объектов) и нуждается в расширении применяемых методических подходов.

2) Для изучения гидробиоценозов болот рекомендуется использовать разработанную и апробированную на практике программу исследований, изложенную в учебном пособии «Методы и методики гидробиологического исследования болот» (Филиппов *и др.*, 2017), но не ограничиваться только ей, уточняя и дополняя её, с учётом разнообразия, специфики и индивидуальных особенностей изучаемых водных объектов.

### **2.3. Объём материала**

В нашей работе по изучению гидрографической сети болотных экосистем и их



биоценозов мы полностью опирались на разработанную и детально описанную выше (см. раздел 2.2) программу гидробиологического исследования болот (Филиппов *и др.*, 2017). Ниже перечислены основные материалы, которые легли в основу настоящей работы и сделанных выводов.

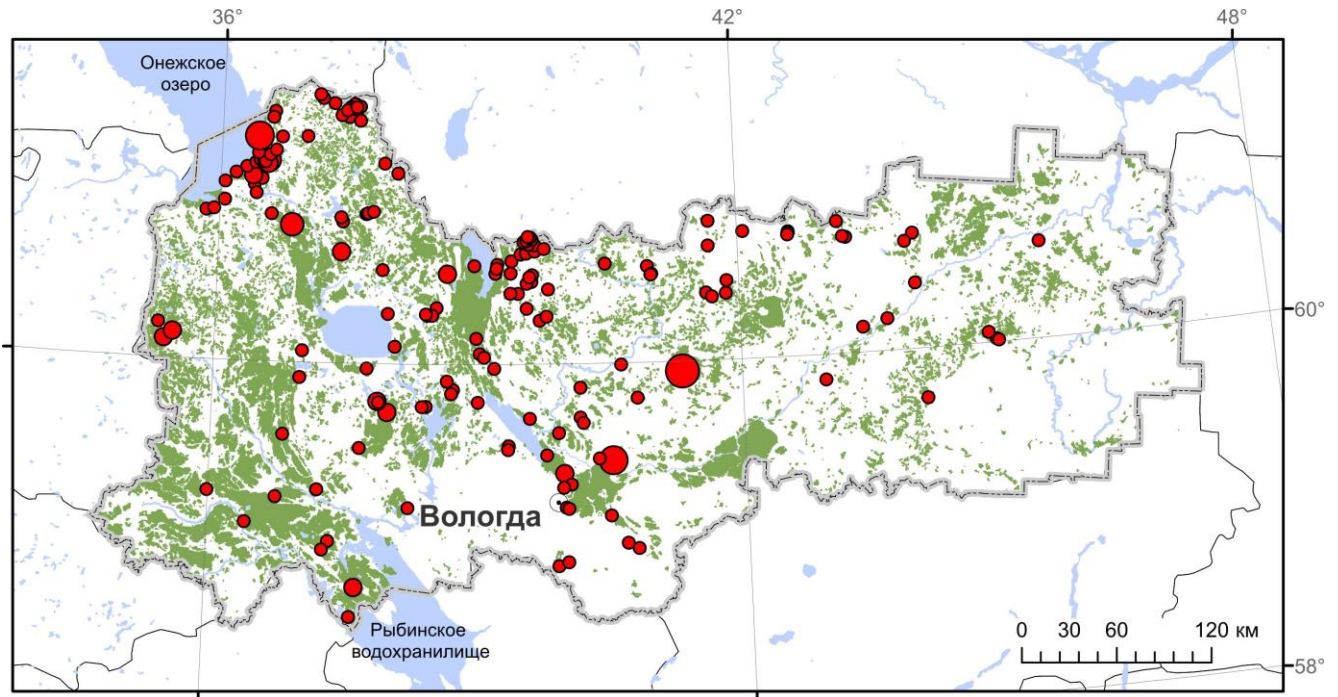
Материал собран в 2000–2022 гг. на торфяных болотах Вологодской обл. и других регионов таёжной зоны Европейской территории России (Архангельская, Костромская, Ярославская обл., Респ. Карелия, г. Санкт-Петербург). В отдельные годы были исследованы отдельные болота лесостепи (Воронежская, Оренбургская, Саратовская, Свердловская, Тюменская обл., Респ. Мордовия), предгорных и горных территорий (Респ. Северная Осетия–Алания, Кабардино-Балкарская Респ.; Чили).

За этот период в результате многочисленных полевых экспедиций и инициативных выездов было обследовано с разной степенью детальности >200 болот (отличающихся по ландшафтной приуроченности, происхождению, площади, типологии, степени и характеру антропогенной трансформации) и включающих многочисленные, разнотипные и разнообразные внутриболотные водные объекты. Болота, обследованные диссертантом на территории Вологодской обл., приведены на Рисунок 2.6. Основное внимание уделялось общей характеристике болота и его частей, их наземной и дистанционной фотофиксации, выявлению флоры, описанию характерных сообществ, полевым гидрохимическим измерениям, а также бурению торфяных залежей (как по линии стратиграфических профилей, так и на отдельных болотных участках в их центральных частях) и отбору проб воды, частей растений и грунта для последующего изучения и анализа.

В работе мы исходили из двух тезисов: 1) в ходе исследований болот и их гидрографической сети целесообразно сочетать маршрутные, полустационарные и стационарные методы; 2) при проведении многолетних исследований структурно-функциональной организации биоценозов разных типов водных объектов болот необходимо осуществлять сбор проб в пределах одного и того же болота, в одни и те же сроки, на одних и тех станциях/пробных площадях, по одной и той же методике и желательно одним и тем же исследователем. Именно чёткое соблюдение данных положений позволяет корректно трактовать и сравнивать полученные материалы.

Учитывая, что стационарные и полустационарные методы позволяют получить не только исчерпывающую характеристику изучаемого объекта, но и выявить закономерности и особенности его структурно-функциональной организации за относительно

продолжительный отрезок времени, нами для решения поставленных задач (направленных на познание биологических и экологических аспектов внутриболотных водных объектов) было выбрано несколько основных модельных территорий (в том числе бол. Шиченгское). Они отвечали необходимым требованиям: 1) типичны для изучаемого физико-географического района; 2) находятся на незначительном удалении от населённых пунктов и автомобильных дорог; 3) имеют достаточное разнообразие болотных фаций и внутриболотных водных объектов, характерных для данной природной зоны.



**Рисунок 2.6. Обследованные болота Вологодской обл.**

*Примечание.* Зелёным цветом обозначены торфяные болота (по: Филоненко, Филиппов, 2013); пуансонами красного цвета – изученные в 2000–2022 гг. болота, чем больше их размер, тем дольше и/или детальнее проводились исследования.

На бол. Шиченгское (рассматриваемого в настоящей диссертации в качестве модельной территории) исследования выполняли на 4 разнотипных гидрографических объектах (Рисунок 2.7, А–Г). Три станции – проточная топь ( $59^{\circ}56'42''$  с.ш.,  $41^{\circ}17'07''$  в.д.), сфагновая мочажина ( $59^{\circ}56'30''$  с.ш.,  $41^{\circ}16'57''$  в.д.), болотный ручей ( $59^{\circ}56'25''$  с.ш.,  $41^{\circ}16'06''$  в.д.) – расположены относительно компактно в юго-западной части болота и на них отбор гидробиологического материала проводили 11 раз: в вегетационный период 2012 г. (27.05, 27.06, 27.07, 27.08, 27.09), 2013 г. (26.05, 15.07, 18.09) и 2014 г. (23.05, 18.07, 19.09). Болотные озёра, в силу очень слабой доступности, посещались нами значительно реже. Так отбор проб в оз. Шиченгское (центральное болотное озеро) проводился в его юго-западной части ( $59^{\circ}56'59''$  с.ш.,  $41^{\circ}19'15''$  в.д.) дважды (28.07.2012 и 16.07.2014), а в оз. Полянок (краевое болотное озеро) ( $59^{\circ}56'58''$  с.ш.,

41°31'40" в.д.) гидробиологическую съёмку удалось выполнить лишь один раз (14.07.2014). Помимо этого в работе использованы материалы наблюдений и исследований, выполненных в другие годы (2000–2011 и 2015–2022 гг.), основная цель которых была связана, прежде всего, с выявлением биоразнообразия и уточнением экологических предпочтений видов разных систематических групп (см. Приложение, Рисунок Б1).

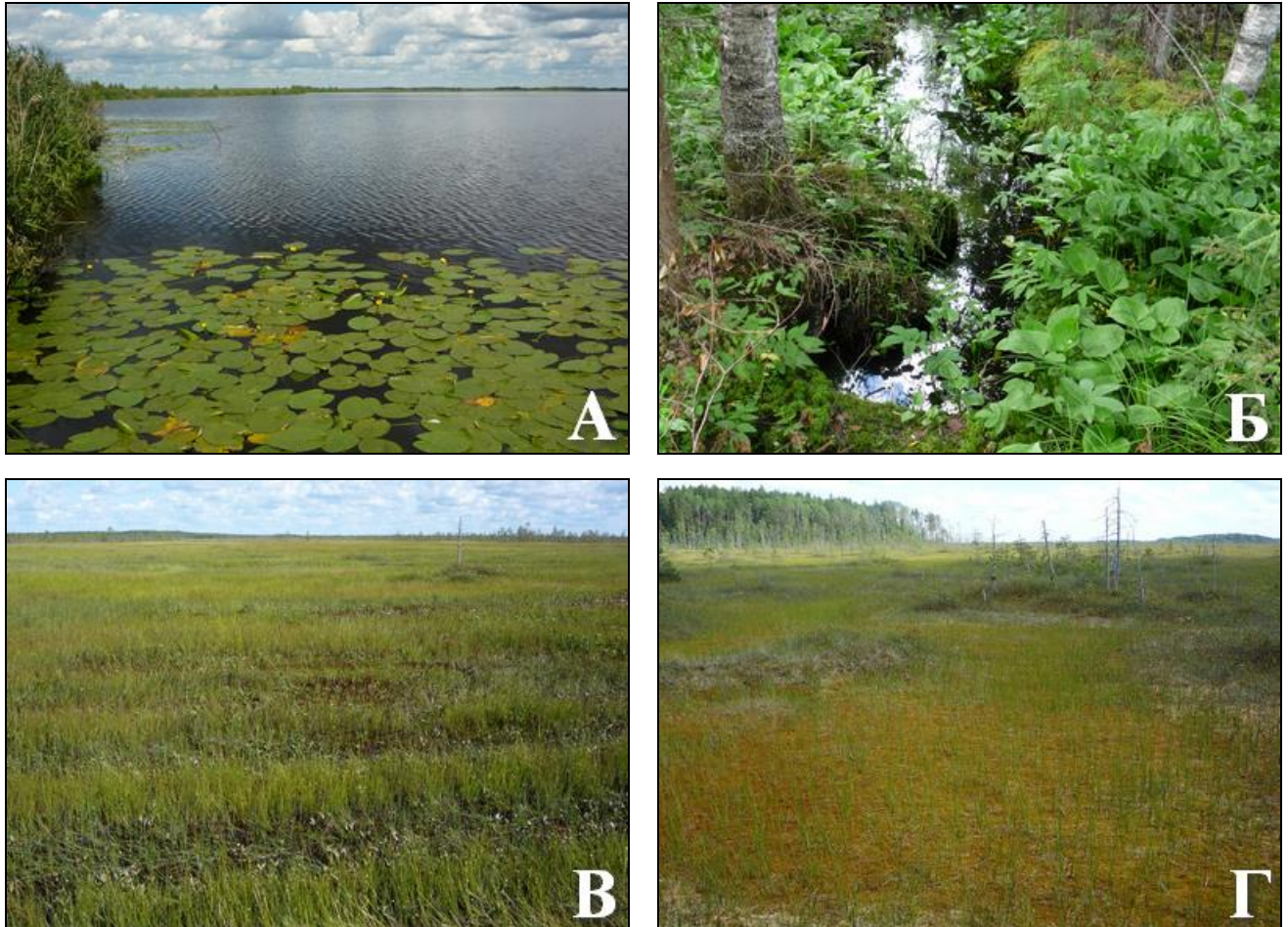


Рисунок 2.7. Модельные водные объекты бол. Шиченгское

*Примечание.* Водные объекты: А – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), Б – болотный ручей, В – проточная топь, Г – сфагновая мочажина (© Д.А. Филиппов).

На бол. Шиченгское и объектах его гидрографической сети было загербаризовано ~800 листов сосудистых растений, собрано >500 конвертов мохообразных, 60 конвертов (содержащих по 2–7 видов) лишайников, 25 образцов агариковых базидиомицетов (гербарий передан в MIRE и VO, малая часть (в виде дублетов) – в SYKO, IBIW, KRAVG, PTZ, MW, SVER); оформлено >120 геоботанических описаний; составлено ~50 флористических списков. На сетке стандартных (для нашей работы) станций (центральное и краевое озёра, ручей, топь, моховая мочажина) в течение трёх полевых сезонов (2012–2014 гг.) отобрано для анализа гидрохимического состава и свойств 36 проб (10–12 показателей), вирио- и бактериопланктона – 110, зоопланктона – 130, содержания

хлорофилла в воде – 40, фитопланктона – 50 (фиксированные) и 45 (свежие – для последующего их культивирования (ряд выделенных штаммов пресноводных водорослей помещён в коллекцию культур BOROK WDCM602)), гетеротрофных жгутиконосцев – по 120 (фиксированные и свежие), донных отложений для анализа макрофауны – 50, дернины сфагновых мхов для изучения качественного состава раковинных амёб и солнечных и состава и структуры орибатидных комплексов – 15 и 66, соответственно (16 видов *Sphagnum*). Выполнен отбор проб торфов верхних горизонтов залежей и в пределах вертикального стратиграфического профиля в разных частях бол. Шиченгское на ботанический (>250 образцов), химический (170, в том числе мультиэлементный – 62), радиоуглеродный (10), метагеномный (11) анализ; получены материалы о пространственно-временной изменчивости температуры и относительной влажности воздуха на трёх станциях (~20 тыс. измерений за 2013–2015 гг.); собраны пробы трёх видов мхов на мультиэлементный анализ (2009 и 2014 гг.); выполнены сборы водных и амфибиотических жесткокрылых (2017–2020 гг.; хранятся в коллекции беспозвоночных ИБВВ РАН), а также количественные учёты хортобионтных насекомых на трёх станциях (2013 г.; хранятся в Научном музее ИБ Коми НЦ УрО РАН).

Полевые работы, отбор проб и сбор исходного материала выполнены Д.А. Филипповым. В обработке гидробиологического материала, уточнении определений, помощи в его интерпретации и анализе были задействованы также профильные специалисты (которым, пользуясь случаем, выражаю глубокую признательность): О.В. Анисимова, М.А. Бойчук, В.С. Вишняков, Е.С. Гусев, С.Н. Дедыш, О. Джохарчи, М.В. Дулин, С.Г. Ермилов, О.Д. Жаворонкова, В.Л. Зайцева, А.А. Иванова, Н.В. Иванова (Филатова), К.Н. Ивичева, Д.А. Капустин, О.Л. Кузнецов, Е.А. Кузьмин, О.И. Кулакова, И.С. Куличевская, А.Н. Левашов, М.М. Леонов, Е.В. Лобуничева, О.А. Лоскутова, А.И. Максимов, М.А. Минор, А.П. Мыльников, А.Н. Неретина, А.Л. Озеров, С.В. Пестов, А.А. Прокин, К.И. Прокина, А.С. Сажнев, И.Н. Стерлягова, Т.А. Сулова, А.Г. Татаринев, А.А. Хаустов, А.Б. Чхобадзе, Ю.Н. Шабалина, А.А. Шабунев, О.С. Ширяева. Данные о биоразнообразии разнотипных водных объектов обобщены в нескольких работах формата «статья о данных» (Philippov et al., 2021, 2022; Philippov, Komarova, 2021).

Биологический материал, собранный на болотах и внутриболотных водных объектах, в форме гербария и фиксаций в жидкостях, в основном, хранится в недавно созданной «Коллекции автотрофных и гетеротрофных организмов болотных экосистем ИБВВ

РАН» – официальной (с 2021 г.) биологической коллекции Института (<https://ibiw.ru/index.php?p=collect>).

Номенклатура таксонов в работе ориентирована на GBIF Backbone Taxonomy (GBIF Secretariat, 2021) с некоторыми уточнениями для отдельных групп: сосудистые растения (Цвелёв, 2000), листостебельные мхи (Ignatov *et al.*, 2006), печёночники (Konstantinova *et al.*, 2009), водоросли (Guiry, Guiry, 2015), лишайники (Список ..., 2010), агарикоидные базидиомицеты (Index Fungorum, 2016), животные (de Jong, 2013; WoRMS, 2022), простейших (Nitsche *et al.*, 2011; Adl *et al.*, 2012 и др.).

Категории статусов редкости, уязвимости и приоритета природоохранных мер видов растений, грибов и животных приводятся в соответствии с актуальными нормативными документами и публикациями (Красная книга ..., 2008, 2010, 2021; Сулова *и др.*, 2013; Постановление ..., 2022).

Физико-химический анализ проб воды и озёрно-болотных отложений выполнен на договорной основе в Аккредитованной испытательной лаборатории Федерального государственного учреждения государственного центра агрохимической службы «Вологодский» (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.21ПЧ08)<sup>26</sup>. Первичные данные представлены в отдельной работе (Philippov, Yurchenko, 2020).

Анализ ботанического состава торфов и степени их разложения выполнен для >1,8 тыс. образцов из >70 торфяных скважин Н.В. Стойкиной, Е.Л. Талбонен (ИБ КарНЦ РАН) и В.П. Денисенковым.

Радиоуглеродный анализ торфов проведён на базе ТомЦКП СО РАН под руководством Г.В. Симоновой. Для торфяных болот Вологодской обл. данные о возрасте впервые получены для бол. Шиченгское (10 датировок из трёх скважин), а также пойменных участков бол. Илекса, Крестенское, Палая (по 1 датировке).

Работу с данными дистанционного зондирования проводили с помощью комплекса геоинформационных программных продуктов ArcGis10 (и более младших версиях) (более о методике работы применительно к болотам см. отдельно (Филоненко, Филиппов, 2013)).

Математическую обработку, статистический анализ и графическое представление данных проводили с использованием программ Microsoft Office Excel, STATGRAPHICS

<sup>26</sup> Протоколы испытаний ФГБУ ГЦАС «Вологодский» №2.0693–95 от 01.06.2012; №2.0858–60 от 04.07.2012; №2.1209–12 от 06.08.2012; №2.1394–96 от 04.09.2012; №2.1593–95 от 09.10.2012; №2.0643–45 от 05.06.2013; №2.1054–56 от 26.07.2013; №2.1518–20 от 30.09.2013; №2.0787–89 от 03.06.2014; №2.1175–79 от 31.07.2014; №2.1525–26 от 30.09.2014 (вода), №№ 0.1884–0.1889 от 15.07.2014 г. (торфá); № 0.2057 от 31.07.2014 г. (сапрпель).

Plus, STATISTICA. Данные представляли в виде среднего арифметического и стандартного отклонения (в некоторых случаях в виде среднего арифметического и крайних значений). Для определения степени таксономического сходства биоценозов/сообществ применяли индекс Съёренсена–Чекановского. При проведении дисперсионного анализа количественных показателей использовали непараметрические методы анализа, так как полученные статистические совокупности имели недостаточный объём для проверки их соответствия закону нормального распределения (Ивантер, Коросов, 2003). Статистическую значимость различий между выборками определяли, используя критерий Краскела–Уоллиса с последующим анализом с помощью критерия Уилкоксона–Манна–Уитни. Для выявления возможных связей между изучаемыми параметрами водных объектов применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена ( $R$ ). Анализ микроклиматических показателей с помощью критерия Шапиро–Уилка показал несоответствие статистических совокупностей закону нормального распределения, поэтому оценку различий данных показателей между болотными участками выполняли с помощью критерия Колмогорова–Смирнова. Уровень доверительной вероятности для всех использованных методов анализа по умолчанию равнялся 95%.

## **Заключение по главе 2**

Глава 2 посвящена характеристике болот Вологодской обл. (как модельного региона в нашей работе), используемым методам, методикам, программам, а также материалам, полученным в рамках реализации поставленных задач.

Некоторые основные выводы по данной главе:

1) На территории Вологодской обл. болота начали активно формироваться во время подстадий потепления бореала и атлантика голоцена, а дальнейшее их развитие шло по основным путям (заболачивание суходолов, зарастание водоёмов), характерным для таёжной зоны в целом. В настоящее время торфяные болота в области распределены неравномерно и занимают 24812,5 км<sup>2</sup> или 17,03% её площади (Филоненко, Филиппов, 2013). Наибольшие площади болот сосредоточены в центральной и западной частях региона, в озёрно-ледниковых ландшафтах. В южнотаёжной подзоне площадь болот несколько выше нежели в среднетаёжной (17,92% и 16,26%), что связано с наличием крупных болотных систем в Молого-Шекснинской и Присухонской низменностях.

2) В области имеются евтрофные ключевые и заливаемые, мезотрофные, аапа, оли-

готрофные западнорусские, печорско-онежские и среднерусские болота, т.е. как типичные и широко представленные, так и уникальные типы болотных массивов, часть типов находится в регионе на границе своего распространения. Помимо естественных типов встречаются выработанные и всплывшие торфяники. Для каждого типа болотных массивов приведены сведения об особенностях залегания в рельефе, гидрологическом режиме, растительном покрове, торфе и торфяной залежи, распространении в регионе, охране и хозяйственном использовании.

3) Региональное болотное районирование (Абрамова, 1965), выполненное на основе анализа степени заболоченности и преобладающих типов болот, включает 24 болотных района, объединённых в 5 типов болотных районов по общности типов рельефа, геологического строения и водно-минерального питания болот. Проанализирована изученность болотных районов и перспективы корректировки районирования.

4) Биоэкологические исследования болот и гидрографической сети в рамках междисциплинарного, дифференцированного, структурно-системного подхода включают целый комплекс методов, включая рекогносцировочные, маршрутно-ключевые и стационарные методы полевых исследований; методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии; методы микроскопии; частные методы «узких» дисциплин; современные методы обработки, анализа и интерпретации полученного материала, включая методы статистической обработки данных и некоторые др. При исследовании водных объектов болот комплекс «стандартных»/классических методов и методик требует определённой корректировки (с учётом специфичности и часто неповторимости данных систем) и нуждается в расширении применяемых методических подходов.

5) Для успешного решения задач по гидробиологическому изучению болот, нами была разработана и апробирована на практике собственная программа исследований, включающая разнообразные методы и методики изучения водных объектов болот и их биоценозов (Филиппов и др., 2017).

### Глава 3. СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ БОЛОТ

При исследовании водно-болотных угодий необходимо каждый тип водных объектов болот рассматривать как многокомпонентную экосистему, основу которой формируют абиотические [болотные воды и грунты] и биотические [продуценты (макрофиты и фитопланктон), консументы (зоопланктон, зоофитос, зообентос), редуценты (бактериопланктон)] компоненты, объединённые между собой целой серией прямых и обратных функциональных связей. В настоящей главе рассмотрены основные структурные компоненты разных типов водных объектов модельного болота – бол. Шиченгское.

#### 3.1. Природные условия модельной территории

**Общие сведения.** Бол. Шиченгское расположено в центральной части Сямженского муниципального р-на Вологодской обл. ( $59^{\circ}53' - 60^{\circ}03'$  с.ш.,  $41^{\circ}14' - 41^{\circ}27'$  в.д.) в пределах подзоны средней тайги (Рисунок 3.1). В его состав входит собственно торфяное болото и целая серия разнотипных внутриболотных объектов.

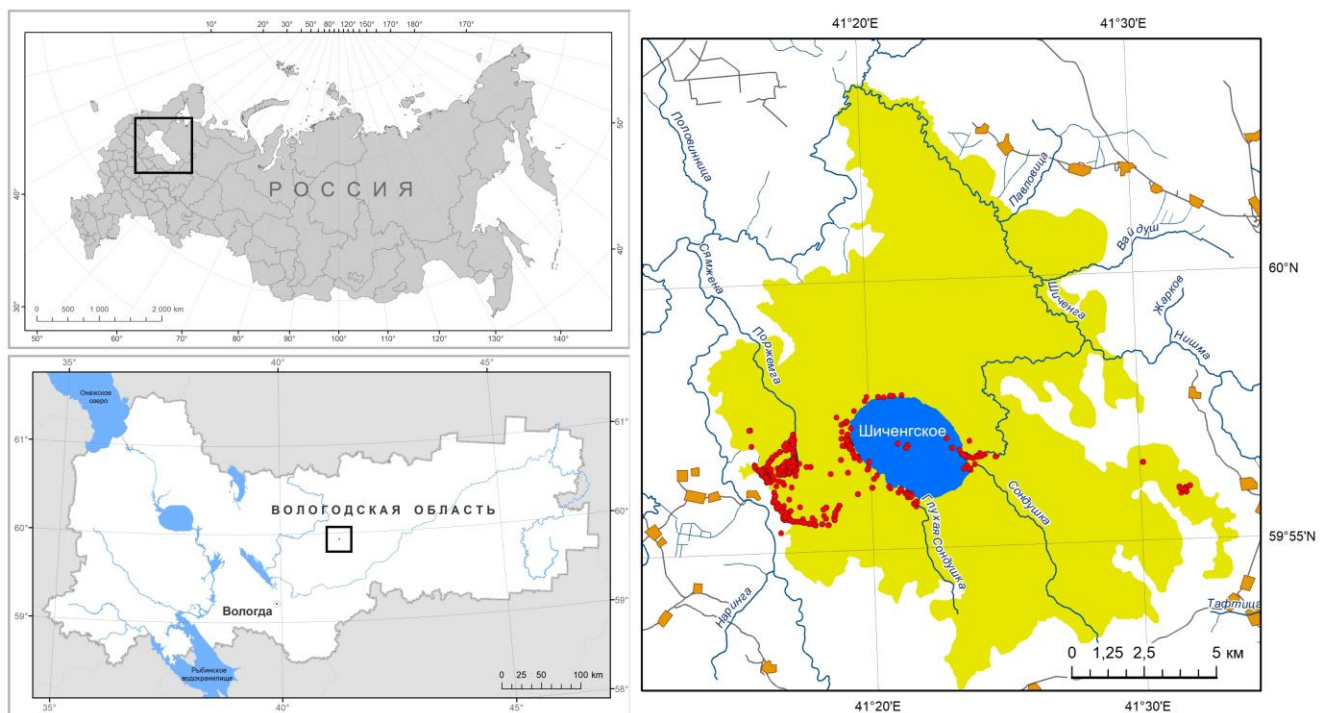


Рисунок 3.1. Положение Вологодской области (слева сверху), бол. Шиченгское (слева внизу) и пункты сбора материала в его пределах (красные пуансоны на карте справа) (по: Philippon et al., 2021, с уточн.)

Находится в 13–22 км юго-восточнее районного центра с. Сямжа. Ближайшие к объекту населённые пункты: дд. Жар и Старая (с западной стороны), дд. Ескино, Борисовская, Коростелево (с северо-восточной стороны), дд. Вахрунино, Сидорова, Голузино (с юго-



восточной стороны). Территория является слабодоступной для исследователей. Подъезд возможен автотранспортом [сначала по федеральной автомобильной дороге М-8 «Холмогоры» до с. Сямжа, а далее по автомобильным дорогам общего пользования регионального или межмуниципального значения до д. Старая и бывшего Вознесенско-Евфимьевского монастыря, либо до дд. Голузино, Сидорово, Коростелево, Ескино] или на маломерном речном транспорте [по р. Сямжена от с. Сямжа до бывшего Вознесенско-Евфимьевского монастыря или сначала по р. Сямжена, а потом по р. Шиченга до её истока].

**Климат.** Климат умеренно-континентальный с продолжительной холодной многоснежной зимой, короткой весной с неустойчивыми температурами, относительно коротким умеренно тёплым летом, продолжительной и ненастной осенью. Среднегодовая температура воздуха составляет  $+1,5...+2,0^{\circ}\text{C}$ , среднемесячная температура июля  $+16,5...+17,0^{\circ}\text{C}$ , января  $-12,5...-13,0^{\circ}\text{C}$ . Абсолютный минимум  $-48^{\circ}\text{C}$ . Продолжительность безморозного периода 100–115 дней. Баланс влаги положительный, среднее ежегодное количество осадков колеблется от 650 до 750 мм, в период активной вегетации (вторая половина мая – вторая половина сентября) выпадает 350–375 мм осадков. Число дней со снежным покровом в среднем в году превышает 170. Господствующее направление ветра – юго-западное и южное (Овчинникова, 1970; Атлас ..., 2007, с. 34–37). Микроклимат бол. Шиченгское описан ниже в отдельном разделе (см. 3.8.1).

**Геоморфологические условия.** Район исследования приурочен к пермско-триасовому плато. Коренные осадочные породы залегают на глубине 20–40 м и представлены известняками и глинами с линзами супесей татарского яруса пермской системы. Основную толщу четвертичных отложений образует суглинистая и супесчаная морена, перекрытая озёрно-ледниковыми отложениями и послеледниковыми озёрными, речными и биогенными образованиями. Основные черты рельефа района обусловлены ледниковой аккумуляцией в конечноморенном поясе московского оледенения.

Шиченгское водно-болотное угодье сформировалось преимущественно лимногенным путём на юго-восточных отрогах Харовской гряды в обширной озёрно-ледниковой котловине. Древнеозёрная котловина сориентирована с северо-запада на юго-восток и достигает в поперечнике 20–25 км. Днище котловины является типичной озёрно-ледниковой равниной с абсолютными высотами 130–150 м над уровнем моря (н.ур.м.). Оно без резких перепадов высот постепенно (с уклонами порядка  $0,5-1,0^{\circ}$ ) понижается от периферии к центру, где расположено оз. Шиченгское (144 м н.ур.м.). Котловину

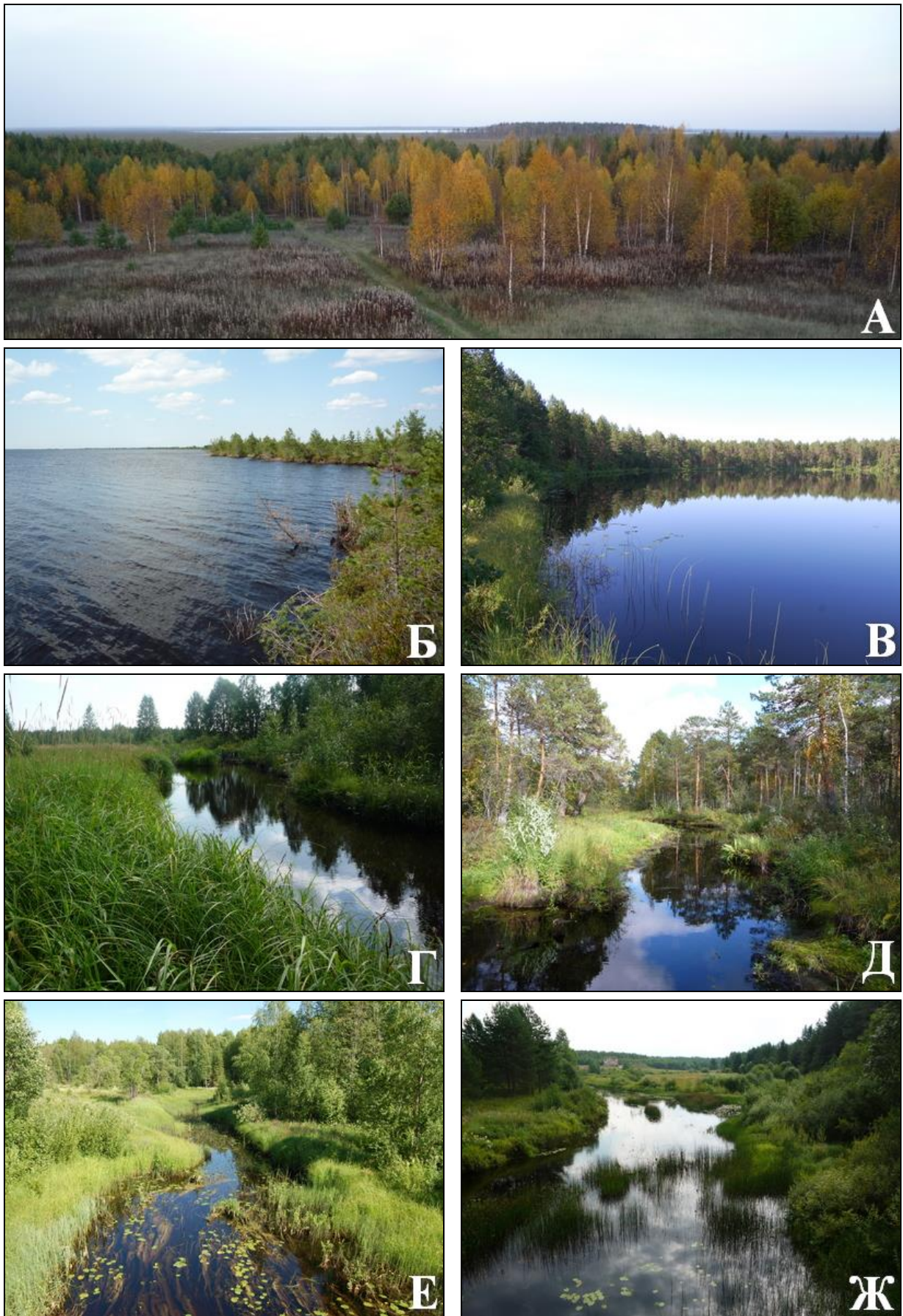
оказывают моренные и камовые холмы, имеющие плоские вершины и пологие склоны и относительные высоты 5–10 м. Абсолютные высоты мелко- и среднехолмистого рельефа находятся в пределах 150–160 м н.ур.м. (Савинов, Романова, 1970, с. 33; Воробьев *и др.*, 1987, с. 113–114). Рельеф минерального дна бол. Шиченгское и прилегающих к нему участков отражён на Рисунке Б2 (см. Приложение Б).

Послеледниковое озеро в начале голоцена в значительной степени было спущено реками и ручьями, начало зарастать и заторфовываться, а на его месте начало формироваться торфяное болото. По нашим данным, на основании радиоуглеродного анализа торфов, отобранных в придонных слоях юго-западной части бол. Шиченгское, формирование болота началось в подстадию потепления бореала:  $9482 \pm 250$  (ИМКЭС-14С2143) и  $9366 \pm 200$  (ИМКЭС-14С2131). В настоящее время в Шиченгской древнеозёрной котловине находится крупное одноимённое болото и остаточное озеро (в центральной части).

Для современного ландшафта (Казакова *и др.*, 1970; Воробьев *и др.*, 1987, с. 119) характерно преобладание по площади типов комплексов урочищ плоских и волнистых озёрно-ледниковых равнин избыточного увлажнения с заболачивающимися лесами и комплексов урочищ верховых болот. Также представлены комплексы урочищ озёрно-ледниковых равнин нормального увлажнения (прилегающие к болоту ельники и сосняки на минеральных почвах) и комплекс озёрных урочищ (внутриболотные озёра – Шиченгское, Полянок, Плакуновское).

**Гидрогеологические и гидрологические условия.** Согласно гидрогеологическому районированию (Филенко, 1966; Савинов, Филенко, 1970, с. 111–112) анализируемая территория относится к Кубено-Вологодскому р-ну. Основными водоносными горизонтами являются озёрные, озёрно-ледниковые и флювиогляциальные межморенные четвертичные отложения, приуроченные к пескам, реже к прослойкам песков в супесях и глинах. Район обеспечен слабоминерализованными подземными водами. Воды сложные по степени обильности и минерализации. В поверхностных горизонтах они преимущественно слабообильные, пресные или солоноватые (236–1927 мг/л), умеренно жёсткие (до 5 мг/экв). С глубиной водообильность горизонта и минерализация подземных вод возрастают.

Поверхностные воды бол. Шиченгское относятся к региональному бассейну стока – оз. Кубенское (глобальный бассейн стока – Северный Ледовитый океан (Белое море)).



**Рисунок 3.2. Гидрографическая сеть района исследований**

*Примечание.* А – общий вид на бол. Шиченгское (2009), Б – оз. Шиченгское (2011), В – оз. Полянок (2014), Г – р. Шиченга (2011), Д – р. Глухая Сондушка (2010), Е – р. Нишма (2014), Ж – р. Сямжена (2015) © Д.А. Филиппов).

Гидрографические объекты модельной территории представлены на Рисунке БЗ.

Болото Шиченгское (Рисунок 3.2, А) является одним из крупных болот Вологодской обл. (особенно, в её центральной и восточной частях) и имеет площадь не менее 159 км<sup>2</sup>. Оно расположено на водоразделе рр. Сямжена и Шиченга, а также их притоков. Болото сформировалось преимущественно лимногенным путём. В настоящее время большая его часть находится на олиготрофной стадии развития. На бол. Шиченгское достаточно сильно развита поверхностная гидрографическая сеть, включающая болотные озёра, болотные реки и ручьи, проточные топи, моховые и травяные мочажины, вторичные озерки, временные и случайные водоёмы и др. (Рисунок 3.2, А–Ж).

Озеро Шиченгское (Рисунок 3.2, Б) – наиболее крупный объект (10,2 км<sup>2</sup>)<sup>27</sup> современной гидрографической сети болота – внутриволотное первичное (=остаточное) дистрофное озеро. Оно имеет форму почти правильного овала (длина 4,4(4,3) км, наибольшая ширина 3,0 км, средняя ширина 2,4 км), достаточно мелководно (максимальная глубина 2,5 м; средняя – 1,6 м (от 1,2 до 2,1 м)). Водообмен озера замедленный, колебания уровня незначительны (около 0,5 м), за исключением небольшого его повышения во время весеннего паводка. Берега низкие и заболоченные (длина береговой линии 12,5 км), без берегового уступа. Дно ровное с небольшим поднятием в центре, донные отложения представлены светло-серым органическим илом (сапропелем) мощностью до 2,0 м (Воробьев *и др.*, 1981, с. 135, 136–137; 1987, с. 114–115; Государственный водный реестр, 2017). Донные отложения (по материалам поисково-оценочных работ 1979 г.) на всей площади озера представлены силикатными сапропелями, мощность которых достигает 1,9 м (средняя – 1,05 м) (Оценка состояния ..., 2003, кн. II, с. 263). Озеро окружено в основном мезоолиго- и олиготрофными болотными участками. Питание озера происходит за счёт впадающих в него двух малых рек (Сондушка, Глухая Сондушка), около десяти ручьёв, а также болотных вод.

Река Сондушка [Большая Сондушка] длиной 11 км берёт начало с холмов, обрамляющих котловину с юга. Пойма хорошо выражена (ширина до 30–35 м). Русло реки в устье имеет ширину 8 м и глубину 1,5 м, в нижнем течении меандрирует, имея уклон не более 0,02 м/км. Общее падение реки 1,68 м, скорость течения 0,01 м/с. Цвет воды желтоватый, прозрачность до 1,0 м (Воробьев *и др.*, 1987, с. 115; с доп.).

Река Глухая Сондушка (Рисунок 3.2, Д) – малая река (~ 5 км длиной), имеющая не-

<sup>27</sup> Площадь оз. Шиченгское по разным источникам несколько различается: 10,20 км<sup>2</sup> (Воробьев *и др.*, 1981, с. 135; Государственный водный реестр, 2017), 10,36 км<sup>2</sup> (Оценка состояния ..., 2003, кн. II, с. 263).

большую ширину (до 5–6 м) и глубину (0,8–1,2 м), торфянистое дно и замедленное течение. Пойма не выражена, берега облесены болотными сосняками.

Река Шиченга (Рисунок 3.2, Г) вытекает из восточной части оз. Шиченгское и является правым притоком р. Сямжена. Имеет длину 49 км, ширину русла 5–14 м и глубину 2,1–3,3 м. Берега, как правило, пологие и заболоченные. Общее падение реки достигает 2,49 м, уклон русла 0,02 м/км. Русло довольно извилистое (исток и устье реки отделяют по прямой всего 12 км) и петляет по краевому понижению бол. Шиченгское, расположенному вдоль подножья склона котловины. Это присклоновое понижение служит реке поймой (шириной до 50–100 м). По левому берегу (со стороны болотного массива) река не имеет притоков, в неё впадают лишь небольшие ручьи. Правобережные притоки, берущие начало в холмистом рельефе, обрамляющем котловину с востока и севера, многочисленны (рр. Нишма (Рисунок 3.2, Е), Войдуш, Павловица, Бохтюга, Езовка и др.). Очевидно, что последние, до заполнения котловины древнего озера торфяными отложениями, впадали непосредственно в озеро и лишь по мере его деградации стали притоками р. Шиченга (Воробьев *и др.*, 1987, с. 115; с доп. и уточн.).

Река Сямжена (Рисунок 3.2, Ж) – крупный (длина 117 км) левобережный приток р. Кубена (Государственный водный реестр, 2017) – не протекает непосредственно по территории бол. Шиченгское, однако, помимо впадающей в неё р. Шиченга, дренирует юго-западную часть болота. Наиболее значимым её притоком, берущим начало в данном болоте (в проточной топи, начинающейся из-под внутриболотного острова – урочища Берёзов Остров), является р. Поржемга, имеющая длину ~ 5 км.

В восточной краевой части болота расположено ещё два озера – Плакуновское (149 м н.ур.м.) и Полянок (152 м н.ур.м.) (Рисунок 3.2, В). Озёра имеют овальную форму, при небольшой площади (0,037 и 0,04 км<sup>2</sup>, соответственно) они достаточно глубоководны (6–7 м), глубины нарастают постепенно от берегов к центру озера, донные отложения представлены илами и торфянистыми грунтами бурого цвета (Евграфова, 2004). Оба озера непроточные, колебания уровня воды в них в течение года незначительны и не превышают 0,5 м. По периферии они окружены облесёнными евтрофными ключевыми (напорного грунтового питания) болотными участками.

Все водоёмы и водотоки посещаются рыбаками (преимущественно в период нереста), на их берегах нет промышленных предприятий и поселений.

В пределах бол. Шиченгское отсутствуют следы гидролесомелиорации, несмотря

на то, что проекты освоения торфяного болота были. Так, например, в 1976–1978 гг. планировалось начать торфоразработки в юго-восточной части болота (в пределах Голузинского лесничества) (Воробьев *и др.*, 1987, с. 117).

**Почвообразующие породы и почвенный покров.** Анализируемая территория по почвенному районированию (Комиссаров, Борисов, 2007, с. 168–169) входит в состав Верховажско-Сямженского почвенного округа. Почвообразующими породами в округе служат морены, обогащённые валунным, иногда карбонатным материалом, реже флювиогляциальные и двучленные отложения. Карбонатный материал на равнинных участках местами залегает на глубине 1,0–1,3 м, на склонах водоразделов – 0,6–1,0 м. Под лесами преобладают сильноподзолистые суглинистые, реже песчаные и супесчаные почвы. На слабодренируемых участках широко распространены полугидроморфные почвы, вокруг крупных малых озёр (например, оз. Катромское, Сондужское, Шиченгское) развитие получают болотные. Почвы сельскохозяйственных угодий имеют низкое плодородие. Так, доля сильнокислых почв составляет 20–50%. Содержание гумуса 2–3%, общий его запас в метровом слое 110–120 т/га, азота 7–9 т/га. Пахотные почвы в большинстве случаев имеют очень низкое и низкое содержание фосфора (25–50 мг/кг) и среднее – калия (81–120 мг/кг).

Непосредственно на анализируемой территории почвы преимущественно гидроморфного и полугидроморфного ряда, а по занимаемой площади преобладают болотные почвы (Рисунок Б4). Под ельниками сфагновыми торфяные почвы маломощные (корневые шейки елей располагаются на границе торфа с минеральным грунтом), тогда как под сосняками сфагновыми горизонт рыхлого слабо разложившегося торфа, как правило, превышает 1,0 м. Под еловыми и сосновыми чернично-зеленомошными и бруснично-зеленомошными лесами развиты автоморфные – подзолистые суглинистые и супесчаные – почвы. Под черничниками влажными почвы подзолисто-глеевые и глееватые суглинистые, под заболачивающимися долгомошными и травяными типами леса – торфяно-глеевые реже суглинистые торфянисто-подзолисто-глееватые. Реакция почв повсеместно кислая, почвообразующие породы, как правило, карбонатных включений не содержат, что свидетельствует о их глубокой выщелоченности (Воробьев *и др.*, 1987).

Специальные исследования торфяных почв и ресурсов бол. Шиченгское проводились дважды (Рисунок Б4): 1) рекогносцировка Ленинградской межобластной конторой

«Росторфразведка», 1949 г.; 2) детальные исследования Геологоразведочной экспедицией по разведке торфяных месторождений Северо-Западного торфяно-геологического управления, 1978–1979 гг. Работы включали выявление площади торфяного месторождения, мощности торфяных залежей, общих запасов и свойств торфов по типам залежей, возможностей и перспектив осушения и торфодобычи (Торфяной фонд ..., 1955, 1970; Паспорт ..., 1979). Согласно этим изысканиям площадь торфяного болота в границах «нулевой» залежи составляет 159,21 км<sup>2</sup>, в границах промышленной залежи – 130,89 км<sup>2</sup>. Все основные показатели характеризующие озёрно-болотные отложения бол. Шиченгское отражены ниже (см. раздел 3.2.1 – Таблица 3.1).

**Растительный покров.** Согласно флористическому районированию Вологодской обл. (Орлова, 1990, с. 1274–1275) бол. Шиченгское находится в Верхнесухонском флористическом р-не. Характерной особенностью данного района является наличие заболоченных территорий и окультуренных площадей. В связи с этим леса здесь не представлены большими массивами, а вкраплены среди других типов растительности. Они образованы сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и елью – *Picea abies* (L.) Н. Karst. (преимущественно на западе), *P. obovata* Ledeb. (главным образом на востоке) и гибридными и промежуточными формами последних. Кроме того, значительные площади заняты вторичными мелколиственными лесами. На склонах коренных берегов рек произрастают еловые, сосновые и сосново-еловые леса часто с примесью берёзы, иногда заболоченные. Флора данного района близка к флоре Молого-Вологодского флористического района по наличию в ней неморальных видов, однако отличается заметной примесью сибирских видов.

Согласно геоботаническому районированию Т.Г. Абрамовой и Г.И. Козловой (1970, с. 198–199) бол. Шиченгское расположено в южной части Верхневажско-Кулойского р-на (долгомошных и ягодниково-травяных ельников, сосняков и березняков, переходных и верховых болот), относящегося к Тотемско-Кулойскому геоботаническому округу (ельников с небольшой примесью пихты, березняков зеленомошных и заболочивающихся и переходных и верховых болот) (Абрамова, Козлова, 1964, с. 1440–1441). В районе почти половина лесных формаций произрастает на почвах разной степени заболачивания, что обусловлено недостаточной дренированностью преобладающих моренных и озёрно-ледниковых равнин, сложенных суглинками. В южной части района на озёрно-ледниковой равнине и камах встречаются сосновые леса, которые тя-

готеют главным образом к болотным массивам Шиченгской и Кулойской низин. Преобладают сфагновые сосняки, сочетающиеся местами с брусничными и долгомошными сосняками. Наиболее распространены сфагновые мезо- и олиготрофные болота, а также суходольные временно избыточного увлажнения и низинные луга. В заливаемых долинах рр. Кулой и Шиченга распространены крупноосочники.

На анализируемой территории преобладают сосновые леса (~ 80% лесопокрытой площади). Хотя большая их часть имеет низкий бонитет и представлена болотными лесными ценозами – сфагновыми и багульниковыми и в меньшей степени долгомошными, черничными, брусничными, травяными. Сосняки зеленомошные и лишайниковые занимают небольшие площади по наиболее возвышенным и относительно хорошо дренированным участкам повышенного мезорельефа. Ельниками занято ~10% лесопокрытой площади, среди которых преобладают заболачивающиеся типы (черничники влажные, долгомошники, травяные). Мелколиственные леса представлены в основном березняками травяными, которые сформировались преимущественно на месте вырубок различного типа ельников зеленомошно-черничных (Воробьев *и др.*, 1987 с доп. и уточн.).

Возраст древостоев лесов невысокий (у хвойных 80–100 лет), что свидетельствует о имевших место интенсивных рубках. В целом леса низкобонитетные (средний бонитет у всех насаждений – V.0, у ельников – IV.3, сосняков – V.3; в сосняках преобладают насаждения V-A бонитета, в ельниках – IV и лишь в березняках III (Воробьев *и др.*, 1987).

Значительную часть анализируемого водно-болотного угодья занимает бол. Шиченгское, которое по классификации Т.К. Юрковской (1992) относится к Кассандрово-морозково-сфагновому печорско-онежскому типу группы Северовосточноевропейских сфагновых верховых болот класса Сфагновые болота. Следуя подходу И.Д. Богдановской-Гиенэф (1949), болото относится к верховым болотам «фускум» типа.

В настоящее время болото находится в основном на олиготрофной стадии развития. Значительные участки заняты сосново-кустарничково-сфагновыми, кустарничково-сфагновыми и пушицево-кустарничково-сфагновыми сообществами в пределах грядово-мочажинных, кочковато-мочажинных и коврово-мочажинных болотных комплексов. На кочках и грядах доминирует *Sphagnum fuscum*, реже *S. angustifolium* и *S. divinum*, в мочажинах – *S. cuspidatum*, *S. balticum*, реже *S. majus*, *S. fallax*. Близ внутриболотных минеральных островов формируются необлесённые (открытые) болотнотравяно-сфагновые мезоолиготрофные проточные топи. Окрайки болота выражены слабо, как правило, об-



лесены мелколиственными породами (*Betula pubescens*, *Salix pentandra*, *Alnus glutinosa*) и имеют евтрофный характер. В юго-восточной части болота (между рр. Шиченга, Сондушка, Глухая Сондушка) обычны евтрофные и отчасти мезотрофные травяно-гириновые и травяно-сфагновые болотные ценозы. Облесённые евтрофные напорного грунтового питания (ключевые) болотные участки развиты в окрестностях оз. Полянок и Плакуновское (Филиппов, 2015ж).

Внутриболотные озёра, как правило, слабо зарастают. Зарастание оз. Шиченгское прибрежное, реже фрагментарное; также имеются сплавины. Озеро окружено в основном мезоолиго- и олиготрофными болотными участками. В краевых внутриболотных озёрах (Полянок, Плакуновское) преобладают кубышковые и элодеево-моховые сообщества, зарастание прибрежное и отчасти донное; крайне редко отмечаются сплавины (Филиппов, 2014б, 2015ж).

**Охрана объекта.** С 1987 г. значительная часть территории Шиченгского водно-болотного угодья входит в состав комплексного (ландшафтного) государственного природного заказника «Шиченгский» (Рисунок Б5). Данный заказник регионального уровня учреждён решением исполкома Вологодского областного Совета народных депутатов №353 от 30.06.1987 с целью сохранения уникальных природных комплексов Верхне-Кубенского ландшафтного р-на: реликтового ледникового озера (Шиченгское), коренных типов заболачивающихся лесов, не подвергшейся осушению крупной болотной системы (Решение ..., 1987; Бобровский *и др.*, 1993: 80–82), а также мест обитания редких растений и животных. В настоящее время данная особо охраняемая природная территория (ООПТ) имеет площадь 136,1 км<sup>2</sup> (Постановление ..., 2009, 2013) и является одним из самых крупных ландшафтных заказников Вологодской обл.<sup>28</sup>. Подавляющий объём наших исследований выполнен именно в границах заказника «Шиченгский».

Основное внимание в нижеизложенных разделах уделено не столько болоту в це-

<sup>28</sup> Заказник, согласно действующей лесной квартальной сети, находится в пределах следующих кварталов Шиченгского участкового лесничества Сямженского лесничества: 87 (выделы 1–11), 92 (выделы 8–19), 93, 96 (выделы 20, 21), 97 (выделы 30–32), 98 (выделы 5–7, 11, 13–15, 18–32), 99, 100, 103 (выделы 19–57, 59), 104 (выделы 8, 9, 12–27), 105–107, 109 (выделы 19–46), 110–114, 116 (выделы 16–36), 117–130. Границы заказника (Положение ..., 2009) установлены следующие: от места впадения р. Шиченга в р. Сямжена (точка 1) вдоль правого берега р. Сямжена вверх по течению до места пересечения реки с южной границей кв. 116 (точка 2); от точки 2 вдоль южной границы кв. 116 до места пересечения с западной границей кв. 121 (точка 3); далее от точки 3 вдоль западной границы кв. 121, 124, 127 до места пересечения с южной границей кв. 127 (точка 4). От точки 4 граница заказника проходит вдоль южной границы кв. 127, 128, 129, 130 до места пересечения с восточной границей кв. 130 (точка 5); от точки 5 вдоль восточной границы кв. 130, 126, 123, 120 до места пересечения с южной границей кв. 114 (точка 6); от точки 6 по южной границе кв. 114 Шиченгского участкового лесничества Сямженского лесничества до места пересечения с восточной границей того же квартала и берегом р. Шиченга (точка 7). От точки 7 граница заказника проходит вдоль левого берега р. Шиченга вниз по течению до места впадения её в р. Сямжена (точка 1).

лом, сколько различным (основным) элементам его поверхностной гидрографической сети – болотным озёрам, болотным ручьям, проточным топям, моховым мочажинам.

## 3.2. Грунты

### 3.2.1. Озёрно-болотные отложения

Формирование и развитие водно-болотного угодья в целом сопряжено с образованием и накоплением озёрно-болотных отложений, представленных преимущественно торфами (болото) и сапропелями (нижние горизонты в болотах и донные осадки). Каждый тип внутриболотных водных объектов имеет свои особенности накопления органических отложений, их состав и структуру. Рассмотрим данный тезис на примере четырёх типов водных объектов бол. Шиченгское.

Таблица 3.1 – Озёрно-болотные отложения бол. Шиченгское

Показатели	Отложения						
	озеро	болото					
Тип озёрно-болотных отложений	сапр.	сапр.	торф	торф	торф	торф	торф
Тип залежей	–	–	низ.	пер.	смеш.	верх.	в целом
Площадь в границах пром. глубины, км <sup>2</sup>	10,36	15,89	50,55	1,97	13,43	64,94	130,89
Максимальная глубина, м	1,9	2,1	6,08	?	7,05	6,64	7,05
Средняя глубина, м	1,05	0,6	2,69	1,46	3,68	3,87	3,37
Объём торфяной залежи, тыс. м <sup>3</sup>	10878	9563	136065	?	49394	251060	441041
Запасы торфа 40%-ной влажности, тыс. т	2393	3937	23601	511	7505	31481	63430
Степень разложения (R), %	–	–	32	36	30	27	29
Средняя зольность (А ср.), %	50	35	6	7	4	3	4
Естественная влажность (W), %	91,5	83,5	89,8	89,7	91	92,6	91,5
Активная кислотность (pH)	6,8	4,7–5,9	4,6–5,6	4,5–5,2	3,3–5,2	3,3–4,7	3,3–5,6
Содержание азота, %	0,48	0,73– 2,13	1,48– 2,49	1,29– 1,85	0,98– 2,24	0,98– 2,11	0,98– 2,49
Содержание общей серы (S общ.), %	0,87	0,31– 1,72	0,24– 0,96	0,29– 0,60	0,19– 0,62	0,17– 0,59	0,17– 0,96
Содержание оксида кальция (CaO), %	1,86	1,87– 3,55	1,91– 3,48	1,95– 2,15	0,60– 2,55	0,43– 2,21	0,43– 3,48
Содержание оксида железа (Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> ), %	2,09	0,48– 3,00	0,60– 1,03	0,67– 0,74	0,10– 0,68	0,10– 0,68	0,10– 1,03
Содержание оксида фосфора (P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> ), %	0,09	0,06– 0,10	0,01– 0,11	0,06– 0,07	0,06– 0,08	0,06– 0,09	0,01– 0,11
Содержание оксида алюминия (Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> ), %	2,86	0,66–3,4	–	–	–	–	–
Теплота сгорания абсолютно сухого вещества, калории	–	–	5439– 5824	5755– 5832	5523– 5790	5337– 5772	5337– 5832
Пнистость, %	–	–	0–9,4	0–6,5	0–10,2	0–7,8	0–10,2
Средняя пнистость, %	–	–	1,3	3,3	1,9	1,1	1,3

*Примечание.* Таблица составлена на основании материалов «Паспорт ...» (1979).

Весьма простую структуру донных отложений имеет оз. Шиченгское. Они представлены почти исключительно сапропелями [в пределах всего водно-болотного угодья сапропели зафиксированы на площади 26,25 км<sup>2</sup>, из которых 40% приходится на современную акваторию озера], относящимися к силикатному виду органо-силикатного класса. Мощность слоя сапропеля составляет в среднем 1,05 м (максимально – до 1,9 м), а его запасы оцениваются в 2393 тыс. т (при 60% условной влажности); средние качественные характеристики состава: зольность – 50%, массовая доля влаги – 91,5%, pH – 6,8, CaO – 1,9%, Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> – 2,1%, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 0,09%, Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> – 2,9%, N – 0,4%, S<sub>общ.</sub> – 0,9% (Паспорт ..., 1979; см. Таблица 3.1). Анализ, отобранных в 2014 г. проб донных отложений, показал в целом схожие величины: CaO – 1,96%, K<sub>2</sub>O – 0,2, Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> – 0,56, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 0,3, SO<sub>2</sub> – 0,02, N – 1,9, а также значения для подвижных форм металлов (Mn – 72,1 мг/кг, Cu – 0,08 мг/кг, Zn – 7,48 мг/кг). Почти нейтральная кислотность сапропелей (pH=6,8) благоприятна для обитания планктонных организмов и отчасти – бентоса и рыбного населения, при этом значительный его слой (в среднем ~1 м) не даёт возможности для активного роста водных макрофитов, а следовательно для развития перифитона.

Таблица 3.2 – Химический состав торфяных почв бол. Шиченгское

Показатели	Станции отбора проб					
	1	2	3	4	5	6
<i>Физические и агрохимические показатели</i>						
Степень разложения (%)	30	5–10	5	5–10	5–10	55
Зольность (%)	13	9	12	10	24	15
Массовая доля влаги (%)	88,9	91,0	93,9	90,5	86,0	86,8
pH водной вытяжки (ед. pH)	3,7	3,9	4,0	4,5	3,7	6,6
Кислотность актуальная	3,7	3,9	4,0	4,5	3,7	6,6
Кислотность обменная	4,0	4,0	4,1	4,6	3,8	5,9
Степень насыщенности основаниями	49	59	47	81	64	98
Азот нитратный (мг/100 г)	0,5	0,6	0,9	0,4	0,4	0,4
Массовая доля подвижного фосфора (мг/100 г)	36	22	33	21	14	15
Массовая доля подвижного калия (мг/100 г)	99	122	115	74	79	53
Массовая доля обменного кальция (%)	0,13	0,23	0,23	0,22	0,10	0,47
Массовая доля обменного магния (%)	0,05	0,06	0,18	0,05	0,08	0,04
Массовая доля гуминовых кислот (%)	0,1	0,1	0,2	0,2	0,01	0,1
Водорастворимые соли	28,25	15,5	12,75	17,0	0	0,25
<i>Массовая доля подвижных форм металлов (мг/кг)</i>						
– медь	1,05	2,88	5,88	2,34	1,40	1,30
– марганец	4,27	35,38	10,38	233,13	18,55	202,65
– железо	12,2	46,0	28,13	356,63	37,50	9,05

*Примечание.* Список станций отбора проб: 1 – сосняк чернично-сфагновый заболоченный, 2 – сосново-кустарничково-сфагновые кочки, 3 – шейхцерицево-сфагновые мочажины, 4 – осоково-очеретниково-сфагновые топи, 5 – сосново-чернично-хамедафно-сфагновые ценозы, 6 – болотнотравяные сообщества по берегу ручья.

Основной объём голоценовых отложений в пределах бол. Шиченгское приходятся на различные виды и группы торфов. Их основные характеристики обобщены в Таблице

3.1. Ниже приведены оригинальные материалы, полученные нами в июле 2014 г. в юго-западной части болотного массива, на основании анализа 6 смешанных проб торфов из верхних горизонтов залежей. Результаты анализа ранее были представлены нами в материалах конференции (Романис, Филиппов, 2015) и приведены в Таблице 3.2.

На основании содержания свободной влаги в грунтах (не более 95%) ручьевые, топьяные и мочажинные участки болота укладываются в принятые градации влажности для того, чтобы считать их водными объектами болот (Панов, 2017).

На облесённых окрайках болота вдоль болотных водотоков формируются мало- или среднемощные торфяные залежи. На бол. Шиченгское приручьевые болотные участки сложены древесными, древесно-гипновыми и древесно-травяными низинными торфами. Последние по всему профилю однородны по ботаническому составу и характеризуются равномерной сильной степенью разложения растительного материала. В верхних горизонтах залежи торф хорошо минерализован, слабокислый (рН=6,6), богат поглощёнными основаниями (степень насыщенности – 98). Массовая доля подвижного нитратного азота (0,4 мг/100 г абсолютно сухой почвы), подвижного калия (53 мг/100 г) и подвижного фосфора (15 мг/100 г) мала. Высокая доля подвижных форм Mn (202,65 мг/кг) может быть связана со спецификой влияния подстилающих пород. В современном растительном покрове ручья и приручьевых биотопов преобладают евтрофные виды (*Calla palustris*, *Lemna* spp., *Filipendula denudata*, *Typha latifolia* aggr., *Cardamine pratensis* и др.).

Мочажины и проточные топи бол. Шиченгское гипсометрически располагаются выше, нежели приручьевые участки. Они последовательно сложены торфами низинного, переходного и верхового типов, при этом имеющие различную мощность и ботанический состав. Общая мощность торфяных залежей данных водных объектов достигает 3,8–4,5 м. Низинный торф залегает в её основании непосредственно над озёрно-ледниковыми отложениями. На границе торфа и подстилающей породы выделяется тонкий светло-серый органоминеральный опесчаненый богатый органическим веществом горизонт АТ (гумусо-аккумулятивный горизонт). Средняя часть профиля сложена переходным торфом различного состава и мощностью 0,2–0,5 м. Выше сформировался слой верхового торфа. Последний занимает большую часть профиля в моховой мочажине, а в проточной топи мощность его значительно меньше (~ 1,5 м). Вниз по профилю возрастает степень разложения торфа, достигая максимума в глубоко залегающих слоях ни-

зинного торфа. В целом, торфа мочажинного и топяного болотных участков отличаются более низкой зольностью по сравнению с приручьевыми. Это обусловлено различиями в ботаническом составе и характером питания участков (Филиппов, 2017).

Верхние горизонты залежей проточной топи сложены пушицевыми переходными, пушицево-сфагновыми, сфагновыми и комплексными верховыми торфами. Однако, по физико-химическим свойствам торфа топи (Таблица 3.2) занимают промежуточное положение между низинными и верховыми. Так, значения pH (4,5), степень разложения (5–10%) и высокая ёмкость поглощения характерны для верховых почв, но при этом содержание подвижных металлов (Cu=2,34 мг/кг, Mn=233,13 мг/кг, Fe=356,63 мг/кг) свойственно низинным торфам. В растительном покрове встречаются виды, характерные как для верховых (*Rhynchospora alba*, *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum cuspidatum*, *S. lindbergii*, *S. majus*), так и для низинных (*Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*, *Carex irrigua*, *Eriophorum angustifolium*) болот. В целом, проточные топи характеризуются переходными чертами (Панов, 2010).

В моховых мочажинах грядово-мочажинных комплексов верхние горизонты сложены шейхцериево-сфагновыми и сфагновыми мочажинными верховыми торфами. По физико-химическому составу (Таблица 3.2) (pH – 4,0; степень разложения – 5%; степень насыщенности основаниями – 47 и др.) они являются типично торфяно-болотными верховыми почвами. Влияние подстилающих пород и грунтовых вод на них минимально, поэтому питание происходит исключительно за счёт атмосферного переноса осадков и пыли. При этом верховые торфа сосново-кустарничково-сфагновых кочек и гряд грядово-мочажинных комплексов, а также сосново-чернично-сфагновых и сосново-чернично-хамедафно-сфагновых ценозов в краевых частях болота имеют в целом близкие значения физических и агрохимических показателей (Таблица 3.2), за важным исключением – массовой доли влаги (86,0–88,9% против 91,5–93,9% у водных объектов болот). В современном растительном покрове мочажин отмечаются лишь олиготрофные виды (*Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica* Huds., *Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. majus* и др.).

Таким образом, разные типы водных объектов болота имеют свои особенности накопления голоценовых отложений, их тип (торф/сапропель), состав и структуру, а физико-химические свойства озёрно-болотных отложений во многом зависят от положения водного объекта в мезорельефе, близости подстилающих пород, наличия/отсутствия вы-

ходов грунтовых вод, характера и особенностей растительного покрова.

### 3.2.2. Ртуть в торфяных отложениях

Одним из интересующих нас вопросов был связан с наличием или отсутствием вертикальной однородности в накоплении химических элементов в пределах торфяных залежей в разных типах водных объектов болота. В качестве модельного элемента была выбрана ртуть (Hg), которая в достаточной степени выбирает торфяные болота в качестве естественных хранилищ (Pérez-Rodríguez *et al.*, 2015). Учитывая токсичность Hg для живых организмов (в том числе человека), а также то, что при осушении болот многовековые её запасы с водой включаются в активные биогеохимические циклы, то подобный научный вопрос имеет и важное практическое значение.

Раздел основан на материалах статьи Ю.Г. Удоденко и Д.А. Филиппова (2017).

Таблица 3.3 – Свойства торфов бол. Шиченгское и содержание в них валовой ртути (по: Удоденко, Филиппов, 2017)

Глубина, см	Ботанический состав торфа	Тип торфа	R, %	A, %	Hg, мг/кг	
					X ± SD	Min–Max
<b>Ручей</b>						
0–50	древесно-травяной	низинный	40	9,9±3,1	0,141±0,051	0,061–0,196
50–130	древесно-гипновый	низинный	40	8,8±1,3	0,056±0,031	0,026–0,108
130–180	древесно-хвощовый	низинный	50	10,4±0,6	0,035±0,005	0,026–0,039
180–200	древесно-гипновый	низинный	45	10,3±0,1	0,035±0,018	0,022–0,048
200–260	древесно-травяной	низинный	40–45	12,6±1,4	0,046±0,012	0,032–0,060
260–280	древесный	низинный	45–50	19,0±5,3	0,049±0,037	0,023–0,075
<b>Топь</b>						
0–30	сфагновый комплексный	верховой	15	3,9±0,5	0,073±0,024	0,051–0,093
30–50	магелланикум-торф	верховой	15	7,2±2,3	0,072±0,017	0,060–0,084
50–130	пушицево-сфагновый	верховой	25–30	3,9±3,2	0,033±0,007	0,024–0,047
130–180	пушицевый	переходный	30	3,0±2,3	0,048±0,007	0,039–0,057
180–200	сосново-пушицевый	переходный	35	1,9±0,4	0,062±0,008	0,056–0,068
200–230	древесный	переходный	35	3,0±0,2	0,081±0,017	0,066–0,099
230–280	древесно-осоковый	низинный	40–45	3,2±0,3	0,057±0,013	0,043–0,073
280–330	древесный	низинный	40	4,1±0,4	0,042±0,010	0,032–0,056
330–350	вахтово-осоковый	низинный	35	4,1±0,1	0,042±0,007	0,037–0,047
350–380	осоково-хвощовый	низинный	40	9,1±4,3	0,066±0,018	0,053–0,078
<b>Мочажина</b>						
0–80	сфагновый мочажинный	верховой	5–15	3,6±2,8	0,053±0,007	0,041–0,064
80–150	шейхцерицево-сфагновый	верховой	15–30	2,6±2,0	0,038±0,007	0,026–0,046
150–180	сосново-пушицевый	верховой	35	4,2±1,8	0,021±0,002	0,019–0,022
180–280	пушицево-сфагновый	верховой	25–35	2,6±1,1	0,030±0,006	0,022–0,044
280–300	сосново-пушицевый	верховой	35	6,8±1,8	0,028±0,004	0,025–0,030
300–350	сосновый	верховой	40	7,2±2,0	0,039±0,009	0,033–0,055
350–380	древесный	переходный	45	8,0±0,9	0,057±0,014	0,041–0,069
380–450	сосновый	низинный	40–50	4,8±1,1	0,028±0,007	0,018–0,043

*Примечание.* R – степень разложения торфа, A – зольность, X ± SD – среднее ± стандартное отклонение, Min–Max – пределы содержания. Анализ торфов выполнен В.П. Денисенковым (ботанический состав, степень разложения) и Ю.Г. Удоденко (зольность, содержание валовой ртути)

Среднее содержание валовой ртути в торфяных залежах приручьевого участка, проточной топи и сфагновой мочажины составляет  $0,063 \pm 0,046$ ,  $0,053 \pm 0,019$  и  $0,036 \pm 0,013$  мг/кг, соответственно, и достоверно различается между собой (Таблица 3.3). Это обусловлено эффектом геохимического сопряжения, в результате миграции ртути в пределах болотного массива, вызванной внутренним перетоком болотных вод. Перепад высот, а также развитие внутриболотных водных объектов обеспечивает латеральную миграцию металла от гипсометрически выше расположенных болотных участков (грязево-мочажинные комплексы) в ниже расположенные (ручьи и их долины). Наиболее контрастно латеральная миграция проявляется в верхних 0,5 м торфа. Концентрации Hg в долине ручья отличаются высоким варьированием, по сравнению с другими обследованными участками. Максимальное содержание металла здесь, превышает максимальные значения концентраций в топи и мочажине в 2–3 раза. Для приручьевого участка характерна поверхностная аккумуляция ртути, с последующим резким снижением концентраций вниз по профилю.

Полученные нами значения (Удоденко, Филиппов, 2017) сопоставимы с таковыми для бол. Большое Васюганское (Головацкая, Ляпина, 2009; Веретенникова, Головацкая, 2012), верховых болот Шотландии (Farmer *et al.*, 2009) и торфяников Китая (Li *et al.*, 2016). Близки по концентрации металла и гумусовые горизонты почв в пределах Вологодской обл. (например, в г. Череповец – см. Иванова *и др.*, 2015). В тоже время, торфяные горизонты гидроморфных почв Воронежской обл. содержат в 2–3 раза больше ртути (Удоденко *и др.*, 2011). Содержание Hg в торфах бол. Шиченгское значительно ниже средних концентраций металла в торфяных горизонтах заболоченных почв Канады и США (0,40 и 0,28 мг/кг, соответственно) (Kabata-Pendias, 2010). Как правило, содержание ртути в торфах значительно выше нежели, в сформированных вокруг незагрязнённых почвах и рыхлых осадочных породах (что, вероятно, обусловлено способностью органического вещества почв (особенно гуминовых кислот) связывать ртуть).

Содержание ртути в подстилающих материнских породах бол. Шиченгское составляет  $0,023 \pm 0,001$  мг/кг, что ниже среднего содержания металла в торфяной толще и в три раза меньше кларка для литосферы [0,07 мг/кг] (Kabata-Pendias, 2010). Вертикальный миграционный поток Hg от верхних горизонтов к породе выражен слабо. Коэффициент радиальной дифференциации в мочажине и проточной топи варьирует в пределах 1–2 и свидетельствует о том, что данные болотные участки слабо или умеренно обогаще-

ны ртутью. Обоedнение отмечается только в отдельных слоях залежи в мочажине. Наиболее ярко обогащение Hg проявляется в верхних 0,5 м торфяной залежи долины ручья (R=7–9). В целом, вертикальное распределение ртути на всех анализируемых участках носит однотипный характер – максимум содержания отмечается в верхних 0,5 м профиля и последующим снижением.

Увеличение содержания ртути в верхних горизонтах отмечено во многих публикациях (Farmer *et al.*, 2009; Martínez-Cortizas *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2012; Hermanns, Biester, 2013). Для крупных торфяных болот рост концентраций металла начинается с глубины 1,0 м и менее. В этом диапазоне глубин процессы деструкции органического вещества и геохимической миграции протекают наиболее интенсивно (связано с присутствием кислорода). С развитием восстановительных условий (с глубиной) скорость биохимических реакций замедляется/полностью прекращается. Большинство авторов также связывают подобный рост с увеличением загрязнения в результате развития промышленности. Так, увеличение содержания ртути в торфах болот Испании (согласно радиоуглеродным датировкам) начинается с развитием Древнеримского государства и началом интенсивных горнодобывающих работ (Martínez-Cortizas *et al.*, 1999).

Достоверная взаимосвязь установлена между степенью разложения торфа и его зольностью ( $r=0,57$ ;  $p=0,05$ ), но между этими параметрами и содержанием ртути статистически достоверной взаимосвязи не зафиксировано. В других аккумулирующих биогенные элементы природных объектах (почвы, донные отложения водоёмов) содержание ртути при отсутствии загрязнения положительно сопряжено с общим содержанием органики и его отдельных компонентов (углерода и азота) (Chakraborty *et al.*, 2015).

Считается, что способность торфа аккумулировать Hg зависит от его ботанического состава (вследствии различной устойчивости растений разных таксонов к разложению) (Strickman *et al.*, 2016). Смена фитоценозов приводит к изменению окислительно-восстановительных условий, скорости минерализации органического вещества, видового состава участвующей в деструкции органики микроскопической флоры и фауны (Dieleman *et al.*, 2015). Однако, по результатам наших изысканий (Удоденко, Филиппов, 2017), взаимосвязи между содержанием Hg и ботаническим составом не установлено.

Миграция ртути в болотах (внутри массива) происходит в результате механического переноса мелких частиц торфов латеральными потоками воды, сорбирующих на своей поверхности ионы Hg. В первую очередь в раствор поступает ртуть, связанная с рас-



творённым органическим веществом, формируя устойчивые комплексные соединения с гуминовыми кислотами (Haynes, Mitchell, 2012). Это позволяет предположить, что в условиях бол. Шиченгское внутри отдельных участков и/или водных объектов болота перемещение Hg осуществляется благодаря водной миграция ртути, ассоциированной и с тонкими частицами, и с растворённым органическим веществом.

Основным путём поступления ртути в болотную экосистему служит естественное осаждение из атмосферы и миграция с поверхностным и внутрипочвенным стоком. Hg поступает в болото двумя путями: 1) перемещение с твёрдыми неорганическими и органическими частицами с латеральным и внутрипочвенным стоком из гипсометрически выше расположенных автономных и транзитных ландшафтов; 2) осаждение из атмосферы на поверхность болота. Компактная территория обследованного участка массива позволяет предположить, что ртуть осаждается равномерно на всю территорию. В начале XXI века плотность выпадения на территории Вологодской обл. ртути оценивалась в 0,008–0,011 мг/м<sup>2</sup> в год (Travnikov, 2012). Если предположить, что средняя (и достаточно условная) скорость торфонакопления в условиях Вологодской обл. составляет ~1 мм/год, то содержание ртути в торфах мочажины и топи сопоставимо с оценками интенсивности её выпадения. В торфах долины ручья содержание металла превышает существующие оценки, что обусловлено проявлением эффекта геохимического сопряжения.

Исследования позволили получить первые материалы по содержанию и распределению ртути в разных типах болотных водных объектов Вологодской обл. По результатам работы можно сделать ряд выводов: 1) содержание ртути в торфах бол. Шиченгское выше кларка для литосферы, но сопоставимы с фоновым его содержанием в почвах региона; 2) не установлено достоверных взаимосвязей между содержанием Hg и общими свойствами торфов; 3) максимальное содержание ртути отмечено в верхних 50 см торфяных залежей долины болотного ручья (геохимически подчинённого аккумулятивного ландшафта); в торфах же моховой мочажины и проточной топи (эллювиально-аккумулятивного и аккумулятивно-транзитного ландшафтов соответственно) содержание Hg в 2–3 раза ниже.

### **3.2.3. Атмосферный перенос**

Несмотря на то, что ведущим источником поступления элементов минерального

питания для болотных фитоценозов является подвергающаяся заболачиванию почва (Бахнов, 2004), не менее важна также переносимая и поступающая с атмосферным переносом природная влага. Учитывая, что водно-минеральное питание верховых болот не связано с грунтовыми водами и осуществляется исключительно за счёт атмосферных осадков (включая и твердые в виде пыли), поэтому сведения о составе и объёмах веществ, поступающих с атмосферным переносом, приобретают особую ценность.

Исследования, выполненные в конце 1950-х гг. на территории Вожегодского р-на Вологодской обл., показали, что на 0,01 км<sup>2</sup> поверхности болота с атмосферными осадками ежегодно выпадает в виде «пыли» от 277 до 327 кг химических веществ, содержащих N=6,5–8,6 кг, Ca=10–21 кг, Mg=3,1–3,6 кг, K=0,8–5,8 кг, P=0,2–0,4 кг, Si=7,8–18,5 кг, а также довольно много S, Na, Cl (Пьявченко, Сибирева, 1959; Пьявченко, 1984, 1985a).

При оценке роли атмосферного переноса многих химических соединений эффективным индикатором может служить элементный состав лишайников и мхов (Московченко, 2006; Гапеева *и др.*, 2010; Heavy metals ..., 2003; Shevchenko *et al.*, 2018 и др.). На территории Вологодской обл. фактические данные по содержанию тяжёлых металлов и радиоактивных изотопов (стронций) в мохообразных были получены в конце 1950-х – начале 1960-х гг. на базе Дарвинского заповедника (Поляков *и др.*, 1961, 1962, 1973).

На болотах и сильнозаболоченных территориях оптимально использовать для исследования переноса часто встречающиеся и широко распространённые виды мхов, обитающие преимущественно на положительных формах микрорельефа. Для наших исследований были выбраны *Sphagnum fuscum* (Schimp.) N. Klinggr. (Филиппов *и др.*, 2011; Шевченко *и др.*, 2011, 2012, 2015a; 2018; Shevchenko *et al.*, 2018), *Sphagnum magellanicum* coll. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (Гапеева *и др.*, 2015). В 2009–2012 и 2015 гг. были собраны усреднённые пробы мхов с 40 болот Вологодской обл.

Ниже приводим оригинальные материалы об элементном составе трёх видов мхов, собранных в юго-западной части бол. Шиченгское (2009 – *Sphagnum fuscum*, 2015 – *Sphagnum divinum* и *Pleurozium schreberi*). Элементный состав высушенных проб был определён методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой, радиоактивность <sup>137</sup>Cs измерена гамма-спектрометрическим методом<sup>29</sup>. Результаты анализа приведены ниже (Таблица 3.4).

<sup>29</sup> Анализ проб 2009 г. выполнен В.П. Шевченко, Н.В. Политовой, О.С. Покровским в лаборатории Géosciences Environnement Toulouse (г. Тулуза, Франция). Пробы 2015 г. проанализированы М.В. Гапеевой и Р.А. Ложкиной (ИБВВ РАН). Методика полевых работ, камеральной подготовки и анализа материалов детально описана нами в отдельной статье (Шевченко *и др.*, 2011) и здесь не приводится.

Таблица 3.4 – Содержание химических элементов в воздушно-сухих пробах мхов

Растение	Химические элементы и их содержание (мкг/г)						
	Na	Mg	Al	Si	P	S	K
<i>Pleurozium schreberi</i>	74,2	373,3	41,8	66,7	1054,7	4095,1	3176,0
<i>Sphagnum divinum</i>	124,8	220,8	41,7	79,4	231,6	4014,8	2258,8
<i>Sphagnum fuscum</i>	115,2	627,0	286,1	51,1	462,0	–	3221,0
	Ca	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu
<i>Pleurozium schreberi</i>	2566,6	2,546	379,9	132,4	0,0985	0,599	3,06
<i>Sphagnum divinum</i>	1021,5	1,917	62,2	148,6	0,0632	0,557	1,42
<i>Sphagnum fuscum</i>	732,1	0,554	119,2	204,6	0,0726	0,456	2,01
	Zn	As	Mo	Cd	Sn	Hg	Pb
<i>Pleurozium schreberi</i>	23,1	0,092	0,096	0,155	0,268	0,025	2,53
<i>Sphagnum divinum</i>	11,4	0,089	0,087	0,107	0,267	0,015	1,68
<i>Sphagnum fuscum</i>	16,8	0,143	0,073	0,103	0,145	–	2,44

Анализ данных показал, что в разных видах мхов накапливаются химические элементы, сопоставимые друг с другом по величинам/концентрациям. Это связано с тем, что на кочках и грядах олиготрофных участков верховых болот (где проводился отбор образцов) влияние грунтовых вод отсутствует, а значит можно утверждать, что мы имеем дело с элементами, попавшими на данную территорию с атмосферным переносом. В пределах региона содержания отдельных химических элементов в мхах варьируют в широком диапазоне (Shevchenko *et al.*, 2018), но в целом для большинства изученных тяжёлых металлов они находятся на уровне фоновых для северных территорий Европейской части России и Западной Сибири (Евсеев, Красовская, 1996; Московченко, 2006; Шевченко *и др.*, 2011, 2015б, 2018; Гапеева *и др.*, 2015). При анализе пространственного распределения элементов по территории области (Shevchenko *et al.*, 2018) наиболее высокие содержания Fe, Ni, As и Pb и повышенные содержания Al, Cr, Mn, Co и Cu отмечены в пробах мха, отобранных вблизи г. Череповец, которые подвержены влиянию аэротехногенного загрязнения окружающей среды выбросами металлургического комбината «Северсталь». Высокое обогащение сфагновых мхов Вологодской обл. Pb, Zn, Sb, Ag и Cd связано в основном с осаждением аэрозольных частиц, поступивших в исследуемый район в результате дальнего атмосферного переноса от многочисленных источников. Радиоактивность  $^{137}\text{Cs}$  в изученных пробах находится на фоновом для Северной Европы уровне (Шевченко *и др.*, 2012).

Таким образом, атмосферный перенос способствует переносу химических элементов, их поступлению на поверхность болотных массивов и их обогащению, однако, эти распределения (по всей видимости) имеют достаточно равномерный характер для ло-

кальных территорий (включая отдельные водно-болотные угодья, их части и водные объекты, входящие в их состав).

### 3.3. Болотные воды

Болотные воды являются средой обитания для гидробионтов, и их физико-химический состав во многом определяет разнообразие, структуру, динамику и количественные показатели различных групп живых организмов.

Наши исследования физико-химического состава болотных вод проводились на разных типах водных объектов в центральной части Вологодской обл.: бол. Шиченгское и бол. Алексеевское-1 (Филиппов, 2014а; Philippov, Yurchenko, 2020). Ниже изложены материалы, собранные в течение вегетационных сезонов 2012–2014 гг. на четырёх типах болотных водоёмов и водотоков бол. Шиченгское: болотный ручей, проточная топь, моховая мочажина, центральное и краевое болотные озёра (оз. Шиченгское и Полянок). Результаты анализов, выполненных в Аккредитованной испытательной лаборатории ФГБУ ГЦАС «Вологодский», приведены в обобщённой форме ниже (Таблица 3.5 и Таблица 3.6), а также в полном объёме в «статье о данных» (Philippov, Yurchenko, 2020).

Таблица 3.5 – Усреднённые значения основных физико-химических параметров болотных вод разнотипных водных объектов (май–сентябрь 2012–2014 гг.)

Параметры	Р		Т		М	
	ср.*	мин.–макс.	ср.	мин.–макс.	ср.	мин.–макс.
Температура, °С	13,2	9–17	15,0	9–21	17,5	11–24
Цветность, градусы	285,3	136,5–368,5	272,3	153,0–403,0	110,1	74,6–139,0
Минерализация, мг/л	175,5	49,4–302,7	157,1	90,5–314,8	145,2	84,5–242,3
рН	6,35	5,6–6,9	5,42	4,9–5,8	4,25	3,9–4,9
Перманганатная окисляемость, мгО/л	50,9	5,6–82,4	64,9	27,2–84,0	50,1	19,6–88,0
Карбонаты, мг/л	83,7	9,0–237,0	31,8	6,0–78,0	11,3	3,0–30,0
<i>Содержание ионов, мг/л</i>						
Марганец	0,224	0,014–0,75	0,361	0,16–0,79	0,037	<0,01–0,036
Железо общее	2,24	0,41–6,20	7,01	1,38–16,90	0,16	0,045–0,23
Нитрат-ион	0,37	0,2–0,6	0,48	0,2–1,1	0,42	0,1–1,1
Фосфаты	0,51	<0,05–3,25	0,25	<0,05–1,51	0,07	<0,05–0,19
Хлориды	<10	<10	<10	<10	<10	<10
Сульфаты	<10	<10–10,5	<10	<10	<10	<10–17,5

*Примечание.* Средние значения параметров рассчитаны на основании 11 измерений для каждого типа водоёмов. Содержания хлоридов и сульфатов приводится на основании трёхкратной повторности (измерения 2012 и 2014 гг., соответственно). Водные объекты: Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – сфагновая мочажина.

Рассмотрим основные физико-химические параметры болотных вод разных типов водных объектов бол. Шиченгское более подробно (по: Филиппов, 2014а, с доп.).

Температура болотных вод с мая по сентябрь изменяется в значительных пределах:

от +9 до +24°C и зависит, прежде всего, от особенностей болотных водных объектов, уровня солнечной радиации, испарения, теплообмена с атмосферой (см., например, Тюремнов, 1928; Романов, 1953б, 1962; Калюжный, 1979; Чесноков, Юдина, 1982). В течение вегетационного сезона в целом и в отдельные месяцы в частности температура болотных вод на бол. Шиченгское увеличивается в ряду ручей – топь – мочажина. Межгодовые различия в зафиксированных значениях температуры подчиняются этой же закономерности. Наиболее тёплые воды (в виду лучшей прогреваемости поверхности) характерны для сфагновых мочажин (от +14...+16°C в мае до +11...+13°C в сентябре; в среднем за сезон составляя +16,2...+17,3°C). Чуть более прохладные воды (в связи с наличием участков с выходом грунтовых вод) зафиксированы в топи (от +13...+15°C в мае до +9...+12°C в сентябре; в среднем за сезон – +13,8...+15,3°C). И самые холодные воды (облесённость долины, наличие течения значительную часть сезона) наблюдались в ручье (от +9...+11°C в мае до +9...+12°C в сентябре; в среднем за сезон – +12,6...+13,3°C). Наиболее высокие температуры болотных вод зарегистрированы для всех типов внутриболотных водоёмов – ручей (+16...+17°C), топь (+18...+19°C), мочажина (+22...+23°C), озеро (+24°C) – в июле.

Таблица 3.6 – Усреднённые значения основных физико-химических параметров болотных вод разнотипных водных объектов (июль 2012–2014 гг.)

Параметры	Водный объект				
	Ш	П	Р	Т	М
Температура, °С	23,5	26	16,3	18,3	23,0
Цветность, градусы	114,7	63,4	329,8	339,0	127,1
Минерализация, мг/л	124,0	122,9	218,9	222,7	181,8
рН	6,8	7,2	6,6	5,5	4,2
Перманганатная окисляемость, мгО/л	31,3	22,4	69,9	70,5	57,5
Карбонаты, мг/л	15,0	60,0	104,0	56,0	13,6
<i>Содержание ионов, мг/л</i>					
Марганец	0,035	<0,01	0,351	0,407	0,029
Железо общее	0,3	0,1	3,77	13,2	0,21
Нитрат-ион	0,27	2,60	0,33	0,38	0,38
Нитрит-ион	0,152	0,035	–	–	–
Фосфаты	0,11	<0,05	0,27	0,17	0,06
Хлориды	7,6	14,2	<10	<10	<10
Сульфаты	15,0	<10	<10	<10	<10

*Примечание.* Средние значения параметров для топи, ручья, мочажин рассчитаны на основании трёх лет измерений, для оз. Шиченгского – двух лет (2012 и 2014 гг.), для оз. Полянок и для хлоридов и сульфатов приводятся результаты однократного измерения. Условные обозначения: Ш – оз. Шиченгское, П – оз. Полянок, Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – сфагновая мочажина. Прочерк (–) – анализ не проводился.

**Цветность.** Окраска воды в тот или иной цвет свойственна всем поверхностным водам, отличается в разных типах водных объектов болот и в пределах вегетационного

сезона. По классификации природных вод по величине цветности (Фортунатов, 1959) болотные воды мочажин относятся к мезополигумозной и полигумозной группе; оз. Шиченгское – полигумозной, топи и ручья – ультраполигумозной<sup>30</sup>. Высокая цветность внутриболотных водных объектов связана с повышенным содержанием гуминовых и фульвовых кислот и соединений железа (Шурова *и др.*, 2009), которые в свою очередь влияют на состав и развитие планктона (Харкевич, 1953, 1958; Попова, 1954).

Значения цветности болотных вод в течение сезона колеблются в широких пределах (от 74,6 до 432,2 градусов): в топи – 153–328, в мочажине – 74–127, в ручье – 136–432. Закономерно наиболее цветные воды наблюдаются в июле (интенсивная транспирация растениями воды, естественное испарение с поверхности болота), а низкие показатели цветности в начале и в конце вегетационного сезона связаны с обводнением значительной части болота после таяния снега и с разбавлением собственно болотных вод атмосферными осадками.

Общая минерализация воды указывает на количество растворённых минеральных веществ, прежде всего основных ионов (гидрокарбонатов, сульфатов, хлоридов, кальция, магния, калия, натрия). Минерализация болотных вод бол. Шиченгское изменяется от 49,4 до 314,8 мг/л и увеличивается в ряду: озёра (124 мг/л) – мочажина (145 мг/л) – топь (157 мг/л) – ручей (175 мг/л). Согласно классификации пресных вод (Алекин, 1970) полученные значения относятся к трём группам: очень малой (менее 100 мг/л), малой (100–200) и средней (200–500) минерализации. При этом, в усреднённом варианте (без разделения на типы) воды бол. Шиченгское имеют малую минерализацию.

В течение сезона показатель минерализации изменяется в широких пределах, однако, имеет строгую зависимость, прежде всего, от объёмов водного питания болотного массива и температуры воздуха. В конце весны – начале лета велико влияние талых вод, поэтому болотные воды очень мало и мало минерализованы (49,4–114 мг/л). В июле–августе минерализация достигает высоких значений (127,5–314,8 мг/л), а в начале осени (с увеличением количества осадков и уменьшением температуры окружающей среды) – снова уменьшается (86,3–302,7 мг/л).

Водородный показатель (рН) поверхностных вод бол. Шиченгское изменяется в существенных пределах (от 3,9 до 7,2): мочажина (4,25), топь (5,42), ручей (6,35), центральное болотное озеро (6,8) и краевое болотное озеро (7,2). Наибольшее влияние на

<sup>30</sup> Здесь и далее в этом разделе данные приводятся в виде среднего арифметического ± ошибка среднего.

pH болотных вод оказывают сфагновые мхи (Елина *и др.*, 1984; Максимов, 1991 и др.). Их проективное покрытие, активность и роль увеличивается в ряду болотное озеро – ручей – топь – мочажина. По активной реакции среды в зависимости от концентрации водородных ионов болотные воды в мочажинах относятся (по: Никаноров, 1989) к кислой группе вод, в топях и ручьях – к слабокислой, а во внутриболотных озёрах – к нейтральной. В течение вегетационного сезона колебания pH болотных вод невелики для всех типов анализируемых водных объектов.

Перманганатная окисляемость болотных вод достигает высоких величин и варьирует в зависимости от типологии водных объектов и сезонной динамики от 5,6 до 88,0 мгО/л. Наименьшие средние значения зарегистрированы для озёр (Полянок – 22,4 и Шиченгское – 22,6 мгО/л), наибольшие – в топи (64,9 мгО/л). Несколько меньшие средние значения были зафиксированы в мочажине и ручье (50,1 и 50,9 мгО/л, соответственно). Наиболее высокие показатели перманганатной окисляемости характерны для июля–сентября, что свидетельствует об увеличении интенсивности продукционных процессов внутри болотных водоёмов/водотоков во второй половине лета и начале осени.

Ионный состав болотных вод верховых болот формируется почти исключительно за счёт атмосферных осадков и происходящих во внутриболотных водных объектах биохимических процессов. В краевых структурах ионный состав во многом зависит от подстилающих пород, типов прилегающих участков и от близости грунтовых вод. Результаты анализов болотных вод бол. Шиченгское на содержание некоторых ионов представлены также в Таблицах 3.5 и 3.6.

Карбонаты. Содержание карбонатов в поверхностных водах болота колеблется в широком диапазоне в течение всего вегетационного периода и во всех типах водных объектов: моховая мочажина (11,3 мг/л), центральное болотное озеро (15 мг/л), топь (31,8 мг/л), ручей (83,7 мг/л). Низкие значения карбонатов в водах мочажин обусловлены их исключительно атмосферным питанием, а более высокая концентрация в топи и ручье связана с наличием выходов грунтовых вод. Именно наличие последних вокруг оз. Полянок создают условия для повышенной концентрации карбонатов в данном водоёме (60 мг/л). Наибольшее содержание карбонатов в болотных водах отмечается, как правило, в июле и августе.

Марганец. Содержание ионов марганца в болотных водах варьировало от 0,009 до 0,79 мг/л. Наименьшие средние значения характерны для сфагновой мочажины

(0,037 мг/л) и болотных озёр (0,01–0,035 мг/л). Намного выше содержание марганца в топи и ручье (0,361 и 0,224 мг/л, соответственно). Концентрация марганца в пределах сезона наиболее сильно изменяется в ручье (от 0,014 до 0,75 мг/л). Наибольшие значения во всех типах водных объектов зафиксированы в июле и августе.

Железо общее во внутриболотных водных объектах меняется в очень широких пределах (от 0,08 до 16,9 мг/л) и его содержание увеличивается в ряду: мочажина (0,16 мг/л), ручей (2,24 мг/л), топь (7,01 мг/л). Невысокая концентрация общего железа зафиксирована в болотных озёрах (Полянок – 0,01 мг/л и Шиченгское – 0,3 мг/л). Чаще всего наибольшие значения содержания железа в болотных водах в течение сезона характерны для июля.

Нитрат-ион. Содержание нитрат-иона в болотных водах колебалось незначительно (от 0,2 до 1,1 мг/л) (за исключением оз. Полянок – 2,6 мг/л) и для разных типов водных объектов болота составляла следующие значения: центральное болотное озеро (0,4 мг/л в 2012 г.), ручей (0,42±0,13), мочажина (0,48±0,36), топь (0,58±0,4). Несколько более низкие величины были зафиксированы в 2013 г.: ручей (0,34±0,06), топь (0,45±0,05), мочажина (0,47±0,12). В отличие от большинства других анализируемых ионов, наибольшие концентрации нитрат-иона во всех типах гидрологических объектах характерны не для июля, а для июня и августа.

Нитрит-ион. Сведения о содержании нитрит-иона удалось получить лишь для болотных озёр – Шиченгское (0,053 и 0,25 мг/л) и Полянок (0,035 мг/л).

Фосфаты. В водных объектах болот содержание фосфатов невелико (0,04–3,25 мг/л) и оно увеличивается в ряду: мочажина (0,07 мг/л), болотные озёра (до 0,11 мг/л), топь (0,25 мг/л), ручей (0,51 мг/л). В течение вегетационного сезона концентрация фосфатов в водах изменялась незначительно. Лишь в августе в ручье и топи наблюдается значительное повышение содержания фосфатов (3,25 и 1,51 мг/л, соответственно).

Хлориды в болотных водах абсолютно всех исследуемых типов водных объектов и в пределах всего вегетационного сезона практически отсутствуют (<10 мг/л). Это связано с почти полным отсутствием грунтового питания на верховых участках болота. Однако, на оз. Полянок, окружённом евтрофными ключевыми болотными участками, воды содержат 14,2 мг/л хлоридов.

Сульфаты. Содержанию сульфатов в болотных водах всех изученных водных объектов было ниже 10 мг/л, за исключением лишь проб из оз. Шиченгское (15 мг/л).



На верховых болотах физико-химический состав болотных вод существенно отличается в разных типах внутриболотных водных объектов и меняется в пределах вегетационного сезона. При исследовании гидрохимических характеристик четырёх разнотипных внутриболотных водных объектов бол. Шиченгское удалось зафиксировать некоторые тенденции. Так в ряду ручей – топь – мочажина увеличивается температура и уменьшается цветность, общая минерализация, водородный показатель (рН), содержание карбонатов, марганца, общего железа, фосфатов. Значения физико-химических параметров внутриболотного озера Шиченгское, как правило, близки к значениям таковых для мочажин и/или реже для проточных топей. Во всех типах водных объектов зафиксированы высокие величины перманганатной окисляемости болотных вод и крайне низкие значения содержания хлоридов и фосфатов. Значения большинства анализируемых физико-химических параметров колеблется в течение вегетационного сезона и, как правило, достигают наибольших величин в июле–августе. Межгодовая динамика гидрохимического состава болотных вод верхового болота, скорее всего, зависит от объёмов водного питания и температуры окружающей среды.

### 3.4. Простейшие

Простейшие встречаются в разных типах водных объектов болот, их распространение связано, прежде всего, с условиями и характеристиками микроместообитаний. Немногочисленные материалы о простейших, обнаруженных на бол. Шиченгское, были представлены в ряде работ (Прокина *и др.*, 2016; Филиппов, Леонов, 2017; Prokina *et al.*, 2017a; Prokina, Philippov, 2018; Philippov *et al.*, 2021) и обобщены в этом разделе. В Таблице 3.7 приведён состав простейших 5 типов водных объектов модельного болота.

Таблица 3.7 – Простейшие разнотипных водных объектов бол. Шиченгское

Таксон	Водный объект				
	Ш	Р	Т	М	Оз
<b>АМОЕВОЗОА</b>					
<i>Arcella artocrea pseudocatinus</i> Deflandre, 1928	–	–	+	–	–
<i>Arcella bathystoma</i> Deflandre, 1928	–	–	–	+	–
<i>Arcella catinus</i> Penard, 1890	–	+	–	–	–
<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg, 1843 aggr.	–	–	+	–	–
<i>Arcella mitrata spectabilis</i> Deflandre, 1928	–	–	+	–	–
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg, 1838) Stein, 1857	–	+	–	–	–
<i>Cyclopyxis arcelloides</i> (Penard, 1902) Deflandre, 1929	–	–	+	–	–
<i>Diffugia globulosa</i> Dujardin, 1837	–	–	+		–
<i>Heleopera petricola</i> Leidy, 1879	–	–	+	+	–
<i>Heleopera sphagni</i> Leidy, 1874	–	–	–	+	–
<i>Hyalosphenia cuneata</i> Stein, 1857	–	–	–	+	–

Таксон	Водный объект				
	Ш	Р	Т	М	Оз
<i>Hyalosphenia elegans</i> Leidy, 1879	-	-	+	-	-
<i>Hyalosphenia papilio</i> Leidy, 1879	-	-	+	+	-
<i>Hyalosphenia penardi</i> Lauterborn, 1908	-	+	-	-	-
<i>Nebela bigibossa</i> Penard, 1890	-	-	+	-	-
<i>Nebela dentistoma</i> Penard, 1890	-	+	+	-	-
<i>Nebela marginata</i> Penard, 1902	-	-	+	-	-
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909	-	-	-	+	-
<b>OPISTHOKONTA</b>					
<i>Codonosiga botrytis</i> Kent, 1880	+	+	-	-	-
<i>Codonosiga furcata</i> Kent, 1880	-	+	-	-	-
<i>Monosiga</i> sp.	-	+	-	-	-
<i>Salpingoeca amphoridium</i> Clark, 1868	+	-	-	-	-
<i>Salpingoeca clarki</i> Stein, 1878	+	-	-	-	-
<b>SAR</b>					
<i>Bicosoeca exilis</i> Penard, 1921	+	-	-	-	-
<i>Spumella</i> sp. 1	-	+	+	-	+
<i>Ciliophrys infusionum</i> Cienkowsky, 1876	-	+	-	-	-
• <b>Rhizaria</b> Cavalier-Smith 2002					
<i>Cercomonas</i> aff. <i>agilis</i> (Moroff, 1904)	-	-	+	-	-
<i>Cercomonas ovatus</i> (Klebs, 1892)	+	-	-	-	-
<i>Cercomonas</i> sp.	-	-	-	-	+
<i>Allantion tachyploon</i> Sandon, 1924	-	+	-	-	+
<i>Allapsa</i> sp. 1	+	-	-	-	-
<i>Bodomorpha</i> sp. 1	-	-	-	+	-
<i>Bodomorpha</i> sp. 2	-	-	+	+	-
<i>Neoheteromita</i> sp.	+	-	-	-	-
<i>Sandona</i> sp. 1	-	-	-	+	-
<i>Sandona</i> sp. 2	-	-	-	+	-
<i>Teretomonas rotunda</i> Howe et al., 2009	+	-	-	-	-
<i>Spongomonas uvella</i> Stein, 1878	-	+	+	+	-
<i>Thaumatomonas seravini</i> Mylnikov et Karpov, 1993	+	+	-	-	-
<i>Massisteria</i> sp.	+	+	-	-	+
<i>Assulina muscorum</i> Greeff, 1888	-	-	-	+	-
<i>Assulina seminulum</i> (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879	-	-	+	-	-
<i>Placocista spinosa</i> (Carter, 1865) Leidy, 1879	-	-	-	+	-
<i>Cyphoderia compressa</i> Golemansky, 1979	-	-	+	-	-
<i>Euglypha anodonta</i> Bonnet, 1960	-	+	-	-	-
<i>Euglypha compressa</i> Carter, 1864	-	-	-	+	-
<i>Euglypha cristata</i> Leidy, 1879	-	-	+	-	-
<i>Euglypha hyalina</i> Couteaux, 1978	-	-	+	-	-
<i>Euglypha scutigera</i> Penard, 1911	-	-	+	-	-
<i>Gymnophris cometa</i> (Cienkowski, 1876)	+	-	-	-	-
<i>Microcometes paludosa</i> Cienkowski, 1876	+	-	-	-	-
<i>Helkesimastix faecicola</i> Woodcock et Lapage, 1914	-	-	-	+	-
<b>EXCAVATA</b>					
<i>Histiona aroides</i> Pascher, 1943	-	+	-	-	-
<i>Reclinomonas americana</i> Flavin et Nerad, 1993	-	+	-	-	-
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Duajrdin, 1841)	+	-	-	-	-
<i>Notosolenus apocamptus</i> (Stokes, 1884)	-	-	+	-	-
<i>Peranema</i> sp. 1	+	-	-	-	-
<i>Peranema</i> sp. 2	+	-	-	-	-
<i>Petalomonas</i> sp.	+	+	-	-	-

Таксон	Водный объект				
	Ш	Р	Т	М	Оз
<i>Ploeotia obliqua</i> (Klebs, 1893)	+	–	–	–	–
<i>Ploeotia punctata</i> Larsen et Patterson, 1990	+	–	–	–	–
<i>Dimastigella mimosa</i> Frolov, Mylnikov et Malysheva, 1997	–	+	–	–	–
<i>Neobodo designis</i> (Skuja, 1948)	+	+	–	–	+
<i>Rhynchobodo armata</i> Brugerolle, 1985	+	+	–	–	–
<i>Rhynchomonas nasuta</i> (Stokes, 1888)	+	+	–	–	+
<i>Bodo saltans</i> Ehrenberg, 1932	+	+	+	+	+
<b>Incertae sedis EUKARYOTA</b>					
<i>Ancyromonas sigmoides</i> Kent, 1880	+	+	+	+	+
<i>Amastigomonas caudata</i> Zhukov, 1975	–	+	–	–	–
<i>Goniomonas truncata</i> (Fresenius, 1858)	+	+	–	–	+
<i>Acanthocystis lyra</i> Gerasimova et Plotnikov, 2016	–	+	–	–	–
<i>Acanthocystis turfacea</i> Carter, 1863 (ssp. <i>viridis</i> ; ssp. <i>gigas</i> )	–	+	+	–	–
<i>Polyplacocystis ambigua</i> (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996	–	–	+	–	–
<i>Pterocystis pinnata</i> (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988	–	+	–	–	–
<i>Pterocystis tropica</i> (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988	–	+	–	–	–
<i>Raineriophrys echinata</i> (Rainer, 1968) Mikrjukov, 2000	–	–	–	+	–
<i>Raineriophrys raineri</i> (Siemensma et Roijackers, 1988) Mikrjukov, 1996	–	–	+	–	–
<i>Raphidiophrys intermedia</i> Penard, 1904	–	–	+	–	–
<b>Всего</b>	<b>24</b>	<b>29</b>	<b>27</b>	<b>18</b>	<b>9</b>

Примечание. Водные объекты: Ш – болотное озеро (оз. Шиченгское), Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – сфагновая мочажина, Оз – болотное (вторичное) озерко.

На данный момент на бол. Шиченгское зафиксирован 91 вид простейших, из них именно в разных типах водных объектов – 77 (АМОЕВОЗОА – 18, ОРИСТНОКОНТА – 5, SAR – 29, EXCAVATA – 14, Insertae sedis EUKARYOTA – 11). Большая часть обнаруженных видов впервые приводится для Вологодской обл. впервые (см. Приложение В). Видовое богатство уменьшается от первичных болотных водных объектов (ручей – 29 видов, оз. Шиченгское – 24) к вторичным (топь – 27, мочажина – 18, вторичное болотно озерко – 9). Вероятно, это связано с изменением гидрохимического состава (воды становятся более цветными, маломинерализованными, значительно более кислые).

Анализируемые протистофауны имеют между собой низкое сходство ( $K_j=0,07-0,26$ ). При этом они чётко разделились на две группы: объекты с постоянно открытой водной поверхностью или типичные водные объекты болот (озеро, озерко, ручей;  $K_j=0,22-0,26$ ) и объекты с временно открытой водной поверхностью или смешанные водные объекты болот (топь, мочажина;  $K_j=0,15$ ). Обе эти группы между собой практически не имеют сходства ( $K_j=0,07$ ), что во многом связано с тем, что 59 таксонов уникальны (зафиксированы лишь в одном типе). Обнаружено всего 2 вида (*Bodo saltans* и *Ancyromonas sigmoides*), встречающихся во всех 5 типах объектов и ещё 6 (*Spumella* sp., *Thaumatomonas seravini*, *Assulina muscorum*, *Neobodo designis*, *Rhynchomonas nasuta*,

*Goniomonas truncata*) – в трёх разных типах. Ниже рассмотрим разные группы простейших (тестации, жгутиконосцы, солнечники) бол. Шиченгское более подробно.

Раковинные амёбы. На бол. Шиченгское обнаружен 41 вид раковинных амёб (АМОЕВОЗОА – 29, SAR (Rhizaria) – 12), причём непосредственно в его водных объектах – 27 (АМОЕВОЗОА – 18, SAR (Rhizaria) – 9) (Филиппов, Леонов, 2017). Данные о видовом богатстве тестаций были получены при анализе проб 15 видов сфагновых мхов, имеющих различный диапазон экологических предпочтений (по богатству водно-минерального питания) и, соответственно, предпочитающих в качестве основных местообитаний разные типы болотных участков (Таблица 3.8).

Исследования показали, что в куртинах сфагновых мхов обнаружено от 0 до 14 (в среднем 5) видов раковинных амёб. На основании расчётов коэффициента сходства Съеренсена-Чекановского (Новаковский, 2004) можно утверждать, что каждый вид сфагнового мха формирует свои специфические условия, как среды обитания тестаций [ $K_{sc}=0,07-0,40(0,75)$ ] (Рисунок 3.4). Наиболее сильное сходство ( $K_{sc}=0,75$ ) между *Sphagnum angustifolium* и *S. fallax*, вероятно, можно объяснить схожей морфологией (относятся к одной секции *Cuspidata*) и близкими экологическими предпочтениями.

Таблица 3.8. Раковинные амёбы в сфагновых мхах различных болотных участков

Болотный участок	Элемент микрорельефа	ЭГ*	№ п/п	Вид мха	Количество видов		
проточная топь	межкочья и мочажины	М	1	<i>Sphagnum fallax</i>	4	12	16
			2	<i>Sphagnum flexuosum</i>	10		
		О	3	<i>Sphagnum majus</i>	8	8	
грядово-мочажинные комплексы	кочки	О	4	<i>Sphagnum angustifolium</i>	4	14	22
			5	<i>Sphagnum rubellum</i>	11		
	гряды		6	<i>Sphagnum fuscum</i>	3	7	
			7	<i>Sphagnum divinum</i>	4		
	мочажины		8	<i>Sphagnum balticum</i>	9	9	
9		<i>Sphagnum cuspidatum</i>	0				
долинно-ручьевого комплекс	ковёр	Е	10	<i>Sphagnum squarrosum</i>	5	5	5
облесённая окрайка	кочки	М	11	<i>Sphagnum centrale</i>	14	19	19
			12	<i>Sphagnum girgensohnii</i>	1		
			13	<i>Sphagnum riparium</i>	2		
			14	<i>Sphagnum russowii</i>	6		
			15	<i>Sphagnum wulfianum</i>	2		

Примечание. ЭГ – экологическая группа по свойствам субстрата (по: Елина и др., 1984; Максимов, 1991): Е – евтрофный, М – мезотрофный, О – олиготрофный. Номер (№ 1–15) – условные обозначения для Рисунка 3.4.

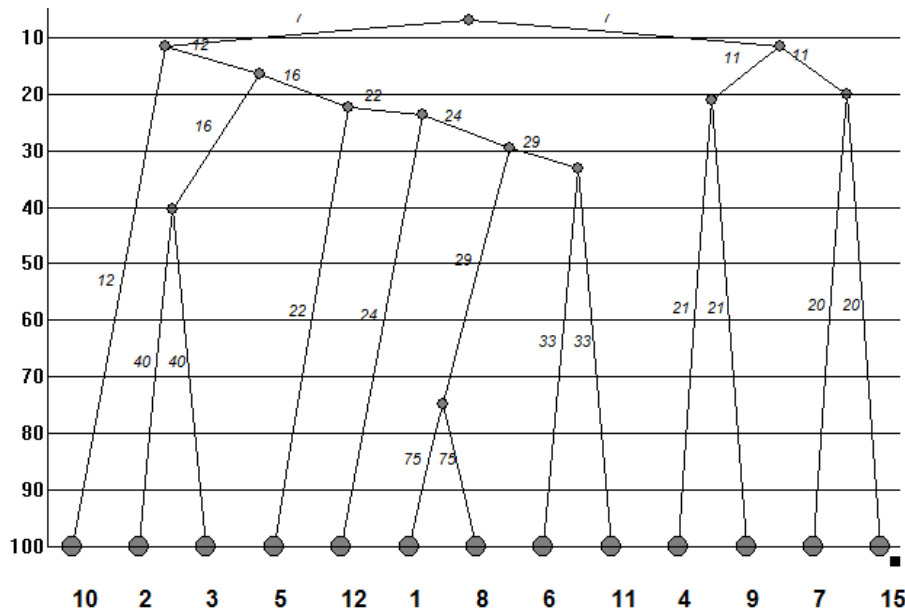


Рисунок 3.4. Дендрограмма сходства сообществ раковинных амёб

Примечание. По горизонтальной оси отмечены сфагновые мхи (см. сокращения в Таблице 3.8), по вертикальной – значения коэффициента Сьёренсена-Чекановского (в %).

Наибольшее количество видов (22) обнаружено на олиготрофных участках болота в рамках кочковато-мочажинных и грядово-мочажинных болотных комплексов: кочки – 14, гряды – 7, шейхцеригово-сфагновые мочажины – 9. В сильнообводнённых мочажинах (с доминированием *Sphagnum cuspidatum*) раковинных амёб не обнаружено. В выжимках сфагновых мхов, растущих в межкочьях проточной топи, зафиксировано 16 видов, из которых 2 вида обнаружены только в дернинах *Sphagnum fallax* (*Hyalosphenia elegans*, *Nebela dentistoma*), 5 – *S. flexuosum* (*Diffugia globulosa*, *Cyphoderia compressa*, *Euglypha cristata*, *E. hyalina*, *E. scutigera*) и 4 – *S. majus* (*Arcella artocrea pseudocatinus*, *A. mitrata spectabilis*, *Nebela bigibossa*, *N. marginata*). Лишь один вид (*Hyalosphenia papilio*) был отмечен в куртинах основных доминирующих в топях видов сфагновых мхов, ещё 4 таксона (*Arcella discoidea* aggr., *Cyclopyxis arcelloidea*, *Assulina seminulum*, *Heleopera petricola*) встречены в нескольких видах сфагнов. На облесённых окрайках болота и заболоченных краях внутриболотных островов обнаружено 19. Меньше всего видов (5) выявлено для белокрыльниково-сфагновых (*Sphagnum squarrosum*) ценозов по краям и урезу воды болотного ручья.

В целом, за счёт локальных микроусловий фитоценоза и влияния сфагновых мхов (как ключевых видов) в разных типах болотных участков (включая разные типы болотных водных объектов) формируется собственный состав тестаций, а общее их богатство уменьшается при увеличении обводнения и закисления среды.

Гетеротрофные жгутиконосцы. На бол. Шиченгское (по материалам съёмки 2015 г.) обнаружено 42 таксона (из них 29 определены до вида, остальные – до рода) гетеротрофных жгутиконосцев (OPISTHOCONTA – 5, SAR – 20, EXCAVATA – 14, Inserta

sedis EUKARYOTA – 3). В каждом типе внутриболотных водных объектов формируется свой определённый состав. Так, в первичных водных объектах выявлено наибольшее количество гетеротрофных нанофлагеллят: внутриболотное оз. Шиченгское – 24, болотный ручей – 20. Только в ручье (в пределах данного болота) обнаружено 7 видов (*Codonosiga furcata*, *Monosiga* sp., *Ciliophrys infusionum*, *Histiona aroides*, *Reclinomonas americana*, *Dimastigella mimosa*, *Amastigomonas caudata*). Во вторичных болотных объектах отмечено значительно меньше видов: болотное озерко – 9, межкочья проточной топи и сфагновые мочажины – по 7. Лишь в топи отмечены *Cercomonas* aff. *agilis* и *Notosolenus apocamptus*. Во многом высокое учётное количество видов первичных внутриболотных водных объектов объясняется более благоприятными гидрохимическими условиями (см. раздел 3.3) и бóльшим разнообразием экологических ниш в пределах них. Низкое выявленное видовое богатство в пробах из вторичных по происхождению объектов, по всей видимости, связано прежде всего со средообразующей ролью сфагновых мхов (уменьшение объёмов свободной воды, повышение степени зарастания объектов, увеличение кислотности среды), что позволяет в большей мере развиваться ползающим/прикреплённым бентосным организмам, которые могут быть обнаружены в планктоне лишь на непродолжительной расселительной стадии жизненного цикла, но в основном связаны с субстратом. Схожие выводы были получены нами и при анализе материалов с других болот Севера Европейской России и Кавказа (Прокина и др., 2016, 2017; Прокина, Мыльников, 2017; Прокина, Филиппов, 2017; Prokina, Philippov, 2021).

Солнечники. Из 13 видов центрохелидных солнечныхников, обнаруженных на болотах Вологодской обл., на бол. Шиченгское зафиксировано 8, в том числе один (*Pterocystis tropica*) – новый для протистофауны России [был обнаружен нами также в Архангельской обл. и Карелии]. Эти виды (за исключением *Acanthocystis turfacea*) в целом редки на болотах севера Европейской России (отмечались лишь в единичных пробах). Большинство видов (кроме недавно описанного *Acanthocystis lyra*) является космополитами. Солнечники предпочитают пресные воды, хотя *Acanthocystis turfacea* и *Pterocystis pinnata* можно считать эвригалинными (ранее были обнаружены в морских и солёных континентальных водах) (Vørs, 1992; Леонов, 2010, 2012 и др.).

Отдельные типы болотных водных объектов модельного болота различались по составу комплексов солнечныхников. Так наибольшие значения (7 видов) зафиксированы в минеротрофных условиях (ручей и проточная топь – по 4), тогда как в омбротрофных

сфагновых мочажинах – лишь 1 (*Raineriophrys echinata*). Схожие значения (2–9 видов, в среднем 4,1) зафиксированы и для других типов водных объектов болот Севера Европейской России (Prokina *et al.*, 2017). Низкое видовое богатство моховых мочажин может быть обусловлено олиготрофным характером их фитоценозов в целом, а также значительной ролью сфагновых мхов (достигающих проективного покрытия в 90–95%), низкими значениями pH (4,2–5,5), отсутствием течения, небольшими глубинами, быстрым прогреванием вод, что благотворно влияет на развитие планктоценозов (Филиппов, 2014a; Зайцева *и др.*, 2016; Стройнов и Филиппов, 2017a). Минеротрофные болотные водные объекты, по-видимому, имеют наиболее благоприятные для солнечников условия среды, по сравнению с омбротрофными. Так, они характеризуются более нейтральными водами (pH=5,1–6,6), наличием проточности и открытых участков воды и евтрофным характером фитоценозов. При этом солнечники в минеротрофных условиях, как правило, присутствуют в придонном детрите, а не в толще воды (Prokina *et al.*, 2017). В целом, наши исследования солнечников подтверждают тезис об уменьшении количества видов простейших при переходе от первичных водных объектов болот к вторичным.

В целом болота создают условия для обитания значительно количества видов простейших. Наши исследования показали, что из 91 вида простейших, зафиксированных в различных биотопах в пределах бол. Шиченгское, в болотных водных объектах обнаружено 77. В биоценозах отдельных типов объектов болота отмечается от 9 до 27 таксонов. Видовое богатство уменьшается от первичных объектов к вторичным, что объясняется более благоприятными гидрохимическими условиями и большим разнообразием экологических ниш в пределах первичных водных объектов и значительной ролью сфагновых мхов в изменении среды обитания во вторичных (уменьшение объёмов свободной воды, повышение степени зарастания, увеличение кислотности среды).

### **3.5. Макрофиты**

#### **3.5.1. Флора высших растений болота**

Макрофиты являются структурообразующим компонентом болот всех типов (включая многие типы болотных гидрографических объектов). В разделе рассмотрена флора высших растений (сосудистые растения, мхи, печёночники) и дан её краткий таксономический и типологический анализ.

### 3.5.1.1. Сосудистые растения

Представленные в этой части раздела результаты обобщены в специальной статье (Филиппов, 2015ж), базирующейся на оригинальных исследованиях с учётом ряда рукописных (Воробьев и др., 1987; Филиппов, 2004а) и опубликованных (Бобровский и др., 1993; Смирнов, 2002; Евграфова, 2004; Филиппов, 2004б, 2005б, 2007в, 2013а, 2014б, 2015а; Филиппов и др., 2015) источников.

Флора бол. Шиченгское и его гидрографической сети на начало 2022 г. насчитывает 254 вида сосудистых растений, относящихся к 145 родам и 64 семействам. В список включены как аборигенные, так и адвентивные виды. Последних на рассматриваемой территории насчитывается всего три и они характерны для определённых типов местообитаний (*Elodea canadensis* Michx. – стоячие или слаботекущие водоёмы (Орлова, 1993 и др.), *Lycopodiella inundata* (L.) Holub – нарушенные и техногенные биотопы (Чхобадзе, Филиппов, 2013), *Solanum tuberosum* L. – рыбацкие стоянки по берегам малых и крупных озёр), поэтому при анализе мы не делим флору на фракции. Пропорции флоры (Таблица 3.9) выглядят следующим образом: среднее число видов в семействе – 3,969; среднее число родов в семействе – 2,266; среднее число видов в роде – 1,752.

Таблица 3.9 – Богатство и систематическое разнообразие локальной флоры

Флора	Число			Пропорции		
	семейств	родов	видов	в/с	р/с	в/р
Водно-болотное угодье в целом (без учёта островов)	64	145	254	3,969	2,266	1,752
<i>Парциальные флоры</i>						
Окрайки болота	37	68	101	2,730	1,838	1,485
Евтрофные напорного грунтового питания болотные участки	51	100	143	2,804	1,961	1,430
Долинно-ручьевые комплексы	39	57	81	2,077	1,462	1,421
Грядово-мочажинные комплексы	8	14	18	2,250	1,750	1,286
Кочковато-топяные комплексы	17	22	31	1,824	1,294	1,409
Прибрежно-озёрные участки	33	58	88	2,667	1,758	1,517
Водные объекты болота (в целом)	39	66	104	2,667	1,692	1,576
–болотные ручьи	27	35	47	1,741	1,296	1,343
–болотные реки	24	35	44	1,833	1,458	1,257
–мочажины и межкочья проточных топей	13	18	25	1,923	1,385	1,389
–мочажины грядово-мочажинных комплексов	4	8	9	2,250	2,000	1,125
–внутриболотные озёра	29	48	64	2,207	1,655	1,333
Приозёрные сплавины	23	34	39	1,696	1,478	1,147
Антропогенные биотопы	21	38	41	1,952	1,810	1,079
Внутриболотные минеральные острова	22	40	51	2,318	1,818	1,275

*Примечание.* Пропорции флоры: в/с – среднее число видов в семействе; р/с – среднее число родов в семействе; в/р – среднее число видов в роде.



Ведущее положение во флористическом спектре сосудистых растений занимают семейства, содержащие от 7 до 34 видов (Таблица 3.10). Наибольшим видовым богатством отличаются сем. Cyperaceae (34 вида), Poaceae (17), Asteraceae (16), Rosaceae и Salicaceae (по 14), Orchidaceae (11), Ericaceae и Ranunculaceae (по 8), Polygonaceae и Rubiaceae (по 7). На долю десяти ведущих семейств приходится больше половины объёма выявленной флоры (136 видов, 53,54%), что подчёркивает её бореальный характер. Остальные 54 семейства содержат от 1 до 5 видов, из них одновидовых семейств – 25.

Ведущий спектр семейств по родовой насыщенности (Таблица 3.10) включает семейства, содержащие от 4 до 11 родов (67 родов, 46,21%): Asteraceae и Poaceae (по 11), Rosaceae (10), Orchidaceae (7), Cyperaceae и Ericaceae (по 6), Lamiaceae (5), Apiaceae, Polygonaceae и Ranunculaceae (по 4). Подавляющее большинство (49) семейств содержат по 1 или 2 вида.

Таблица 3.10 – Спектр ведущих семейств флоры (видовая и родовая насыщенность)

Семейство	число видов	доля во флоре, %	ранг	число родов	доля во флоре, %	ранг
Cyperaceae	34	13,39	1	6	4,14	5–6
Poaceae	17	6,69	2	11	7,59	1–2
Asteraceae	16	6,30	3	11	7,59	1–2
Rosaceae	14	5,51	4–5	10	6,89	3
Salicaceae	14	5,51	4–5	2	1,38	16–28
Orchidaceae	11	4,33	6	7	4,83	4
Ericaceae	8	3,15	7–8	6	4,14	5–6
Ranunculaceae	8	3,15	7–8	4	2,76	8–10
Polygonaceae	7	2,76	9–10	4	2,76	8–10
Rubiaceae	7	2,76	9–10	1	0,69	29–64
Lamiaceae	5	1,97	12–15	5	3,45	7
Apiaceae	4	1,57	16–20	4	2,76	8–10

На уровне родов наибольшую значимость для водно-болотных ценозов имеют роды *Carex* (26 видов) и *Salix* (13), также довольно высокое разнообразие отмечается для *Galium* (7), *Dactylorhiza* и *Potamogeton* (по 5), *Agrostis*, *Betula*, *Cirsium*, *Dryopteris*, *Eriophorum*, *Juncus* и *Ranunculus* (по 4). Значительная часть родов одно- или двувидовые (105 и 19, соответственно).

При анализе флоры болот большое значение имеет не столько общее количество обнаруженных видов, сколько число видов «верных» болотным местообитаниям (так как не все виды, слагающие болотную флору, можно отнести к преимущественно болотным). По степени «верности» болотным биотопам виды подразделяются на пять групп (по: Braun-Blanquet, 1964). Рассматриваемая флора изобилует случайными, ин-

дифферентными и сопутствующими видами (167 видов, 65,75%). Только 87 таксонов (34,25%) относятся к группе «верных» (=«ядро» флороценотического болотного комплекса; входят виды III, IV, V групп) болотам видов. Низкие значения доли верных видов в целом характерны для болотных флор таёжной зоны (Кузнецов, 1989, 2006; Боч, Смагин, 1993; Лапшина, 2003; Филиппов, 2007а, 2008г и др.) и отражают её малоспецифичность. За счёт выпадения из спектра «случайных» таксонов укрепляется положение сем. Ericaceae, Betulaceae, Droseraceae, Lentibulariaceae, Rubiaceae и ослабляется – Ranunculaceae, Poaceae, Polygonaceae, Asteraceae, Rosaceae.

Для географической структуры изучаемой флоры характерно преобладание видов зонального распространения, с отчётливым бореальным характером. В том числе 138 бореальных (54,33%), 39 бореально-неморальных (15,35%), 2 арктобореальных (0,79%), 19 гипоарктобореальных (7,48%) видов. Из числа оставшихся, 43 вида (16,93%) имеют плюризональное распространение. Доминирование бореальных видов характерно как для флор таёжных болот (Богдановская-Гиенэф, 1946б; Лапшина, 2003; Кузнецов, 2006 и др.), так и таёжной зоны в целом (Толмачев, 1974). По характеру долготного распределения преобладают широко распространённые виды. Наибольшее их число имеют евразийский (49 видов) и евразийско-североамериканский (48) типы ареала. Значительным числом видов представлены также голарктический (36), европейско-западносибирский и евросибирский (по 29), европейский (26) геоэлементы. В целом, во флоре данного болота преобладают бореальные евразийско-североамериканские (29), бореальные евразийские (27), бореальные голарктические (20), бореальные европейские и бореальные евросибирские (по 19) виды, что является отражением её зональных черт.

Анализ экологической структуры флоры по фактору увлажнения показал, что на исследуемом водно-болотном угодье произрастают преимущественно влаголюбивые растения. Во флоре представлен весь спектр от гидро- до мезофитов. Закономерно преобладают гигрофиты (87 видов, 34,25%), однако их доля несколько меньше, чем на собственно болотах (Филиппов, 2007а, 2008г). Доля гидрофильных видов, предпочитающих обводнённые и сильно переувлажнённые местообитания, составляет всего 10,24% (гидрофиты – 17 видов, гигрогидрофиты – 9). Гидрофильная группа соизмерима по количеству видов с мезофильной (115 видов, 45,27% и 113, 44,49%, соответственно). Это обусловлено, прежде всего, тем, что мезофильная группа (гигромезофиты – 52 вида, мезофиты – 61) представлена в основном видами облесённых окраев, евтрофных «ключе-

вых» болот и нарушенных мест. Подавляющая часть «верных» болотам видов (72 видов, 82,76%) принадлежит гигрофильной группе.

Основу ценотического спектра анализируемой флоры сосудистых растений составляют собственно болотные виды (38), прибрежно-болотные (32), болотно-лесные (31), лесные (30), болотно-луговые (26). Заметна роль также опушечно-луговых и опушечно-лесных (по 15) и водных (12) видов. В основном именно виды этих фитоценологических групп придают характерный облик данному водно-болотному угодию. Наличие сорных видов (16) свидетельствует об антропогенном влиянии на изучаемую территорию.

В пределах бол. Шиченгское можно выделить целый ряд типов мест обитаний, характеризующихся своим составом и особенностями структуры флоры. Нами выделено 10 основных парциальных флор, содержащих от 18 до 143 видов (основные количественные показатели и пропорции данных флор приведены в Таблице 3.9).

Наиболее богатыми следует признать евтрофные напорного грунтового питания болотные участки (143 вида или 56,3% флоры). Именно благодаря наличию грунтового питания во флоре ключевых участков болота обнаруживаются многие редкие виды кальцефилы (например, орхидные).

На втором месте по видовому богатству стоит парциальная флора краевых участков болотного массива. На окрайках болота зафиксирован 101 вид сосудистых растений (39,8%). В данную флору попали не только типично болотные виды, но прежде всего лесные, болотно-лесные, опушечно-луговые, болотно-луговые и т.п. На минеротрофных (как правило, облесённых) окрайках встречено в два раза больше видов, чем на олиготрофных (78 против 39).

Замыкает первую тройку прибрежно-озёрная парциальная флора (88 видов, 34,6%). В неё были включены водные и прибрежно-водные растения, а также виды, встреченные в прибрежно-болотной полосе по берегам болотных озёр. Во флоре собственно болотных озёр зафиксировано 64 вида (54 – оз. Шиченгское, 38 – оз. Полянок). Флора травяных и травяно-сфагновых приозёрных сплавин насчитывает 39 видов. Растительный покров изученных сплавин и болотных озёр сходен с таковым, описанным нами ранее на других водоёмах Вологодской обл. (Филиппов, 2013а, 2014б; Садоков, Филиппов, 2017).

Несколько меньше видов (81 и 31,9%, соответственно) обнаружено в болотных ручьях и их долинах. Видовой состав последних во многом сходен с минеротрофными окрайками.

Наиболее специфическими болотными образованиями следует признать кочковато-топяные, формирующиеся в проточных топях, и грядово-мочажинные комплексы. В их составе присутствуют почти исключительно облигатно-факультативные и облигатные болотные виды. В мезо- и мезоолиготрофных условиях топей отмечено больше видов (31), нежели в олиготрофных грядово-мочажинных участках (18).

Бол. Шиченгское и все три болотных озера активно посещаются людьми. Для перемещения по болоту часто используют технику (в основном, самодельные «болотоходы»), которая нарушает целостность травяно-мохового яруса. На данных участках складывается собственный набор видов. Так, на тропах и зарастающих колеях на окрайке болота отмечено 27 видов, почти все из которых являются факультативными видами болотных местообитаний. На берегах озёр и рек ярко антропогенный характер флоры имеют рыбацкие стоянки. На них обнаружен 21 вид. Это, в основном, сорные и прибрежно-сорные, реже прибрежно-болотные, болотно-луговые растения.

В отдельную крупную группу выделены водные объекты болота, состав и структура биоты которых является одним из направлений исследований гидробиологии болот (Филиппов, 2015<sub>2</sub>). В пределах бол. Шиченгское объединённая разных типов внутриболотных водных объектов насчитывает 104 вида сосудистых растений (40,95%): мочажины грядово-мочажинных комплексов – 9 видов, мочажины и межкочья кочковато-топяных комплексов – 25, болотные реки – 44, ручьи – 47, внутриболотные озёра – 64. По мере уменьшения специфичности водного объекта увеличивается видовое богатство и уменьшается количество видов, верных болотным местообитаниям.

В работу включены также материалы обследования внутриболотных минеральных островов. Разумеется, они не являются водными объектами, находятся на минеральных землях и их флору нельзя объединять с флорой всего водно-болотного угодья, однако, острова генетически связаны с болотом, а значит находятся в постоянном с ними взаимодействии. На двух изученных нами островах (Берёзов Остров и Попов Остров) отмечен 51 вид сосудистых растений. Их состав в целом сходен с флорой минеральных островов других болот Европейского Севера России (Галанина, Филиппов, 2014; Галанина *и др.*, 2017<sub>а</sub>).

В пределах бол. Шиченгское выявлено 37 редких и исчезающих видов, внесённых во вторую редакцию Красной книги Вологодской обл. (Суслова *и др.*, 2013; Постановление ..., 2015), из них 14 относятся к категории охраняемых, которые распределены по

статусам редкости следующим образом: виды, находящиеся на грани исчезновения (1/CR/I) – *Saxifraga hirculus*; исчезающие виды – *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (2/EN/I); потенциально уязвимые виды (3/NT/II) – *Dactylorhiza baltica* (Klinge) N.I. Orlova, *Utricularia minor*; *Petasites frigidus* (L.) Fr.; потенциально уязвимые виды (3/NT/III) – *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Carex serotina* Merat, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*; виды, требующие внимания (3/LC/III) – *Carex pseudocyperus*, *Ligularia sibirica*, *Malaxis monophyllos*; недостаточно изученные виды (4/DD/II) – *Oxycoccus microcarpus*. Ещё 24 вида включены в перечень объектов растительного мира Вологодской обл., требующих научного мониторинга их состояния на территории региона: *Betula humilis* Schrank, *B. × intermedia* Thomas, *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo, *D. incarnata*, *D. russowii* (Klinge) Holub, *Daphne mezereum* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Galium triflorum* Michx., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Hydrocharis morsus-ranae*, *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Nymphaea candida*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Potamogeton berchtoldii* Fieber, *P. praelongus* Wulfen, *Rubus arcticus* L., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Salix dasyclados* Wimm., *S. lapponum* L., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Sparganium natans*, *Typha angustifolia*, *Utricularia intermedia*. Две трети охраняемых редких и исчезающих видов (25 таксонов) входят в состав болотного флороценотического комплекса.

Отдельно заметим, что 11 охраняемых и редких видов растений (*Betula humilis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Ligularia sibirica*, *Moneses uniflora*, *Platanthera bifolia*, *Potamogeton berchtoldii*, *P. praelongus*, *Saxifraga hirculus*) были обнаружены только за пределами современных границ регионального ландшафтного заказника «Шиченгский». Учитывая, что наибольшую угрозу ценопопуляциям перечисленных видов представляют рубки облесённых/лесных участков болота и последующая трансформация данных местообитаний, для их сохранения необходимо увеличить площадь заказника, включив в неё облесённые окрайки болота, прежде всего, в восточной части бол. Шиченгское (территория вокруг оз. Полянок и Плакуновское) (более подробно см. Приложение Ж).

### 3.5.1.2. Листостебельные мхи

Материалы о бриофлоре бол. Шиченгское и его окрестностей представлены в ряде публикаций (Филиппов, 2007в, 2013в; Филиппов и др., 2010, 2018; Филиппов, Бойчук, 2012, 2015; Philiprov *et al.*, 2021). Бриофлора данного болота насчитывает 60 видов (20%

бриофлоры Вологодской обл. (Филиппов, 2012a)), относящихся к 35 родам и 21 семейству (Sphagnopsida – 20 видов, Polytrichopsida – 3, Tetraphidopsida – 1, Bryopsida – 36). 90% видов встречены в границах заказника «Шиченгский» (кроме *Calliergon megalophyllum* Mikut., *Campylium stellatum* (Hedw.) С.Е.О. Jensen, *Helodium blandowii* (F. Weber & D. Mohr) Warnst., *Paludella squarrosa*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens*).

На долю 10 ведущих семейств приходится 81,7% видов мхов. Ведущими семействами бриофлоры являются Sphagnaceae (20 видов), Amblystegiaceae, Calliergonaceae, Dicranaceae и Pylaisiaceae (по 4), Hylocomiaceae, Meesiaceae и Polytrichaceae (по 3), Bryaceae и Mniaceae (по 2). Остальные 11 семейств одновидовые. Ведущим родом бриофлоры водно-болотного угодья является *Sphagnum* (20). Остальные роды [кроме *Dicranum* и *Polytrichum* (по 3 вида), *Calliergon* и *Calliergonella* (по 2)] одновидовые.

В составе анализируемой флоры флороценотическое «ядро» формируют 38 видов (63,3%). Сходные пропорции отмечаются и для бриофлор болот других территорий и регионов (Боч, Смагин, 1993; Лапшина, 2003, 2004; Кузнецов, Максимов, 2005; Филиппов, 2008; Бакин, Шафигуллина, 2012).

Для географической структуры бриофлоры характерно преобладание видов, отражающих зональные черты. Преобладают бореальные виды (42), остальные группы представлены небольшим числом таксонов (гемибореальные – 6, плюризональные – 5, гипоарктобореальные – 4, гипоарктические и арктические – 3). Значительная часть видов имеет голарктическое (28) и мультирегиональное (21) долготное распространение. Космополитов и циркумполярных видов относительно немного (8 и 3, соответственно).

Относительное разнообразие условий обитания находит отражение в экологической структуре бриофлоры. Во флоре представлен весь спектр от гидрофитов до мезофитов. Доминируют виды гигрофильной группы (32 вида, 53,3%), причём вклад гидрогигрофитов и гигрофитов практически равный (15 и 17 видов, соответственно). Высока доля мезофитов (21 вид, 35,0%), которые приурочены, как правило, к облесённым окрайкам. Гидрофильная группа представлена слабо (7 видов, 11,7%), что связано со слабым участием мхов в зарастании внутриболотных озёр и болотных водотоков.

По отношению к трофности среды мхи в анализируемой флоре распределились следующим образом: евтрофные (12 видов), евтрофно-мезотрофные (7), евтрофно-олиготрофные (2), мезотрофные (16), мезотрофные-олиготрофные (12), олиготрофные (11). Подобная картина в целом отражает наличие на изучаемой территории значитель-

ного по экологическим условиям спектра биотопов.

В ценотическом спектре преобладают лесо-болотные (18), болотные и лесные (по 14), водно-болотные (10) виды, что закономерно, учитывая значительные площади облесённых болотных участков разных типов и наличие целого спектра болотных водных объектов. Остальные группы (лугово-болотные, водные, гемерофильные) представлены слабо и содержат по 1–2 вида. В сообществах наибольшую роль играют болотные, водно-болотные и лесо-болотные сфагновые мхи, проективное покрытие которых в сообществах на большей части водно-болотного угодья достигает 80–95%. Остальные виды ценотически менее значимы, хотя в отдельных типах местообитаний некоторые из них весьма активны (например, *Calliergon megalophyllum* в оз. Полянок или *Fontinalis antipyretica* Hedw. в болотных ручьях).

В пределах бол. Шиченгское обнаружено пять видов, внесённых во второе издание региональной Красной книги (Суслова и др., 2013; Постановление..., 2022): 2/VU/II – *Sphagnum lindbergii*, виды научного мониторинга – *Meesia longiseta* Hedw., *Sphagnum jensenii* H. Lindb., *S. subsecundum* Nees, *S. wulfianum* Girg.

### 3.5.1.3. Печёночники

Материалы о флоре печёночников бол. Шиченгское и его окрестностей представлены в совместных с М.В. Дулиным работах (Дулин, Филиппов, 2010а, 2010б, 2011; Филиппов, Дулин, 2011а, 2015а, 2015в; Philippov *et al.*, 2021). Гепатикофлора болота насчитывает 36 видов, относящихся к 25 родам и 16 семействам (Marchantiopsida – 2 вида, Jungermanniopsida – 34). Все семейства в анализируемой флоре, за исключением Scapaniaceae s.l. (5 родов, 8 видов), Cephaloziaceae (1, 5), Lophocoleaceae (2, 3) и Calypogeiaceae (1, 3), представлены 1–2 видами. Наиболее крупными родами являются *Cephalozia* (5 видов), *Calypogeia* и *Lophozia* (по 3).

Географический анализ (по: Константинова, 2000) показал, что в исследуемой флоре преобладают арктобореально-монтанные (21) и бореальные (12) виды, как правило, имеющие циркумполярное распространение (34). Несколько видов (*Aneura pinguis* (L.) Dumort., *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort.) являются космополитами. Во флоре отмечен также неморальный элемент (*Fossombronia foveolata* Lindb.).

При анализе гепатикофлоры по отношению к влажности субстрата (в основном по: Шляков, 1976, 1979, 1980, 1981, 1982) получились вполне закономерные для сильноза-

болоченной территории результаты: гидрофиты – 1 вид, гигрогидрофиты – 2, гидрогигрофиты – 1, гигрофиты – 8, гигромезофиты – 11, мезофиты – 13.

По отношению к кислотности субстратов (в основном по: Шляков, 1976, 1979, 1980, 1981, 1982) во флоре преобладают ацидофильные (16 видов) и слабо ацидофильные (15) печёночники. Встречаются также кальцефильные (*Leiocolea heterocolpos* (Thed. ex C. Hartm.) H. Buch, *Preissia quadrata* (Scop.) Nees), нейтрофильные (*Aneura pinguis*, *Marchantia polymorpha* L. ssp. *polymorpha*) и индифферентные (*Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort.) виды.

В пределах анализируемого болота печёночники распределены неравномерно и при этом, как правило, нигде не играют существенной ценотической роли.

Печёночники встречаются во всех типах болотных ценозов. Среди предпочитаемых микроместообитаний следует выделить шейхцеригово-очеретниково-сфагновые и топяноосоково-шейхцеригово-сфагновые мочажины разной степени обводнённости [типичным и широко распространённым видом является *Cladopodiella fluitans* (Nees) H. Buch]; сосново-кустарничково-сфагновые и кустарничково-пушицево-сфагновые кочки и гряды [среди *Polytrichum* обнаружены *Cephalozia connivens* (Dicks.) Lindb. и *Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst.]; приствольные понижения болотных форм сосен [среди дернинок *Sphagnum* и на гнилой древесине отмечены *Calypogeia sphagnicola* (Arnell & J. Perss.) Warnst. & Loeske., *C. muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib., *Cephalozia bicuspidata*, *C. loitlesbergeri* Schiffn., *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort., *Mylia anomala* (Hook.) S. Gray]. В целом, разнообразие печёночников в олиготрофных болотных сообществах невелико (7–9 видов).

На облесённых берёзой и сосной окрайках болота богатство несколько повышается. В межкочьях встречаются *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort., *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb., *Scapania paludicola* Loeske et Müll. Frib. На комлях сосен отмечаются *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia lunulifolia* (Dumort.) Dumort., *Lepidozia reptans* (L.) Dumort., *Schljakovia kunzeana* (Hübener) Konstant. & Vilnet, *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain., а на комлевых частях берёзы пушистой – лишь *Ptilidium pulcherrimum* и *Lophocolea heterophylla*. На минеральных внутриболотных островах спорадически на стволах осин растёт *Radula complanata* (L.) Dumort.

Облесённые сосной окрайки болота имеют плавные переходы в сфагновые и зеленомошные сосновые леса. Их отличия от «сосняка по болоту» заключаются в наличии



маломощных торфяных почв (до 0,5 м) и хорошо развитого, среднебонитетного древесного яруса (высота сосен до 15–18 м, сомкнутость – 0,4–0,8). Заболоченные сосновые кустарничково-зеленомошно-сфагновые леса имеют относительно высокое разнообразие печёночников. Наиболее предпочитаемым субстратом последних является гнилая древесина, на которой произрастает до 15 видов. В частности, *Calypogeia integristipula* Steph., *C. muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib., *C. neesiana* (C. Massal. & Carestia) Müll. Frib., *Cephalozia bicuspidata*, *C. lunulifolia*, *Crossocalyx hellerianum* (Nees ex Lindenb.) Meyl., *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*, *Lophozia guttulata* (Lindb. & Arnell) A. Evans, *L. silvicola* H. Buch, *L. ventricosa* (Dicks.) Dumort., *Ptilidium pulcherrimum*, *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb. На гнилой древесине окраек болота отмечается сходный видовой состав, но появляется *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia connivens*, *Schljakovia kunzeana*. На комлях сосен весьма обычен *Ptilidium pulcherrimum*, реже встречается *Lophocolea heterophylla*.

Важными структурными элементами болота являются болотные водные объекты: проточные топи, болотные водотоки (рр. Сондушка, Глухая Сондушка, Шиченга). Ручьи, стекающие с центра или склонов болотного массива и протекающие по мезотрофным окрайкам, сосново-сфагновым лесам, наследуют не только почти весь комплекс видов печёночников исходных сообществ, но и обогащаются новыми преимущественно гигрофильными видами. Например, по берегам болотных ручьёв и в их долинах на обнажениях торфа была обнаружена *Aneura pinguis*, а в зарослях *Typha latifolia* – *Marchantia polymorpha* ssp. *polymorpha*. Другой подвид маршанции (*M. polymorpha* L. ssp. *ruderalis* Bischl. & Bissel.-Dub.) отмечен лишь на зарастающих гарях и кострищах по берегам оз. Шиченгское. Только на заболоченных берегах озера (на голом влажном торфе по урезу воды) отмечены *Fossombronia foveolata*, *Leiocolea heterocolpos*, *Preissia quadrata*, *Scapania irrigua* (Nees) Nees, *Jungermannia pumila* With., *Odontoschisma elongatum* (Lindb.) A. Evans. Последние два вида известны в Вологодской обл. только по находкам из Шиченгского заказника (Филиппов, Дулин, 2015а).

Антропогенная деятельность расширяет спектр мест обитания печёночников. В полной мере это относится к дорожной сети, представленной в заказнике лесными дорогами и тропами. Общее разнообразие печёночников нарушенных биотопов достигает до 18 видов (Филиппов, Дулин, 2015б).

Наши исследования позволили получить первые сведения о разнообразии печёноч-

ников на территории ландшафтного заказника «Шиченгский». В настоящее время в границах заказника обнаружено 38 видов (Филиппов, Дулин, 2015*a*, 2015*b*), что составляет 34,9% гепатикофлоры Вологодской обл. (Филиппов, Дулин, 2013, 2015*a*; с уточн.). Данный показатель является вполне сопоставимой величиной с флорами крупных ООПТ федерального подчинения: Дарвинский заповедник (64 вида), национальный парк «Русский Север» (43) (Волкова *и др.*, 1994; Филиппов, Дулин, 2008; Филиппов *и др.*, 2009; Дулин, Филиппов, 2010*a*, 2011; Кармазина, 2010; Потёмкин, Коткова, 2019; Dulin *et al.*, 2009).

В пределах болота обнаружен один охраняемый в области печёночник (*Fossombronina foveolata*, 3/LC/III) и один вид (*Scapania paludicola*), включенный в перечень объектов растительного мира Вологодской обл., требующих научного мониторинга их состояния на территории региона (Сулова *и др.*, 2013; Постановление..., 2022).

В заключение раздела остановимся на основных и важных моментах, связанных с высшими растениями анализируемой водно-болотной экосистемы.

Флора высших растений бол. Шиченгское весьма богата в видовом отношении (254 – сосудистые растения, 60 – листостебельные мхи, 36 – печёночники). Высокие показатели выявленного богатства обусловлены не только значительными по продолжительности и детальности флористическими исследованиями (с привлечением профильных специалистов по трудным в определении таксономическим группам), но, прежде всего, особенностями самой территории.

В пределах изучаемого болота имеются 1) болотные участки с различным характером водно-минерального питания (евтрофные заливаемые, незаливаемые, напорного питания; мезо- и олиготрофные) степени облесения, обводнённости; 2) разные типы болотных водных объектов (болотные ручьи и реки, проточные топи, внутриболотные (остаточные) озёра и др.); 3) техногенно нарушенные участки (тропы, дороги, рыбацкие стоянки, кострища). Самое высокое видовое разнообразие зафиксировано на минеротрофных окрайках и евтрофных напорного грунтового питания болотных участках. Однако наибольшие площади занимают бедные видами мезоолиго- и олиготрофные болотные участки, как правило, объединённые в облесённые болотными формами сосны обыкновенной грядово-мочажинные и кочковато-мочажинные комплексы. Именно бедность флоры верхового болота в значительной степени обуславливает таковую и внутриболотного оз. Шиченгское, где почти всё разнообразие сосредоточено в небольшой прибрежно-водной полосе вдоль уреза и/или по самой кромке водоёма. В случае с крае-

выми озёрами (Полянок и Плакуновское), окружёнными евтрофными богатыми видами болотными участками, их бедность обусловлена быстрым нарастанием глубин и отсутствием выраженного донного зарастания. Сплавины на озёрах, как правило, молодые и очень небольшие по размерам, а значит их богатство тоже невысоко (растительный покров сложен типично болотными и реже прибрежно-водными видами).

Значительное число редких видов (37 – сосудистые растения и 7 – мохообразные) обусловлено высокой степенью сохранности всего водно-болотного угодья, большая часть которого находится в границах заказника «Шиченгский». При этом часть выявленных видов, в том числе 11 охраняемых, были зафиксированы вне границ данной ООПТ. На наш взгляд восточная часть водно-болотного угодья (междуречье рр. Сондушка и Шиченга, а также близ озёр Полянок и Плакуновское) достойна включения в состав заказника (см. Приложение Ж).

### 3.5.2. Макрофиты водных объектов болота

В данном подразделе выполнен детальный анализ разнообразия, таксономической и типологической структуры флоры макрофитов разнотипных внутриболотных объектов бол. Шиченгское. К макрофитам, следуя В.Г. Папченкову соавторами (2003), мы относим как сосудистые растения, так и мхи, печёночники, макроскопические водоросли. В водных объектах бол. Шиченгское зафиксировано 148 видов макрофитов (42,3% флоры болота): 104 – сосудистые растения, 28 – мхи, 14 – печёночники, 2 – макроводоросли (Таблица 3.11).

Таблица 3.11 – Макрофиты водных объектов бол. Шиченгское

№ п/п	Таксон	ВВ	ЭЦГ	ЭГ	Водный объект						
					Ш	П	Сп	Ре	Р	Т	М
<b>Сосудистые растения</b>											
1	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	I	ОпЛу	М	–	1	–	–	–	–	–
2	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	II	БЛу	ГдГг	1	1	2	1	1	–	–
3	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	III	ЛеБ	Гг	–	1	1	–	–	–	–
4	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	I	ПрЛу	Гг	–	–	–	–	1	–	–
5	<i>Andromeda polifolia</i> L.	V	Б	ГгМ	1	–	1	–	–	2	2
6	<i>Baeothryon alpinum</i> (L.) Egor.	V	Б	Гг	–	–	–	–	–	1	–
7	<i>Betula humilis</i> Schrank.	V	Б	Гг	–	1	–	–	–	–	–
8	<i>Betula nana</i> L.	V	Б	Гг	–	–	–	–	–	1	–
9	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	III	БЛе	ГгМ	–	–	1	1	–	–	–
10	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	IV	ЛуБ	Гг	1	1	1	1	1	–	–
11	<i>Calla palustris</i> L.	V	ПрБ	ГдГг	1	1	1	1	3	–	–
12	<i>Callitriche palustris</i> L.	I	БВ	Гд	–	–	–	–	1	–	–
13	<i>Caltha palustris</i> L.	II	БЛу	ГдГг	–	–	–	1	–	–	–
14	<i>Caltha radicans</i> T.F. Forst.	III	ПрБ	ГдГг	–	–	–	–	1	–	–
15	<i>Cardamine pratensis</i> L.	II	ПрБЛу	ГгМ	–	–	–	–	1	–	–

№ п/п	Таксон	ВВ	ЭЦГ	ЭГ	Водный объект						
					Ш	П	Сп	Ре	Р	Т	М
16	<i>Carex acuta</i> L.	II	ПрБ	ГдГр	1	–	1	2	1	–	–
17	<i>Carex canescens</i> L.	II	БЛу	Гр	1	1	1	1	1	–	–
18	<i>Carex cespitosa</i> L.	IV	Луб	Гр	–	–	–	1	1	–	–
19	<i>Carex chordorrhiza</i> Ehrh. ex L. fil.	V	Б	Гр	–	–	–	–	–	2	–
20	<i>Carex diandra</i> Schrank	IV	Б	Гр	1	1	–	–	1	–	–
21	<i>Carex echinata</i> Murr.	III	Луб	Гр	1	–	–	–	–	–	–
22	<i>Carex flava</i> L. s.l.	III	БОп	ГрМ	1	–	–	–	–	–	–
23	<i>Carex irrigua</i> (Wahlenb.) Smith ex Hoppe	IV	Б	Гр	–	–	1	1	1	2	–
24	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	IV	Б	Гр	1	1	2	1	–	2	–
25	<i>Carex limosa</i> L.	V	Б	Гр	–	–	–	–	–	2	3
26	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	II	БЛу	Гр	1	–	–	–	1	–	–
27	<i>Carex pseudocyperus</i> L.	IV	БПр	Гр	1	–	–	1	1	–	–
28	<i>Carex rhynchophysa</i> C.A. Mey.	II	ЛеБ	ГдГр	–	–	–	1	–	–	–
29	<i>Carex rostrata</i> Stokes	IV	Б	ГдГр	1	1	1	–	–	2	–
30	<i>Carex vesicaria</i> L.	II	ЛеБ	ГдГр	–	–	1	–	–	–	–
31	<i>Carex × pannwitziana</i> Figert.	III	ПрБ	ГдГр	–	–	–	–	1	–	–
32	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	V	Б	Гр	1	1	1	–	–	2	2
33	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	II	БЛе	Гр	–	–	–	–	1	–	–
34	<i>Cicuta virosa</i> L.	IV	ПрБ	ГдГр	1	1	1	1	1	–	–
35	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	II	БЛу	ГрМ	–	–	–	1	–	–	–
36	<i>Comarum palustre</i> L.	IV	ПрБ	ГдГр	2	1	1	1	1	1	–
37	<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	II	БЛеЛуб	Гр	–	1	–	–	1	–	–
38	<i>Drosera anglica</i> Huds.	V	Б	ГдГр	–	–	–	–	–	2	2
39	<i>Drosera rotundifolia</i> L.	V	Б	Гр	–	–	1	–	–	–	–
40	<i>Drosera × obovata</i> Mert. et Koch	V	Б	Гр	–	–	–	–	–	1	2
41	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult. s.l.	II	ПрБ	ГдГр	1	–	–	–	–	–	–
42	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	II	В	Гд	–	3	–	–	–	–	–
43	<i>Epilobium palustre</i> L.	III	ПрБ	ГдГр	1	1	1	1	1	–	–
44	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	IV	ПрБ	ГрГд	1	2	1	–	1	2	–
45	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	V	Б	ГдГр	–	–	–	–	–	1	–
46	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	IV	ЛеБ	ГдГр	–	–	1	–	–	1	2
47	<i>Filipendula denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch	II	БЛе	Гр	1	1	1	–	1	–	–
48	<i>Frangula alnus</i> Mill.	II	БЛе	ГрМ	1	–	1	1	–	–	–
49	<i>Galium palustre</i> L.	IV	ПрБ	Гр	1	1	1	1	1	1	–
50	<i>Galium uliginosum</i> L.	IV	Луб	Гр	1	–	–	–	1	–	–
51	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	II	ПрБ	ГдГр	–	–	–	–	1	–	–
52	<i>Hammarbya paludosa</i> (L.) O. Kuntze	V	Б	Гр	–	–	–	–	–	1	–
53	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	IV	ВБ	Гд	1	–	–	2	–	–	–
54	<i>Juncus filiformis</i> L.	II	Луб	Гр	1	–	–	–	–	–	–
55	<i>Lemna gibba</i> L.	II	В	Гд	–	–	–	–	1	–	–
56	<i>Lemna minor</i> L.	II	В	Гд	–	–	–	–	3	–	–
57	<i>Lycopus europaeus</i> L.	III	ПрБ	Гр	1	1	1	1	–	–	–
58	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	II	Луб	Гр	1	1	1	1	–	–	–
59	<i>Lythrum salicaria</i> L.	II	ПрБ	ГдГр	1	–	1	1	–	–	–
60	<i>Mentha arvensis</i> L.	I	ПрБ	Гр	1	–	–	1	–	–	–
61	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	V	Б	ГдГр	1	1	1	1	1	3	–
62	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	III	ПрЛуб	Гр	–	–	–	1	1	–	–
63	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichb.	IV	ПрБ	ГдГр	1	1	1	1	1	–	–
64	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	II	В	Гд	3	3	–	2	–	–	–
65	<i>Nymphaea candida</i> J. et C. Presl	IV	В	Гд	–	1	–	1	–	–	–
66	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	V	Б	Гр	1	–	1	–	–	2	2

№ п/п	Таксон	ВВ	ЭЦГ	ЭГ	Водный объект						
					Ш	П	Сп	Ре	Р	Т	М
67	<i>Parnassia palustris</i> L.	II	БЛу	Гр	–	–	–	–	1	–	–
68	<i>Pedicularis palustris</i> L.	IV	Б	ГрМ	1	–	–	–	–	1	–
69	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	II	ВБ	Гд	2	1	–	1	–	–	–
70	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	ПрБ	ГрГд	3	–	1	1	–	2	–
71	<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	II	В	Гд	–	–	–	–	1	–	–
72	<i>Potamogeton gramineus</i> L. s.l.	II	В	Гд	–	–	–	1	–	–	–
73	<i>Potamogeton lucens</i> L.	II	В	Гд	–	2	–	–	–	–	–
74	<i>Potamogeton natans</i> L.	III	В	Гд	3	2	–	2	1	–	–
75	<i>Potamogeton praelongus</i> Wulf.	III	В	Гд	–	1	–	–	–	–	–
76	<i>Ranunculus lingua</i> L.	III	ПрБ	ГдГр	1	–	1	2	–	–	–
77	<i>Ranunculus repens</i> L.	I	БЛу	Гр	–	–	–	–	1	–	–
78	<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl.	V	Б	ГдГр	–	–	–	–	–	3	3
79	<i>Rumex aquaticus</i> L.	II	ПрБ	ГдГр	–	–	–	1	1	–	–
80	<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.	III	ПрБ	Гр	1	–	1	1	–	–	–
81	<i>Salix cinerea</i> L.	II	БЛе	Гр	1	1	1	–	–	–	–
82	<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.	II	БЛе	Гр	1	1	–	–	1	–	–
83	<i>Salix phylicifolia</i> L.	II	ОнБ	ГрМ	–	1	–	–	–	–	–
84	<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	V	Б	Гр	1	–	1	–	–	3	3
85	<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	III	БПр	ГдГр	1	–	1	–	–	–	–
86	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	II	ПрБ	Гр	1	1	1	1	1	–	–
87	<i>Sparganium erectum</i> L.	I	ПрБ	ГрГд	2	–	–	–	–	–	–
88	<i>Sparganium glomeratum</i> (Laest.) L. Neum.	III	ПрБ	ГрГд	–	–	–	–	1	–	–
89	<i>Sparganium natans</i> L.	IV	ПрБ	ГрГд	1	2	–	1	2	–	–
90	<i>Stachys palustris</i> L.	II	ПрСБ	Гр	1	–	–	1	–	–	–
91	<i>Staurogeton trisulcus</i> (L.) Schur	II	В	Гд	–	–	–	–	2	–	–
92	<i>Stellaria graminea</i> L.	II	БЛу	ГрМ	1	–	–	–	–	–	–
93	<i>Stellaria palustris</i> Retz.	V	Б	Гр	1	1	–	1	–	–	–
94	<i>Thalictrum flavum</i> L.	I	ПрЛу	ГрМ	1	–	–	–	–	–	–
95	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	V	ПрБ	ГдГр	2	1	2	1	1	–	–
96	<i>Thyselinum palustre</i> (L.) Hoffm.	V	ПрБ	Гр	1	1	1	1	1	–	–
97	<i>Typha angustifolia</i> L. s.l.	III	ПрБ	ГрГд	2	–	1	–	–	–	–
98	<i>Typha latifolia</i> L.	II	ПрБ	ГрГд	–	–	–	1	2	–	–
99	<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	V	ВБ	Гд	–	–	1	1	1	3	–
100	<i>Utricularia minor</i> L.	V	ВБ	Гд	–	–	–	–	–	1	–
101	<i>Utricularia vulgaris</i> L.	II	В	Гд	1	–	–	2	1	–	–
102	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	IV	ЛеБ	ГрМ	–	1	–	–	–	–	–
103	<i>Veronica beccabunga</i> L.	II	ПрБ	ГдГр	–	–	–	–	1	–	–
104	<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	III	ЛеБ	Гр	–	–	–	–	1	–	–
	<b>Листостебельные мхи</b>										
1	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	IV	ВБ	ГдГр	–	–	–	–	1	–	–
2	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	IV	ЛеБ	ГрГд	–	–	–	–	1	–	–
3	<i>Calliergon megalophyllum</i> Mikut.	IV	ВБ	ГрГд	–	2	–	–	–	–	–
4	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	III	ЛеБ	ГдГр	1	–	1	–	1	–	–
5	<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	II	ВБ	Гр	1	–	–	–	1	–	–
6	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	IV	ВБ	ГрГд	–	–	–	–	1	1	–
7	<i>Fissidens osmundioides</i> Hedw.	III	ЛеБ	Гр	1	–	–	–	–	–	–
8	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	II	В	Гд	–	2	–	–	2	–	–
9	<i>Leptodictium riparium</i> (Hedw.) Warnst.	II	ВБ	ГдГр	1	1	–	1	1	–	–
10	<i>Meesia longiseta</i> Hedw.	IV	Б	Гр	1	–	–	–	–	–	–
11	<i>Philonotis caespitosa</i> Jur.	II	ВБ	ГрМ	1	–	–	1	–	–	–

№ п/п	Таксон	ВВ	ЭЦГ	ЭГ	Водный объект						
					Ш	П	Сп	Ре	Р	Т	М
12	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	IV	ЛеБ	Гг	–	–	–	–	1	–	–
13	<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	IV	ЛеБ	ГдГг	–	–	–	–	1	–	–
14	<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch et al.	I	Ле	М	–	–	–	–	1	–	–
15	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	II	Ле	М	–	–	–	–	1	–	–
16	<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	IV	Б	ГдГг	–	–	–	–	–	–	2
17	<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen	V	Б	ГгГд	–	–	–	–	–	–	3
18	<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	V	ВБ	ГдГг	–	–	–	–	–	1	3
19	<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg & K. Hassel	IV	ЛеБ	ГдГг	–	–	–	–	–	1	1
20	<i>Sphagnum fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.	V	Б	ГдГг	1	1	1	–	–	2	2
21	<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.	V	Б	Гг	1	–	2	–	–	3	–
22	<i>Sphagnum lindbergii</i> Schimp.	V	ВБ	ГдГг	–	–	–	–	–	1	–
23	<i>Sphagnum majus</i> (Russow) C.E.O. Jensen	V	Б	ГгГд	–	–	–	–	–	2	3
24	<i>Sphagnum riparium</i> Ångstr.	IV	ВБ	ГгГд	1	1	2	–	1	–	–
25	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	IV	ЛеБ	ГдГг	1	1	3	–	1	–	–
26	<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	V	ЛуБ	ГгГд	–	–	–	–	–	2	–
27	<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	V	ЛеБ	ГдГг	1	–	2	–	–	–	–
28	<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	IV	ВБ	ГгГд	1	1	–	–	–	2	1
<b>Печёночники</b>											
1	<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	III	Б	ГгГд	–	–	–	–	–	1	–
2	<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst.	I	Гем	М	1	–	–	–	–	–	–
3	<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda	II	ВБ	М	–	–	–	–	1	–	–
4	<i>Cladopodiella fluitans</i> (Nees) H. Buch	V	Б	ГгГд	1	–	–	–	–	–	1
5	<i>Fossombronina foveolata</i> Lindb.	IV	ВБ	Гг	1	–	–	–	–	–	–
6	<i>Jungermannia pumila</i> With.	IV	ЛеБ	Гг	1	–	–	–	–	–	–
7	<i>Leiocolea heterocolpos</i> (Thed. ex C. Hartm.) H. Buch	II	Гем	ГгМ	1	–	–	–	–	–	–
8	<i>Marchantia polymorpha</i> L. ssp. <i>polymorpha</i>	III	ВБ	Гд	–	–	–	–	1	–	–
9	<i>Mylia anomala</i> (Hook.) S. Gray	IV	Б	Гг	1	–	–	–	–	–	1
10	<i>Odontoschisma elongatum</i> (Lindb.) A. Evans	IV	Б	Гг	1	–	–	–	–	–	–
11	<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr.	II	ВБ	ГдГг	–	–	–	–	1	–	–
12	<i>Plagiochila porelloides</i> (Torrey ex Nees) Lindenb.	II	Ле	М	–	–	–	–	1	–	–
13	<i>Preissia quadrata</i> (Scop.) Nees	I	Гем	ГгМ	1	–	–	–	–	–	–
14	<i>Scapania irrigua</i> (Nees) Nees	II	Гем	ГгМ	1	–	–	–	–	–	–
<b>Макроводоросли</b>											
1	<i>Batrachospermum gelatinosum</i> (L.) DC.	II	В	Гд	1	–	–	–	–	–	–
2	<i>Chara strigosa</i> A. Braun	III	В	Гд	–	1	–	–	–	–	–

*Примечание.* Таксоны расположены в алфавитном порядке. **ВВ** – верность вида болотным и внутриболотно-водным местообитаниям (I – случайные, II – индифферентные, III – встречающиеся везде, но оптимально развивающиеся на болотах и их водных объектах, IV – предпочитающие болота и их водные объекты, V – встречающиеся исключительно или почти исключительно на болотах и их водных объектах). **ЭЦГ** – эколого-ценотическая группа (название может состоять из одного прилагательного (Б – болотный, Ле – лесной, Лу – луговой, В – водный, Пр – прибрежный, Оп – опушечный, С – сорный, Гем – гемерофильный) или представлять собой их сочетание). **ЭГ** – экологическая группа по отношению к условиям увлажнения (М – мезофит, ГгМ – гигромезофит, Гг – гигрофит, ГдГг – гидрогигрофит, ГгГд – гигрогидрофит, Гд – гидрофит). Болотные водные объекты: **Ш** – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), **П** – краевое болотное озеро (оз. Полянок), **Сп** – сплавины, **Ре** – болотные реки, **Р** – болотные ручьи, **Т** – проточные топи, **М** – моховые мочажины. Обилие: 1 – мало обильно, 2 – средне обильно, 3 – очень обильно.

Таблица 3.12. Структура парциальных флор разных типов внутриболотных водных объектов

Группа	Водный объект							
	Ш	П	Сп	Ре	Р	Т	М	ВОБ
<b>Число видов по основным группам</b>								
Сосудистые растения	54	38	39	44	47	25	9	104
Листостебельные мхи	12	7	6	2	13	9	7	28
Печёночники	9	0	0	0	4	1	2	14
Макроскопические водоросли	1	1	0	0	0	0	0	2
Общее число видов	76	46	45	46	64	35	18	148
<b>Верность вида</b>								
I – случайные	5	1	0	1	4	0	0	10
II – индифферентные	25	15	11	20	27	1	0	50
III – встречающиеся везде, но оптимально развивающиеся на болотах и их водных объектах	11	6	9	7	9	1	0	22
IV – предпочитающие болота и их водные объекты	22	16	12	12	19	11	5	35
V – встречающиеся исключительно или почти исключительно на болотах и их водных объектах	13	8	13	6	5	22	13	31
<b>Соотношение видов по эколого-ценотическим группам</b>								
Болотный	16	8	11	4	3	22	14	32
Лесной	0	0	0	0	3	0	0	3
Лесо-болотный	9	6	10	3	9	2	2	21
Лугово-болотный	9	4	4	7	8	1	0	15
Прибрежно-болотный	23	12	18	20	20	4	0	30
Водный	4	8	0	5	7	0	0	15
Водно-болотный	8	5	2	5	10	6	2	19
Прибрежно-луговой и прибрежно-лугово-болотный	1	0	0	1	3	0	0	4
Гемерофильный	4	0	0	0	0	0	0	4
Другие	2	3	0	1	1	0	0	5
<b>Соотношение видов по экологическим группам по увлажнению</b>								
Гидрофит	6	9	1	8	10	2	0	21
Гигрогидрофит	8	5	4	3	7	7	4	17
Гидрогигрофит	19	12	19	15	20	11	7	38
Гигрофит	32	17	18	16	22	13	6	51
Гигромезофит	10	2	3	4	1	2	1	15
Мезофит	1	1	0	0	4	0	0	6
<b>Соотношение групп по ценотической значимости (обилию)</b>								
Мало обильно	68	38	38	40	58	15	4	–
Средне обильно	5	6	6	6	4	15	8	–
Очень обильно	3	2	1	0	2	5	6	–

*Примечание.* Здесь и на Рисунок 3.5 принятые сокращения: **ВОБ** – водные объекты болот (в целом); **Ш** – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), **П** – краевое болотное озеро (оз. Полянок), **Сп** – сплавины, **Ре** – болотные реки, **Р** – болотные ручьи, **Т** – проточные топи, **М** – моховые мочажины.

В каждом типе болотных водных объектов формируется своеобразный состав макрофитов (Таблица 3.11). Наиболее богаты в видовом отношении болотные озёра – 89

видов (64 – сосудистые, 14 – мхи, 9 – печёночники, 2 – макроводоросли): оз. Шиченгское – 76 (54, 12, 9, 1), оз. Полянок – 46 (39, 6, 0, 1). Это легко объяснимо значительными размерами объектов (от 0,03–0,04 км<sup>2</sup> до >10 км<sup>2</sup>), наличием широкого спектра водных, прибрежно-водных и водно-болотных местообитаний, относительно благоприятными физико-химическими условиями (нейтральные или почти нейтральные значения рН, слабая минерализация). Болотные водотоки содержат от 46 (реки: 44 – сосудистые, 2 – мхи) до 64 (ручьи: 47 – сосудистые, 13 – мхи, 4 – печёночники) видов. В значительной степени их состав обусловлен наличием проточности, протяжённостью, а также характером прилегающих участков. Смешанные водные объекты болот (вторичные), как правило, содержат меньше (по сравнению с объектами с постоянно открытой поверхностью воды) видов: 35 – проточные топи (25 – сосудистые, 9 – мхи, 1 – печёночники) и 18 – сфагновые мочажины (9, 7, 2). Бедность топей и моховых мочажин следует связывать с их происхождением, а также мезотрофными и/или олиготрофными условиями, в которых они формируются, развиваются и существуют.

При анализе флоры макрофитов по степени верности болотам и внутриболотным водным местообитаниям (см. подробнее о нашей градации в разделе 2.2) (Таблица 3.12) выяснилось, что количество видов флороценотического ядра флоры водных объектов модельного болота составляет 59,5% и увеличивается в ряду ручьи (51,6%) → реки (54,3%) → центральное и краевое болотные озёра (60,5% и 65,2%) → сплавины (75,6%) → топи (97,1%) → мочажины (100%). То есть, по мере формирования поверхностной гидрографической сети и уменьшения проточности и развития болотообразования происходит увеличение степени участия типично болотных видов и уменьшения числа случайных и индифферентных.

Флора макрофитов представлена различными эколого-ценотическими группами (Таблица 3.12), среди которых наиболее хорошо представлены болотная (21,6%), прибрежно-болотная (20,3%), лесо-болотная (14,2%), водно-болотная (12,8%), водная и лугово-болотная (по 10,1%). Это связано с особенностями их расположения в пределах болота, а также стадией развития последнего. Каждый тип болотных водных объектов формирует свою эколого-ценотическую структуру. В водотоках велика роль прибрежно-болотных (31,3% – ручьи, 43,5% – реки), водно-болотных (15,6% и 10,9%), лугово-болотных (12,5% и 15,2%) и водных (по 10,9%). При этом незначительно участие болотных видов (4,7–8,7%). В ручьях обнаружены и лесо-болотные виды (14,1%), что связано



с их небольшими размерами, экотонным положением и облесённостью прилегающих биотопов. В остаточных водоёмах увеличивается значение болотных видов (21,1% – оз. Шиченгское, 17,4% – оз. Полянок), что отражает их внутриводоточное положение. Роль остальных групп сходна с таковой у водотоков: прибрежно-болотные (30,3% – оз. Шиченгское, 26,1% – оз. Полянок), водно-болотные (10,5% и 10,9%), лугово-болотные (11,8% и 8,7%), лесо-болотные (11,8% и 13,1%) и водные (5,3% и 17,4%). Больше количество последних в оз. Полянок (8 против 4 в оз. Шиченгское) можно объяснить наличием диапазона глубин, а также небольшими размерами краевых озёр, что уменьшает волновые явления. Объекты с периодически открытой поверхностью воды отличаются значительным преобладанием болотных (62,4% – топи, 77,8% – мочажины), отчасти водно-болотных (17,1% и 11,1%) и лесо-болотных (5,7% и 11,1%) и в то же самое время отсутствием водных и лесных видов. Во многом это объясняется мелководностью данных водоёмов и их небольшими размерами, а также значительным влиянием прилегающих болотных участков. Наличие прибрежно-болотных видов (11,4%) в проточных топях отражает их промежуточный характер между типичными водоёмами и водотоками болот.

Во флоре болотных водных объектов бол. Шиченгское преобладают гигрофильные (гидрогигро- и гигрофиты; 60,1%) и гидрофильные (гигрогидро- и гидрофиты; 25,7%) макрофиты (Таблица 3.12). Доля данных экологических групп в разных типах объектов в целом схожа, однако, в смешанных водных объектах (вторичных) несколько выше доля гигрофильных растений (68,6% – топи, 72,2% – мочажины).

Анализ роли макрофитов в фитоценозах (Таблица 3.12) показал, что в первичных водных объектах болота значительная часть видов имеет малое обилие (82,6% – оз. Полянок; 89,5% – оз. Шиченгское; 87,0% – реки; 90,6% – ручьи; 42,9% – топи; 22,2% – мочажины), тогда как во вторичных болотных объектах, имеющих менее богатую флору, увеличивается число средне обильных и очень обильных видов (13,0 и 4,3% – оз. Полянок; 6,6 и 3,9% – оз. Шиченгское; 13,0 и 0% – реки; 6,3 и 3,1% – ручьи; 42,9% и 14,3% – топи; 44,4% и 33,3% – мочажины, соответственно).

Выполненный кластерный анализ (Рисунок 3.5) 7 флористических выборок макрофитов с использованием количественных признаков и индекса Жаккара показал невысокое сходство флор разных типов водных объектов бол. Шиченгское, а следовательно их неповторимость и индивидуальность.

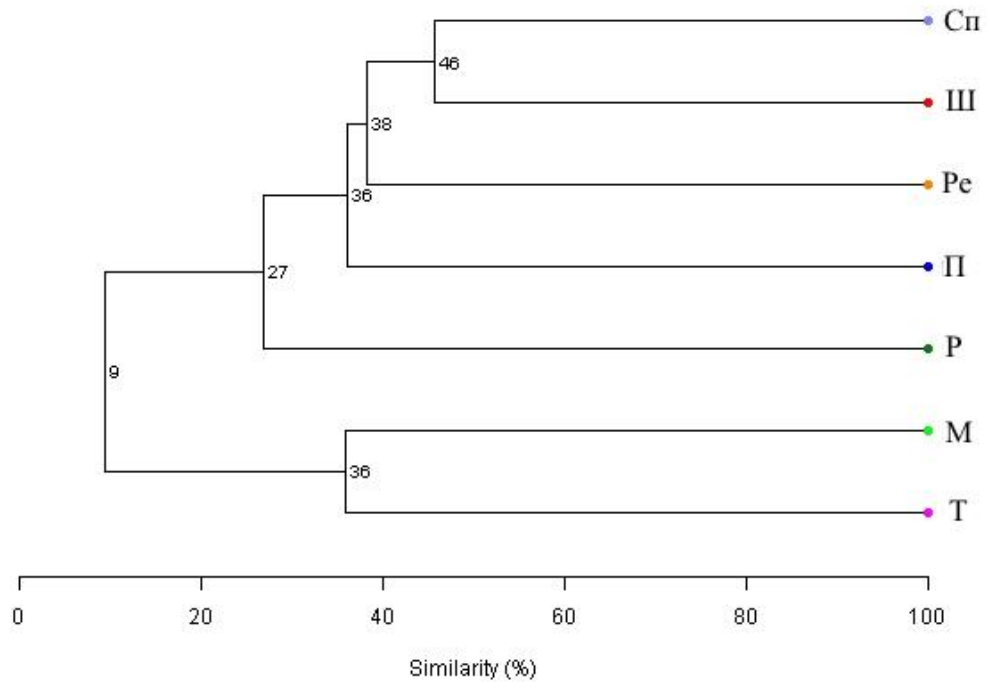


Рисунок 3.5. Кластерный анализ флор разнотипных водных объектов по количественным признакам с использованием индекса Жаккара (среднее расстояние)

Наибольшее сходство (Рисунок 3.5) было между оз. Шиченгское и сплавидами ( $K_j=0,46$ ), что легко объяснимо генетическим сходством данных образований. К ним примыкают болотные реки ( $K_j=0,38$ ) и оз. Полянок ( $K_j=0,36$ ), что во многом связано с их относительно крупными размерами и близкими абиотическими условиями (грунты и гидрохимические параметры вод). Несколько в стороне находятся болотные ручьи ( $K_j=0,27$ ). Флора последних носит в целом евтрофный, но всё же экотонный характер (ручьи, как правило, протекают по окрайкам болота). В отдельную группу ( $K_j=0,36$ ) выделились смешанные водные объекты болот – сфагновые мочажины и проточные топи. Они содержат относительно мало видов (18–35) и часть из которых (например, очеретник, шейхцерия, ряд мезо- и олиготрофных сфагновых мхов) отмечаются только в них.

Анализ флоры макрофитов водных объектов болота будет не полным, если не включить в него биоморфологический аспект. Растения способны адаптироваться к окружающим условиям различными способами, что отражается в их морфологических особенностях или физиологических процессах. При этом жизненная форма является реакцией растения на весь комплекс существующих экологических условий данной местности. Ниже [на основании нашей совместной работы (Бобров *и др.*, 2017)] рассмотрим особенности распределения жизненных форм сосудистых растений во флоре модельного болота. Всего на бол. Шиченгское обнаружены представители 31 жизненной формы (Таблица 3.13), названных в соответствии с взглядами И.Г. Серебрякова (1962).

Таблица 3.13 – Распределение жизненных форм по болотным водным объектам

Жизненная форма	Экотоп								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
одноствольное дерево	1,8	2,4	2,9	4,3	–	–	–	2,8	4,5
кустовидное дерево	–	–	–	2,2	–	–	–	0,9	1,5
аэроксильный кустарник	–	2,4	1,4	–	–	3,4	–	0,9	1,5
геоксильный кустарник	5,5	9,8	7,2	2,2	2,0	–	–	4,6	10,2
стелющийся кустарник	1,8	7,3	4,3	2,2	2,0	6,9	–	2,8	1,5
полунеподвижный кустарничек	3,6	2,4	2,9	–	–	–	–	1,8	1,5
настоящий ползучий кустарничек	1,8	2,4	2,9	–	–	6,9	20,0	1,8	2,3
кустарничек шпалерного типа	–	–	–	–	–	3,4	10,0	–	0,4
стелющийся кустарничек	–	2,4	1,4	–	–	–	–	0,9	0,8
стелющийся полукустарничек	–	–	–	–	–	3,4	–	–	0,4
стержнекорневой многолетник	5,5	2,4	4,3	8,7	4,1	–	–	3,7	1,9
кистекарневой многолетник	–	–	–	2,2	2,0	–	–	1,8	3,4
корневищный недерновый многолетник	9,1	12,2	8,7	8,7	6,1	–	–	10,1	12
плотнокустовой дерновый многолетник	3,6	2,4	4,3	2,2	8,2	17,2	30,0	6,4	4,1
рыхлокустовой дерновый многолетник	5,5	4,9	5,8	–	6,1	6,9	20,0	7,3	7,1
корневищный дерновый многолетник	–	–	–	–	–	3,4	10,0	–	1,5
столонный недерновый многолетник	32,7	24,4	26,1	32,6	24,5	–	–	22,9	13,9
подземностолонный плотнокустовой многолетник	3,6	–	2,9	6,5	6,1	13,8	–	1,8	3,8
подземностолонный рыхлокустовой многолетник	10,9	7,3	8,7	8,7	8,2	–	–	5,5	3,8
столонно-кистекарневой многолетник	–	–	–	–	4,1	13,8	10,0	1,8	1,5
ползучий многолетник	1,8	2,4	1,4	4,3	4,1	–	–	2,8	1,5
корнеклубневой многолетник	–	–	–	–	–	–	–	–	2,6
стеблеклубневой многолетник	1,8	2,4	1,4	2,2	2,0	–	–	1,8	0,8
столонноклубневой многолетник	–	–	–	–	–	3,4	–	–	0,8
корнеотпрысковый многолетник	–	–	–	–	–	–	–	0,9	1,1
лианоидный многолетник	–	–	–	–	–	–	–	–	0,8
полиспорический многолетник	1,8	2,4	1,4	2,2	2,0	–	–	1,8	3,4
двулетний прямостоячий монокарпик	1,8	–	1,4	–	–	3,4	–	0,9	1,5
однолетний прямостоячий монокарпик	1,8	–	1,4	–	2,0	3,4	–	1,8	5,3
столонно-кистекарневой свободноплавающий многолетник	1,8	–	1,4	2,2	8,2	3,4	–	3,7	1,5
длиннопобеговый свободноплавающий многолетник	3,6	9,8	7,2	8,7	8,2	–	–	8,3	3,4

*Примечание.* Здесь и в Таблице 3.14 условные обозначения идентичны. Экотопы: 1 – оз. Шиченское, 2 – оз. Полянок, 3 – болотные озёра (в целом), 4 – болотные реки, 5 – болотные ручьи, 6 – межкочья и мочажины проточных топей, 7 – сфагновые мочажины грядово-мочажинных комплексов, 8 – водные объекты болота в целом, 9 – болото, включая гидрографическую сеть в целом.

При анализе списка обращает на себя внимание отсутствие в составе флоры луковичных форм (в широком смысле), а также некоторых вариантов полукустарников и полукустарничков. Если отсутствие первых можно отчасти объяснить эфемерностью большинства представителей, то практически полное отсутствие полудревесных биоморф является явной особенностью флоры водно-болотного угодья.

Среди жизненных форм закономерно доминируют поликарпические травы. Причём если наземные поликарпики представлены большинством из возможных вариантов, то

водные имеют здесь все признаваемые нами формы, включая и их варианты (Бобров *и др.*, 2015; Бобров, 2017). В составе флоры есть значительное число одревесневающих форм с закономерным доминированием кустарничков и многоствольных форм вообще.

Доминирующей жизненной формой как во флоре болотных водных объектов, так и во флоре бол. Шиченгское в целом являются столонные биоморфы (35,7% и 25,3%, соответственно). Вероятно, это связано с большими (по сравнению с корнем) возможностями побега как органа переживать условия значительного обводнения, а также адаптацией к сфагновым биотопам [за счёт бедности субстрата растение пытается захватить наибольшую площадь для восполнения дефицита минеральных веществ]. При этом их доминирование во флоре водных объектов выражено сильнее, в первую очередь за счёт господства столонных недерновых форм (22,9% против 13,9%). Более выражена и роль столонно-кистекорневых свободноплавающих растений (3,7% и 1,5%).

В водных объектах болота полностью отсутствуют кустарнички шпалерного типа, стелющиеся полукустарнички, корневищные дерновые, корнеклубневые и столонно-клубневые, а также лианоидные многолетние поликарпические жизненные формы. Существенно снижена роль геоксильных кустарников (4,6% против 10,2%), но в то же время больше участие длиннопобеговых свободноплавающих многолетников (8,3% и 3,4%).

Таблица 3.14 – Распределение групп жизненных форм по разным типам водных объектов бол. Шиченгское

Группа жизненных форм	Экотоп								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>По степени одревеснения побегов</i>									
древесные формы:	14,5	29,3	23,2	10,9	4,1	24,1	30,0	16,5	24,1
– деревья	1,8	2,4	2,9	6,5	–	–	–	3,7	6
– кустарники	7,3	19,5	13	4,3	4,1	10,3	–	8,3	13,2
– кустарнички	5,5	7,3	7,2	–	–	13,8	30,0	4,6	4,9
полудревесные формы	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4
травянистые формы:	85,5	70,7	76,8	89,1	95,9	75,9	70,0	83,5	75,9
<i>по карпичности</i>									
– поликарпические травы	81,8	70,7	73,9	89,1	93,9	69,0	70,0	80,7	69,2
– монокарпические травы	3,6	–	2,9	–	2	6,9	–	2,8	6,8
<i>по экотопу</i>									
– наземные травы	80,0	60,9	68,1	78,3	79,6	69,0	70,0	71,6	71,1
– свободноплавающие травы	5,5	9,8	8,7	10,9	16,3	6,9	–	11,9	4,9
<i>По степени вегетативной подвижности</i>									
вегетативно подвижные формы	69,1	70,7	65,2	73,9	71,4	65,5	50,0	63,3	49,2
вегетативно слабо подвижные формы	12,7	9,8	14,5	4,3	16,3	20,7	50,0	17,4	16,9
вегетативно неподвижные формы	18,2	19,5	20,3	21,7	12,2	13,8	–	19,3	33,8

Распределение групп жизненных форм по экотопам приведено в Таблице 3.14. Во

флоре водных объектов болота (по сравнению с болотом в целом) ниже участие древесных форм (16,5% против 24,1%) за счёт меньшего разнообразия деревьев и кустарников (3,7% и 8,3% против 6,0% и 13,2%), при том, что кустарничков, в целом, одинаковые количества (4,6% и 4,9%); полудревесные растения отсутствуют. Также существенно меньше разнообразие монокарпических трав (2,8% против 6,8%), но больше участие растений свободноплавающих жизненных форм (11,9% против 4,9%).

Флора болотных водных объектов характеризуется сложением из растений со значительной вегетативной подвижностью (доля вегетативно подвижных форм в ней 63,3%, а во флоре болота в целом – 49,2%) и более быстрыми процессами морфологической дезинтеграции, а, следовательно, вегетативного размножения (поскольку во флоре большая доля стolonных биоморф разного типа, а также длиннопобеговых растений) (Таблица 3.14).

При этом следует подчеркнуть, что большинство вегетативно подвижных форм данной флоры не только отличаются вегетативной подвижностью как таковой, но и тем, что морфологическая дезинтеграция их происходит крайне быстро – отчлениются (сформировавшиеся в текущем/прошлом году) раметы. Кроме того, у ряда видов формирование новых рамет происходит несколько раз за вегетационный сезон. Это же свойство проявляется и у целого ряда вегетативно слабо и неподвижных биоморф данной флоры. Всё это следует рассматривать как адаптивные свойства к обитанию в условиях существенного обводнения.

Сравнение отдельных экотопов позволяет выявить некоторые индивидуальные отличия. Например, при оценке биоморфологических спектров разных болотных озёр (отличаются по размерам, характеру котловины, гидрохимическим параметрам и т.д.) выяснилось, что в оз. Полянок больше длиннопобеговых свободноплавающих трав, а также всех отмеченных одревесневающих биоморф, кроме полунеподвижных кустарников, но при этом полностью отсутствуют монокарпики и доля наземных трав во флоре невелика.

При сравнении спектров биоморф типичных водных объектов болота выявились различия в соотношении одревесневающих жизненных форм: деревьев (2,9%, 6,5% и 0%, соответственно), кустарников (13%, 4,3% и 4,1%) и кустарничков (7,2% в озёрной флоре при отсутствии в двух остальных). При этом в болотных ручьях растения более вегетативно подвижны, чем в озёрах, а в болотных реках много как хорошо подвижных, так и вегетативно неподвижных жизненных форм.

В спектре биоморф растений смешанных водных объектах болота (межкочий топей и сфагновых мочажин) заметна существенная доля дерновинных растений, а также одревесневающих жизненных форм (в первую очередь – кустарничков). Обращает внимание отсутствие на олиготрофных участках грядово-мочажинных комплексов свободноплавающих растений и монокарпических трав. Интересно, что вегетативная подвижность растений этих участков ниже, чем всех остальных. Виды, адаптированные к условиям плотного мохового покрова, называются «бриофилами» (Мазуренко, Хохряков, 1989).

Таким образом, существенными биоморфологическими особенностями флоры болотных водных объектов являются: 1) преобладание травянистых форм над древесными на большинстве участков, а внутри групп – доминирование стolonных биоморф среди травянистых растений и многоствольных форм среди древесных; 2) слабая представленность корнеотпрысковых и стержнекорневых травянистых жизненных форм в противовес формам, построенным на побеговой основе; 3) низкая доля монокарпических трав; 4) доминирование вегетативно подвижных форм в большинстве экотопов; 5) высокая скорость вегетативного размножения представителей флоры, проявляющаяся даже у вегетативно слабо или неподвижных биоморф (нередко, правда, в виде замещения, а не мультипликации структур).

В заключение раздела подчеркнём, что на водных объектах бол. Шиченгское отмечено 148 видов макрофитов (чуть более 40% от общего их разнообразия в пределах болота). По растительному покрову наиболее близки между собой остаточные озёра Полянок и Шиченгское, а также вторичные водоёмы. В каждом типе водных объектов создаются условия для обитания именно определённого набора растений, которые характеризуются соответствующей экологической и биологической адаптацией к среде. Так наиболее благоприятны для макрофитов болотные озёра (89 видов), что объясняется их значительными размерами, диапазоном глубин и нейтральными водами. Наименьшее видовое богатство зафиксировано во смешанных водных объектах болота (мочажины – 18, топи – 35), что связано с их происхождением и мезо- или олиготрофными условиями, в которых они формируются и развиваются, а также физико-химическим составом вод (Филиппов, 2014a; Philippov, Yurchenko, 2020). По мере формирования болотной гидрографической сети происходит увеличение степени участия типично болотных видов и уменьшения числа случайных и индифферентных, при общем уменьшении числа видов, усиливается фитоценотическая роль макрофитов, уменьшается количество мало-

обильных видов в ценозах. Во вторичных (смешанных) водных объектах болота именно растения – сфагновые мхи – в значительной степени определяют гидрохимический состав вод, а следовательно влияют на среду обитания всех других гидробионтов.

### 3.6. Планктон

#### 3.6.1. Фитопланктон

Микроскопические водоросли (в особенности золотистые, десмидиевые, диатомовые, синезелёные) встречаются в различных типах водных объектов болот. Часть видов является индикаторами кислотности, цветности вод, содержания в них биогенных элементов. Также среди них высока доля редких и эндемичных таксонов. Результаты изучения состава и распространения водорослей рекомендуется включать в геоботанические описания фитоценозов, учитывать при классификации болот (Штина *и др.*, 1981).

Настоящий раздел построен на основании материалов, полученных в 2012–2015 гг. на бол. Шиченгское (благодаря помощи коллег: к.б.н. И.Н. Стерляговой, к.б.н. Ю.Н. Шабалиной, к.б.н. Д.А. Капустина, к.б.н. Е.С. Гусева). Полный список видов для модельного болота опубликован (Philippov *et al.*, 2021).

Таблица 3.15 – Фитопланктон водных объектов бол. Шиченгское

Таксон	Характеристики					Водный объект							
	I	II	III	IV	V	Ш-о	Ш-NI	Ш-Pn	P	T	M	Оз-о	Оз-Sc
<b>CYANOPROKARYOTA</b> (CYANOBACTERIA)													
<b>Суанопhyceae</b>													
<i>Aphanocapsa planctonica</i> (G.M. Smith) Komárek & Anagnostidis [ <i>Microcystis pul- verea</i> f. <i>planctonica</i> (G.M. Smith) Elenkin]	P	k	i	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Nägeli	P	k	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Hapalosiphon pumilus</i> Kirchner ex Bornet & Flahault [ <i>H. fontinalis</i> Bornet]	B	k	–	–	st	–	–	–	–	–	3	3	4
<i>Heteroleibleinia kossinskajae</i> (Elenkin) An- agnostidis & Komárek	Ep	Ha	–	–	st	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Lemmermanniella pallida</i> (Lemmerm.) Geit- ler	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Leptolyngbya</i> sp.	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Merismopedia elegans</i> A. Braun ex Kütz.	P-B	k	i	ind	–	4	1	2	–	–	–	–	–
<i>Merismopedia smithii</i> De Toni [ <i>M. major</i> (G.M. Smith) Geitler]	P	b	i	–	–	1	1	1	–	1	–	–	–
<i>Oscillatoria</i> sp.	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Phormidium</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Snowella rosea</i> (J.W. Snow) Elenkin	P	b	i	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stigonema ocellatum</i> Thuret ex Bornet & Flahault	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–

Таксон	Характеристики					Водный объект							
	I	II	III	IV	V	III- o	III- NI	III- Pn	P	T	M	O <sub>3</sub> - o	O <sub>3</sub> - Sc
<b>EUGLENOPHYTA</b>													
<b>Euglenophyceae</b>													
<i>Biundula sphagnophila</i> (Christen) Cavalier-Smith. [ <i>Petalomonas sphagnophila</i> Christen]	–	b	–	acf	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Euglena</i> sp.	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Phacus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>Trachelomonas lacustris</i> Drezepolski	–	k	hb	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Trachelomonas</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–
<b>DINOPHYTA</b>													
<b>Dinophyceae</b>													
<i>Ceratium hirundinella</i> (O.F. Müll.) Dujardin	P	k	i	–	st-str	1	1	–	–	–	–	–	–
<i>Gloeodinium montanum</i> G.A. Klebs	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F. Müll.) Ehrenb.	P-B	k	i	–	st-str	–	–	–	1	–	–	–	–
<b>CHRYSOPHYTA</b>													
<b>Synurophyceae</b>													
<i>Mallomonas</i> cf. <i>caudate</i> Iwanoff [Ivanov]	P	k	i	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Mallomonas</i> sp. 1	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1	–	–
<i>Mallomonas</i> sp. 2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>Synura sphagnicola</i> (Korshikov) Korshikov	P	–	hb	acf	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<b>Chrysophyceae</b>													
<i>Dinobryon divergens</i> O.E. Imhof	P	k	i	ind	st-str	–	1	–	1	–	–	1	–
<i>Dinobryon sertularia</i> Ehrenb.	P	k	i	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Uroglena</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<b>BACILLARIOPHYTA</b>													
<b>Coscinodiscophyceae</b>													
<i>Aulacoseira</i> sp.	–	–	–	–	–	3	3	3	–	–	–	–	1
<i>Discostella pseudostelligera</i> (Hustedt) Houk & Klee [ <i>Cyclotella pseudostelligera</i> Hust.]	P	k	i	alf	st-str	1	1	–	–	–	–	–	1
<i>Discostella</i> sp.	–	–	–	–	–	2	2	2	–	–	–	–	1
<b>Fragilariophyceae</b>													
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	P	k	i	alf	st-str	4	2	3	–	–	–	–	–
<i>Belonastrum berolinensis</i> (Lemm.) Round & Maidana	B	k	i	alf	–	–	2	–	–	–	–	–	–
<i>Fragilaria acus</i> (Kütz.) Lange-Bert.	P	k	i	alf	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Fragilaria capucina</i> Desm.	P Ep L	k	hl	alf	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> (Kütz.) Lange-Bert.	P Ep L	k	i	alf	st-str	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	P	b	hl	alf	st	–	3	–	–	–	–	–	–
<i>Fragilariforma constricta</i> (Ehrenb.) D.M. Williams et Round	L	aa	i	acf	–	1	1	–	–	1	–	–	–
<i>Martyana martyi</i> (Herib.) Round	B Ep	b	i	alf	st-str	3	3	3	–	–	–	–	–
<i>Meridion circulare</i> (Greville) Agardh	B Ep P	k	hb	alf	str	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>Pseudostaurosira binodis</i> (Ehrenb.) Edlund	L Ep	k	i	alf	–	2	2	3	–	–	–	–	–
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grun.) Williams & Round	L Ep	k	i	alf	st-str	1	–	–	–	–	–	–	–



Таксон	Характеристики					Водный объект							
	I	II	III	IV	V	III- o	III- NI	III- Pn	P	T	M	O <sub>3</sub> - o	O <sub>3</sub> - Sc
<i>Pseudostaurosira subsalina</i> (Hustedt) E.A. Morales	B	k	hl	alf	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Staurosira construens</i> (Ehr.) Williams & Round	L Ep	k	i	alf	st-str	3	2	4	–	–	1	–	1
<i>Staurosira venter</i> (Ehr.) Cl. & Möll.	L Ep	k	i	alf	–	2	3	4	–	–	–	–	1
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenb.) D.M. Wil- liams & Round	P Ep	k	hl	alf	st-str	3	3	3	–	–	–	–	1
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenb.) D.M. Wil- liams & Round var. <i>lancettula</i> (Schumann) E.Y. Haworth & M.G. Kelly	P Ep L	b	hl	alf	–	2	–	3	–	–	–	–	–
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	P	b	i	ind	st-str	4	4	4	–	2	–	–	2
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	Ep P	aa	hb	acf	st-str	4	4	4	3	+	1	3	3
<i>Ulnaria amphirhynchus</i> (Ehrenb.) Compère & Bukhtiyarova	L Ep	k	i	alf	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Ulnaria danica</i> (Kütz.) Compère & Bu- khtiyarova	P	k	i	alf	–	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>Ulnaria delicatissima</i> var. <i>angustissima</i> (Grun.) Aboal & P.C. Silva	P	k	i	alf	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<b>Bacillariophyceae</b>													
<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grun.) Czarnecki var. <i>heterovalvum</i> (G. Krasske) D.B. Czar- necki	Ep L	k	i	alf	–	2	2	3	–	–	–	–	1
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarn.	Ep	k	i	alf	–	–	2	3	–	+	–	–	1
<i>Brachysira brebissonii</i> R. Ross	B	k	hb	acf	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cleve	B	k	hl	alf	st-str	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hust.) D.G. Mann et A.J. Stickle	B Ep	aa	i	ind	–	–	1	1	+	–	–	–	–
<i>Cocconeis euglypta</i> Ehrenberg [ <i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>euglypta</i> (Ehrenb.) Cleve]	Ep	k	i	alf	st-str	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Cocconeis lineata</i> Ehrenb. [ <i>C. placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehrenb.) Van Heurck]	Ep	b	i	alf	st-str	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Cymbella aspera</i> (Ehrenb.) H. Peragallo	Ep	aa	i	alf	st-str	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Cymbella cistula</i> (Ehr.) Kirchn.	Ep	k	i	alf	st-str	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Cymbopleura naviculiformis</i> (Auerswald) Krammer	Ep	b	i	alf	–	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>Encyonema elginense</i> (Krammer) D.G. Mann	Ep	k	i	alf	st	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch in Rabenh.) D.G. Mann	Ep	k	i	ind	st-str	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Epithemia turgida</i> (Ehr.) Kütz.	Ep	b	hl	alf	st	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Eunotia denticulata</i> (Bréb.) Rabenh.	L	aa	hb	acf	–	–	–	–	–	–	+	5	4
<i>Eunotia exigua</i> (Bréb.) Rabenh. var. <i>exigua</i>	L Ep	k	hb	acf	st-str	–	–	–	3	–	–	–	2
<i>Eunotia fallax</i> Cleve	Ep	k	hb	acf	str	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Eunotia flexuosa</i> (Bréb.) Kütz.	Ep	k	i	acf	str	–	–	–	3	–	–	–	–
<i>Eunotia lapponica</i> Grun. ex A. Cl.	L	aa	hb	acf	–	–	–	–	–	3	4	1	1
<i>Eunotia lunaris</i> (Ehrenb.) Grun.	L Ep	k	hb	acf	st	–	–	–	2	2	–	–	–
<i>Eunotia meisteri</i> Hust.	Ep	aa	hb	acf	str	–	–	–	3	–	–	–	–
<i>Eunotia minor</i> (Kütz.) Grun.	Ep	k	hb	acf	–	–	–	–	3	–	–	–	–
<i>Eunotia nymmanniana</i> Grun.	Ep	k	i	acf	–	–	–	–	–	4	–	2	3
<i>Eunotia paludosa</i> Grun.	–	k	hb	acf	str	–	–	–	2	5	5	3	3

Таксон	Характеристики					Водный объект							
	I	II	III	IV	V	III- o	III- NI	III- Pn	P	T	M	O3- o	O3- Sc
<i>Eunotia parallela</i> Ehrenb.	L Ep	b	i	ind	str	–	–	–	–	3	–	–	–
<i>Eunotia septentrionalis</i> Oestrup	L Ep	aa	i	acf	str	–	3	–	3	3	–	–	–
<i>Eunotia trinacria</i> Krasske	Ep	b	i	ind	–	–	–	–	1	–	1	–	2
<i>Eunotia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–
<i>Frustulia krammeri</i> Lange-Bert. et Metzeltin	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Frustulia saxonica</i> Rabenh.	B	aa	hb	acf	–	3	–	–	3	4	–	–	3
<i>Geissleria schoenfeldii</i> (Hustedt) Lange-Bert. & Metzeltin	Ep B	k	i	ind	–	1	1	–	–	–	–	–	–
<i>Gomphonema capitatum</i> Ehrenb.	Ep	b	i	alf	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Gomphonema clavatum</i> Ehrenb.	Ep	k	i	ind	str	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kütz.) Kütz.	Ep	k	i	ind	str	–	–	–	3	+	–	–	1
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenhorst	B	k	i	alf	st-str	2	1	2	–	–	–	–	–
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	B	k	i	alf	st-str	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Kobayasiella parasubtilissima</i> (Kobayasi & Nagumo) Lange-Bert.	–	–	–	–	–	2	–	–	2	4	4	3	3
<i>Lemnicola hungarica</i> (Grun.) F.E. Round & P.W. Basson	Ep	k	hl	alf	–	–	–	–	2	+	–	–	–
<i>Luticola mutica</i> (Kütz.) Mann	B Ep	k	hl	alf	st-str	–	–	–	–	–	1	–	–
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>	B Ep	k	i	alf	st-str	3	1	–	3	–	–	–	–
<i>Navicula radiosa</i> Kütz.	B Ep	b	i	ind	st-str	1	2	2	–	–	–	–	–
<i>Navicula rhynchocephala</i> Kütz.	B Ep	k	hl	ind	–	1	–	3	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia amphibia</i> Grun. var. <i>amphibia</i>	B Ep	k	i	alf	st-str	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Nitzschia</i> cf. <i>sublinearis</i> Hustedt	B	b	i	alf	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch	B	k	i	alf	–	3	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia linearis</i> (C. Agardh) W. Smith var. <i>linearis</i>	B	k	i	alf	st-str	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia perminuta</i> (Grun.) M. Peragallo	B	b	hl	alf	str	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch	B	k	i	alf	st	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia</i> sp. 1	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia</i> sp. 2	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Pinnularia brevicostata</i> Cleve	B	b	hb	acf	–	–	–	–	3	1	–	–	–
<i>Pinnularia crucifera</i> Cleve	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Pinnularia interrupta</i> W. Smith var. <i>interrupta</i>	B	k	i	ind	str	–	1	–	1	–	–	–	–
<i>Pinnularia macilenta</i> Ehrenb.	B	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehrenb.) Cleve var. <i>microstauron</i>	B	k	i	ind	st-str	–	–	–	–	3	–	–	–
<i>Pinnularia subcapitata</i> Gregory	B	k	hb	acf	st-str	–	–	–	3	3	–	–	–
<i>Pinnularia viridiformis</i> Krammer	B	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenb.	B	k	i	ind	st-str	–	2	–	2	–	–	–	–
<i>Pinnularia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Placoneis explanata</i> (Hustedt) Lange-Bert.	B	b	i	ind	–	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Planothidium ellipticum</i> (Cl.) Round et L. Bukhtiyarova	Ep	aa	i	alf	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Breb. ex Kütz.) Lange-Bert.	Ep	k	i	alf	–	2	1	–	2	–	–	–	–

Таксон	Характеристики					Водный объект							
	I	II	III	IV	V	III- o	III- NI	III- Pn	P	T	M	O <sub>3</sub> - o	O <sub>3</sub> - Sc
<i>Planothidium rostratum</i> (Ostrup) Lange-Bert.	Ep	k	i	alf	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Rossithidium linearis</i> (W. Sm.) Round et L. Bukhtiyarova	Ep	k	i	ind	–	1	1	–	–	–	–	–	–
<i>Sellaphora pupula</i> (Kütz.) Mereschkowsky	B	k	hl	ind	st	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>Stauroneis agrestis</i> Petersen	B	b	–	–	aer	–	–	–	3	+	–	–	–
<i>Stauroneis anceps</i> Ehrenb. var. <i>anceps</i>	B	k	i	ind	st-str	1	–	–	2	–	–	–	–
<i>Stauroneis anceps</i> var. <i>hyalina</i> Peragallo & Brun	B	b	i	alf	–	1	1	2	–	–	–	–	–
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenb. var. <i>phoenicenteron</i>	B	k	i	ind	st-str	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Stenopterobia curvula</i> (W. Smith) Krammer	L	b	hb	acf	–	1	–	–	–	+	–	–	–
<i>Stenopterobia delicatissima</i> (Lewis) Bréb.	B	k	hb	acf	str	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Surirella linearis</i> W. Smith var. <i>linearis</i>	B	b	i	acf	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Surirella linearis</i> W. Smith var. <i>constricta</i> Grunow	B	b	i	acf	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<b>XANTHOPHYTA</b>													
<b>Xanthophyceae</b>													
<i>Centrtractus belonophorus</i> (Schmidle) Lemm.	P	k	–	–	st-str	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tribonema angustissimum</i> Pascher	B	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	4
<i>Tribonema intermixtum</i> Pascher	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Tribonema vulgare</i> Pascher	P-B	–	i	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–
<b>CHLOROPHYTA</b>													
<b>Chlorophyceae</b>													
<i>Acutodesmus acutiformis</i> (Schröder) Tsarenko & D.M. John [ <i>Scenedesmus acutiformis</i> Schröder]	P-B	k	–	–	st-str	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (Turn.) Lemm.	P	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Bulbochaete</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Coelastrum astroideum</i> De-Not.	P	k	–	–	st-str	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	P-B	k	i	acf	st-str	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchner) Kuntze	P-B	k	i	ind	st-str	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Desmodesmus magnus</i> (Meyen) Tsarenko [ <i>Scenedesmus magnus</i> Meyen]	P	k	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Monactinus simplex</i> (Meyen) Corda [ <i>Pediastrum simplex</i> Meyen]	P-B	k	–	–	st-str	–	1	–	–	–	–	1	–
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korsch.) Hindák	P-B	k	–	–	st-str	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová	P-B	k	–	–	st-str	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Oedogonium itzigsohnii</i> De Bary ex Hirn	B	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3	3
<i>Oedogonium</i> sp.	B	–	–	–	–	–	1	1	–	+	–	–	–
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	P-B	k	i	ind	st-str	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	P	k	i	ind	st-str	1	1	1	–	–	–	–	–
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenb.) Ralfs	P-B	k	i	ind	st-str	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>Scenedesmus arcuatus</i> (Lemm.) Lemm.	P-B	k	i	–	st-str	–	1	1	–	–	–	–	–
<i>Scenedesmus caudato-aculeolatus</i> Chodat	P	k	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Scenedesmus obtusus</i> Meyen	P-B	Ha	–	–	st-str	–	–	1	–	–	–	–	–



Таксон	Характеристики					Водный объект							
	I	II	III	IV	V	III- o	III- NI	III- Pn	P	T	M	Oз- o	Oз- Sc
G.S.West) Compère [ <i>Xanthidium controversum</i> West & G.S.West]													
<i>Penium polymorphum</i> (Perty) Perty	B	k	–	–	st	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Pleurotaenium coronatum</i> (Bréb.) Rabenh.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Pleurotaenium minutum</i> f. <i>minus</i> (Raciborski) Kossinskaya	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	1	–	4
<i>Roya</i> cf. <i>pseudoclosterium</i> (J. Roy) West & G.S.West	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Spirogyra</i> sp.	B	–	–	–	–	–	1	–	–	4	–	–	–
<i>Staurastrum furcatum</i> var. <i>aciculiferum</i> (West) Coesel [ <i>S. aciculiferum</i> (West) O.F. Andersson]	P	k	hb	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Staurastrum gracile</i> Ralfs ex Ralfs	P	k	i	–	st	4	1	–	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum margaritaceum</i> Meneghini ex Ralfs	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	1
<i>Staurastrum muticum</i> Bréb. ex Ralfs	B	k	–	–	st	1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum orbiculare</i> Meneghini ex Ralfs	–	b	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Staurastrum paradoxum</i> Meyen ex Ralfs	P	k	i	–	st	1	1	–	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum petsamoense</i> Järnfelt	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum rotula</i> Nordstedt	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Staurastrum subgracillimum</i> West & G.S.West	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Staurastrum tetracerum</i> Ralfs ex Ralfs	P	k	i	–	st-str	3	1	3	–	–	–	1	–
<i>Staurodesmus mamillatus</i> var. <i>maximus</i> (West) Teiling	–	–	–	–	–	1	1	2	–	–	–	–	–
<i>Staurodesmus megacanthus</i> (Lund.) Thunm.	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs ex Ralfs) Bourrelly	P	k	i	–	–	1	–	3	–	–	–	–	–
<i>Tetmemorus brebissonii</i> Ralfs	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–
<i>Tetmemorus brebissonii</i> var. <i>minor</i> De Bary	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Tetmemorus granulatus</i> Bréb. ex Ralfs	P-B	–	i	acf	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Xanthidium antilopaeum</i> Kütz.	P	k	i	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Xanthidium</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	3
<i>Zygnema</i> sp.	B	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–

*Примечание.* В пределах каждой группы таксоны расположены в алфавитном порядке. Обозначения (здесь, в Таблицах 3.17 и 3.18 и на Рисунке 3.8). **Водные объекты болот:** III – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), Оз – болотное озерко, М – моховая мочажина, Т – проточная топь, Р – болотный ручей. **Биотопы:** о – открытые (незаросшие) участки водоёма, NI – заросли *Nuphar lutea*, Pn – заросли *Potamogeton natans*, Sc – заросли *Sphagnum cuspidatum*. **Эколого-географические характеристики** (по: Баринаева и др., 2006, с уточн. и доп.): I – местообитание (B – бентосный в широком смысле, связанный с субстратом; P – планктонный; P-B – планктонно-бентосный; Ep – эпифитный); II – распространение (k – космополит; b – бореальный; aa – аркто-альпийский; Ha – голарктический); III – галобность (i – олигогалоб-индифферент; hl – олигогалоб-галофил; hb – олигогалоб-галофоб); IV – отношение к pH (alf – алкалофил; ind – индифферент/нейтрофил; acf – ацидофил); V – реофильность (st – стоячий; str – текучий; st-str – стояче-текущий/индифферент; aer – аэрофил). Прочерк (–) – отсутствие сведений. Значение видов водорослей определяли по глазомерной шестибалльной шкале: 1 балл – единично (менее 10 организмов в препарате), 2 – редко (10 организмов в препарате), 3 – нередко (1–10 организмов в ряду препарата), 4 – часто (11–25 организмов в ряду препарата), 5 – очень часто (25–50 организмов в ряду препарата), 6 – в массе (более 50 организмов в ряду препарата). «+» – вид обнаружен в водоёме, но вне количественных учётов. Под организмом понимали одну свободноживущую клетку/трихом/колонию одного таксона.

**Видовой состав.** К настоящему времени в разных типах водных объектов бол. Ши-

ченгское обнаружено 200 видов (206 – с внутривидовыми таксонами) водорослей из 104 родов, 55 семейств, 13 классов, 9 отделов (Таблица 3.15): Cyanoprokaryota (12 видов, 11 родов, 9 семейств), Euglenophyta (5, 4, 3), Dinophyta (3, 3, 3), Chrysophyta (7, 4, 4), Bacillariophyta (92 (96 с внутривидовыми таксонами), 43, 21), Xanthophyta (4, 2, 2), Rhodophyta (1, 1, 1), Chlorophyta (25, 14, 6), Streptophyta (51 (53 с внутривидовыми таксонами), 22, 6). В пределах данного болота впервые была зафиксирована бесцветная эвгленовая водоросль *Biundula sphagnophila* (Christen) Cavalier-Smith. [= *Petalomonas sphagnophila* Christen] – новый для альгофлоры России вид (Капустин *и др.*, 2016; Рисунок 3.6).

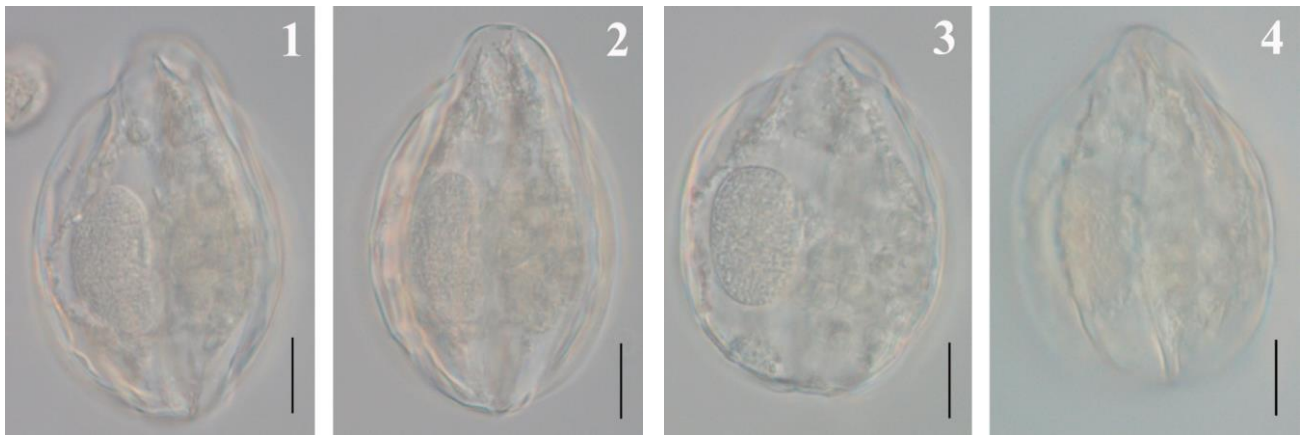


Рисунок 3.6. Клетки *Biundula sphagnophila* при разном фокусе (по: Капустин *и др.*, 2016)  
Примечание. Масштабная линейка 10 мкм.

Исследования на данном болоте позволили выявить также ещё 35 видов и 5 внутривидовых таксонов, являющихся новыми для альгофлоры Вологодской обл. (Cyanoprokaryota – 2 вида, Dinophyta – 1; Bacillariophyta – 9, Xanthophyta – 1, Chlorophyta – 3, Streptophyta – 19). Полный перечень новинок для биоты области приведён в Приложении Б. Все обнаруженные виды являются новыми для Сямженского р-на, а также для ландшафтного заказника «Шиченгский». Среди водорослей встречены и истинно редкие виды, например, *Eunotia septentrionalis* и *Stenopterobia curvula*, включённые в «красные списки/листы» некоторых европейских стран (Lange-Bertalot, Steindorf, 1996; Siemińska, 2006), а также макрофитная *Chara strigosa*, внесённая в Красную книгу РФ (2008).

Также в пробах фитопланктона с бол. Шиченгское (2012 и 2013 гг.), с помощью сканирующей электронной микроскопии, было обнаружено 45 морфотипов стоматоцист (18 неорнаментированных и 27 орнаментированных). Лишь 5 морфотипов удалось сопоставить с описанными в литературе: 1–2) №1 Duff & Smol 1988 emend. Zeeb & Smol 1993 и №9 Duff & Smol, 1988 emend. Zeeb & Smol 1993 широко распространены в мире и, по всей видимости, продуцируются несколькими видами, включая *Paraphysomonas* spp.,

*Chrysolepidomonas dendrolepidota* Peters et Andersen (Duff *et al.*, 1995) и *Synura leptorrhabda* (Asmund) K.H. Nicholls; 3) №234 Duff *et al.* 1995 также продуцируют несколько видов рода *Paraphysomonas*, в том числе *P. vestita* (A. Stokes) De Saedeleer; 4) №86 Duff & Smol 1991 – одна из самых распространённых в исследованных болотных водоёмах с высокими показателями частоты встречаемости; стоматоцисту образует ацидофильная золотистая водоросль (Duff, Smol, 1991; Rybak *et al.*, 1991); 5) №1 Wolowski & Płachno 2005 описан из ловушек хищных растений *Genlisea* spp., культивируемых в Ягеллонском университете (г. Краков, Польша) (Płachno, Wolowski, 2005), вероятно эту стоматоцисту образует ацидофильный/ацидобионтный вид. Наибольшим богатством стоматоцист отличались сфагновые мочажины, где были найдены все морфотипы, проточная топь и болотный ручей оказались гораздо беднее в этом плане.

Описание новых для науки морфотипов стоматоцист золотистых водорослей, имеющих настоящий комплексный воротничок, приведено отдельно (см. Приложение Г) на основании нашей статьи (Karustin *et al.*, 2016).

Содержание хлорофилла “a”. Одной из основных задач, поставленных нами при изучении планктонных сообществ бол. Шиченгское, была необходимость провести оценку продукционных возможностей водорослевых ценозов в разных типах водных объектов. Для её решения нами на протяжении трёх вегетационных сезонов 2012–2014 гг. изучалось содержание хлорофилла “a” в планктоне. Данный показатель является важной характеристикой биомассы альгоценозов (Минеева, 2009; Сигарёва, 2012 и др.) и часто более корректно отражает наличие фотосинтетически активных клеток, чем биомасса, рассчитанная на основе количества клеток. Концентрация хлорофилла “a” также широко используется для расчётов первичной продукции планктона.

Динамика содержания пигментов в водных объектах бол. Шиченгское представлена в Таблице 3.16. Для всех анализируемых объектах, как правило, выражен весенний минимум (в мае), а летом и осенью концентрация хлорофилла значительно выше. По концентрации пигментов болотный ручей может быть охарактеризован в качестве мезотрофного как по средним показателям, так и по фиксируемым в различные сроки величинам (не превышали 10 мкг/л хлорофилла “a”). В центральном внутриболотном озере (оз. Шиченгское) наблюдались высокие значения хлорофилла, соответствующие евтрофному статусу (13–22 мкг/л). При этом степень зарастания практически не сказалась на концентрации пигментов в озёрных водах.

В смешанных водных объектах болота, которые будучи мелководными вторичными объектами, испытывающими очень серьёзные колебания уровня воды и её объёма в течение сезона, концентрации пигментов были значительно выше. Заметим, что на определения хлорофилла могло оказывать влияние развитие нитчатых водорослей (в общей продуктивности могли доминировать перифитонные/бентосные водоросли). В проточной топи значения хлорофилла “*a*” варьировали в широких пределах (от 3 до 165 мкг/л). Это, возможно, было связано со значительными сезонными колебаниями уровня болотно-грунтовых вод (обводнением ранней весной и поздней осенью, когда наблюдались низкие значения, и пересыханием в летне-осенний период и сопровождающимся развитием нитчатых бентосных водорослей). Топь следует считать евтрофным местообитанием.

Таблице 3.16 – Содержание хлорофилла “*a*” (мкг/л) в разных типах водных объектов бол. Шиченгское

Водный объект	2012				2013			2014		
	VI	VII	VIII	IX	V	VI	IX	V	VI	IX
оз. Шиченгское (открытые участки)	–	–	22,1	–	–	–	–	–	14,3	–
оз. Шиченгское (заросли)	–	–	20,1	–	–	–	–	–	12,8	–
оз. Полянок (открытые участки)	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4	–
болотный ручей	1,5	1,4	5,4	0,1	0,6	2,4	1,3	0,4	5,1	1,6
проточная топь	12,5	19,4	10,4	3,0	9,5	3,2	12,5	14,7	135,7	165,0
моховая мочажина	21,4	29,6	123,1	18,6	1,3	24,4	38,0	137,2	50,6	31,0

Шейхцериёво-сфагновые мочажины бол. Шиченгское характеризовалась высокими концентрациями пигментов (от 1 до 136 мкг/л), соответствующими евтрофному статусу во все сроки наблюдений (за исключением мая 2013 г.). Высокие значения хлорофилла “*a*” были отмечены и для мочажин других верховых болот Вологодской обл.: бол. Котрас (Грязовецкий р-н; 2012 г.; 40 мкг/л), бол. Становое (там же; 2012 г.; 58 мкг/л) и бол. Алексеевское-1 (Сокольский р-н; 2014 г.; 10–42 мкг/л). На последнем болоте было зафиксировано, что средние концентрации пигментов возрастали от сильнообводнённых (12 мкг/л), к средне- (18 мкг/л) и слабообводнённым (25 мкг/л) мочажинам.

Таким образом, содержание хлорофилла “*a*” (следовательно и трофия исследованных водных объектов) увеличивается в ряду краевое глубокое озеро → болотный ручей → центральное мелководное озеро → проточная топь → сфагновая мочажина. Однако, следует не забывать, что для последних двух типов болотных водоёмов характерна значительная вариабельность в концентрации пигментов в течение вегетационного сезона.



В целом, увеличение значений пигментных характеристик фитопланктона в данном ряду (первичные → вторичные объекты) совпадает с увеличением кислотности вод и уменьшения их цветности. Подобная закономерность была отмечена на внутриболотных озёрах Дарвинского заповедника (имеющих диапазон рН воды от 3,9 до 8,4) (Минеева, 1993, 1994; Корнева, 2015).

Ранее при работах на болотных озёрах Владимирской обл (Гусев, 2008) было рассчитано ассимиляционное число (32 мкгС/мкгХЛ\*сут), которое будет корректно использовать и при предварительной оценке продукционных возможностей болотных экосистем Вологодской обл. Оно практически не отличается от средних величин (~30 мкгС/мкгХЛ\*сут) для большинства водоёмов умеренной зоны (Бульон, 1997). Согласно принятой нами величине (32 мкгС/мкгХЛ\*сут) суточная удельная продукция ( $A_{\max}$ ) в эпилимнионе оз. Шиченгского варьирует от 410 до 706 мгС/м<sup>3</sup>\*сут, в проточной топи составляют 25–5280 мгС/м<sup>3</sup>\*сут, сфагновой мочажине – 41–3940 мгС/м<sup>3</sup>\*сут. Схожие значения ( $A_{\max}=323\text{--}1352$  мгС/м<sup>3</sup>\*сут.) получены и для различных по степени обводнения шейхцериево-сфагновых мочажинах бол. Алексеевское-1 (съёмка 2014 г.).

Данные результаты стоит рассматривать как первые сведения о содержании и динамике хлорофилла “a” сфагновых болот Вологодской обл. Материалы дают возможность утверждать, что водоросли являются важным структурным компонентом болотных водных объектов, а их продукционные возможности зависят от типологии местобитаний и подвержены сезонным и межгодовым колебаниям.

Структура альгофлоры. Экспресс-оценка биомассы фитопланктона методом концентрации показала, что существуют различия между альгоценозами разных типов водных объектов болот. Для сравнения/оценки вклада отдельных групп в сложение биомассы водорослевых сообществ, а также биоразнообразия, формирующееся в разных типах объектов, в июле 2015 г. была проведена дополнительная гидробиологическая съёмка. Ниже приведены основные результаты этой работы (Стерлягова *и др.*, 2016; Philippov *et al.*, 2021).

Всего в 2015 г. в пяти типах водных объектов бол. Шиченгское (центральное болотное озеро, болотный ручей, проточная топь, сфагновая мочажина, болотное озерко) было выявлено 174 вида (181 вид с внутривидовыми таксонами) водорослей из 94 родов, 47 семейств, 25 порядков, 12 классов, 8 отделов (Таблица 3.17).

Анализ выявленного видового состава водорослей показал, что альгофлора иссле-

двух водных объектов вполне подчиняется распределению Виллиса (Рисунок 3.7), и, следовательно, составляет систему, которую можно анализировать с позиций системного анализа, характеризуя качественные параметры (таксономический состав, видовое обилие) и структурные показатели (видовое разнообразие) (Баринаева *и др.*, 2006).

Таблица 3.17 – **Распределение групп водорослей по типам водных объектов бол. Шиченгское** (июль 2015 г.)

Отдел	Водный объект					Болото в целом
	Ш	Р	Т	М	Оз	
Суанопрокариота	6	2	2	1	1	10
Euglenophyta	3	–	–	2	–	4
Dinophyta	1	1	–	–	–	2
Chrysophyta	3	3	1	2	1	6
Bacillariophyta	56	30	24	8	21	90
Xanthophyta	1	–	–	1	3	4
Chlorophyta	19	–	1	1	4	23
Streptophyta	14	1	15	2	18	42
<i>Всего</i>	<b>103</b>	<b>37</b>	<b>43</b>	<b>17</b>	<b>48</b>	<b>181</b>

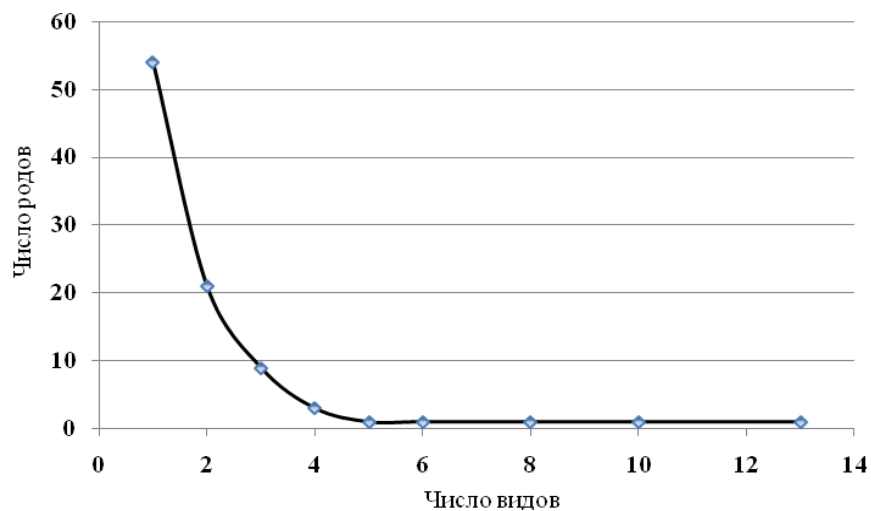


Рисунок 3.7 – **Зависимость Виллиса для альгофлоры водных объектов бол. Шиченгское**

Наибольшим видовым богатством характеризуется отдел Bacillariophyta (90 видов с внутривидовыми таксонами), далее по насыщенности видами располагаются Streptophyta – 42, Chlorophyta – 23, Суанопрокариота – 10, Chrysophyta – 6, Xanthophyta – 4, Euglenophyta – 4, Dinophyta – 2, что свидетельствует о богатстве изученных отделов водорослей и достаточно высоком уровне таксономического разнообразия альгофлоры в целом. Основу таксономической структуры исследуемых отделов водорослей формируют 10 семейств: Desmidiaceae (31 таксон рангом ниже рода), Fragilariaceae (19), Eunotiaceae (13), Scenedesmaceae (12), Bacillariaceae (9), Сymbellaceae, Pinnulariaceae, Naviculaceae (по 6), Mesotaeniaceae (5), Hydrodictyaceae (4). Остальные семейства включают 38,7%

выявленных таксонов водорослей.

Наибольшим разнообразием отличаются диатомовые (Bacillariophyta) и стрептофитовые (Streptophyta), что характерно для болот, в особенности верховых (Паламар, 1954). Высокое разнообразие представителей сем. Desmidiaceae вполне можно объяснить их хорошим приспособлением к природным особенностям болотных водных объектов (в том числе, связанных с бедностью вод минеральными веществами) (Лукницкая, 2005; Анисимова, 2017; Brook, 1981). Кроме того, десмидиевые в северных широтах приурочены в основном к заболоченным местообитаниям (Гецен *и др.*, 1994).

В десятку ведущих родов входят *Eunotia* (13 видов и внутривидовых таксонов), *Staurastrum* (10), *Nitzschia* (8), *Scenedesmus* (6), *Pinnularia* (5), *Actinotaenium*, *Fragilaria* и *Stauroneis* (по 4), *Cosmarium* и *Navicula* (по 3), которые в сумме дают 60 видов с разновидностями и формами (33,1% общего таксономического разнообразия водорослей). Характерной чертой бореальных флор является существенное количество одновидовых семейств и родов. В анализируемой альгофлоре их доля составила 42,6% от числа семейств и 58,5% от числа родов, соответственно.

Географический анализ выполнен для 132 таксонов, сведения о которых были найдены. Значительная часть видов относится к космополитам (97), что в целом характерно для альгофлоры большинства водных объектов умеренной зоны. Относительно немного бореальных (23) и аркто-альпийских (10) видов. Всего 2 таксона водорослей ограничены голарктическим распространением.

По экологическим группам (сведения по приуроченности к определенной группе обнаружены лишь для 139 видов) среди водорослей преобладают бентосные (включая литоральные) – 64 и эпифитные – 48, а также относительно многочисленны планктонные – 33 и планктонно-бентосные – 20; по отношению к кислотности среды (сведения известны для 98 видов): алкалифилы – 45, индифференты – 27 и ацидофилы – 26; по отношению к солёности среды (сведения известны для 113 видов): индифференты – 81, галофобы – 20, галофилы – 12.

Исследованные водные объекты довольно сильно отличаются друг от друга по видовому составу водорослей (Таблица 3.15). Всего один вид – диатомея *Kobayasiella parasubtilissima* – является общим для всех анализируемых типов объектов. В сравнительном плане, наибольшее видовое разнообразие выявлено для **центрального болотного озера** (оз. Шиченгское) – 103 вида с внутривидовыми таксонами (Таблица 3.15).

Как и для всего болота в целом, для него характерно преобладание диатомей, а также зелёных и стрептофитовых водорослей. В озере стабильно во всех пробах с обилием 4 балла (часто, субдоминанты) встречались диатомеи *Tabellaria flocculosa* и *T. fenestrata*. Также обилия до 4 баллов достигали *Merismopedia elegans*, *Asterionella formosa*, *Stauroneis construens*, *S. venter*, *Staurastrum gracile*. Такое высокое разнообразие, по всей видимости, связано с размерами водоёма, его хорошей прогреваемостью, наличием открытых и заросших участков, где выполнялись сборы.

В **болотном ручье** отмечено 37 видов и внутривидовых таксонов водорослей [всего 38 за весь период исследований] (Таблица 3.15), многие из которых встречались единично. Явных доминантов не выявлено, но с обилием 3 балла встречаются 12 видов диатомей (*Tabellaria flocculosa*, *Eunotia exigua* var. *exigua*, *E. flexuosa*, *E. meisteri*, *E. minor*, *E. septentrionalis*, *Gomphonema parvulum*, *Frustulia saxonica*, *Pinnularia brevicostata*, *P. subcapitata*, *Navicula cryptocephala* var. *cryptocephala*, *Stauroneis agrestis*). Заметим, что в ручье в больших количествах развивались железобактерии *Leptothrix ochracea* (Roth) Kütz.

В **проточной топи** обнаружено 43 вида с внутривидовыми таксонами [всего 62 за весь период исследований] (Таблица 3.15). В доминирующей комплекс, как и в мочажине, входит *Eunotia paludosa*, а среди субдоминантов (4 балла) – *Eunotia nymanniana*, *Cocconeis lineata*, *Frustulia saxonica*, *Kobayasiella parasubtilissima*, *Spirogyra* sp., *Closterium striolatum*. Ещё 5 видов диатомовых водорослей (*Eunotia lapponica*, *E. parallela*, *E. septentrionalis*, *Pinnularia microstauron*, *P. subcapitata*) имели обилие в 3 балла.

В **сфагновой мочажине** выявлено лишь 17 видов водорослей с внутривидовыми таксонами [всего 25 за весь период исследований] (Таблица 3.15). По сравнению с озерком и озером комплекс доминантов сменяется и с обилием 5 баллов встречается только один вид диатомей – *Eunotia paludosa*. В комплекс субдоминантов входили ещё два вида с обилием 4 балла (*Eunotia lapponica* и *Kobayasiella parasubtilissima*) и два вида с обилием 3 балла (*Hapalosiphon pumilus* и *Oedogonium itzigsohnii*).

Во **вторичном болотном озерке** обнаружено 48 видов с внутривидовыми таксонами водорослей (Таблица 3.15). На первом месте по числу таксонов стоят диатомеи, на втором – водоросли из отдела Streptophyta. В доминирующей комплекс с обилием 5 баллов входят *Eunotia denticulata* и *Vambusina borneri*. Среди субдоминантов отмечены *Hapalosiphon pumilus*, *Tribonema angustissimum* и *Pleurotaenium minutum* f. *minus*. С оби-

лием 3 балла также встречаются *Tabellaria flocculosa*, *Eunotia paludosa*, *Kobayasiella parasubtilissima*, *Oedogonium itzigsohnii*, *Netrium oblongum* var. *cylindricum*, *Closterium acutum*.

Уменьшение общего таксономического разнообразия и смена доминирующих комплексов в разных типах водных объектах болота связана с изменением физико-химических свойств болотных вод. Прежде всего, это относится к уменьшению цветности вод и увеличению их кислотности (Филиппов, 2014а; Philippov, Yurchenko, 2020). Схожая картина наблюдалась и на болотных озёрах Дарвинского заповедника (Корнева, 2015), где было зафиксировано, что при значениях pH ~4,5 и в условиях высокой прозрачности воды увеличивается доля кислототолерантных видов, часть из которых относится к микрофитобентосу, обитателям фитообрастаний и факультативным планктерам.

Проведённый кластерный анализ (Рисунок 3.8) показал низкую степень сходства рассматриваемых альгофлор ( $K_{sc}=0,14-0,33$ ). В отдельные кластеры выделились стоячие (мочажина и озерко) и слабопроточные (топь и ручей) водные объекты. Низкое сходство малых болотных водных объектов связано с различным гидрохимическим режимом, степенью зарастания, а следовательно с наличием определённого диапазона микроусловий. Оз. Шиченгское имеет наиболее своеобразную альгофлору ( $K_{sc}=0,14$ ), что легко объясняется значительными размерами, более нейтральными и слабоминерализованными водами, наличием участков открытой воды и зарослей гидрофитов.

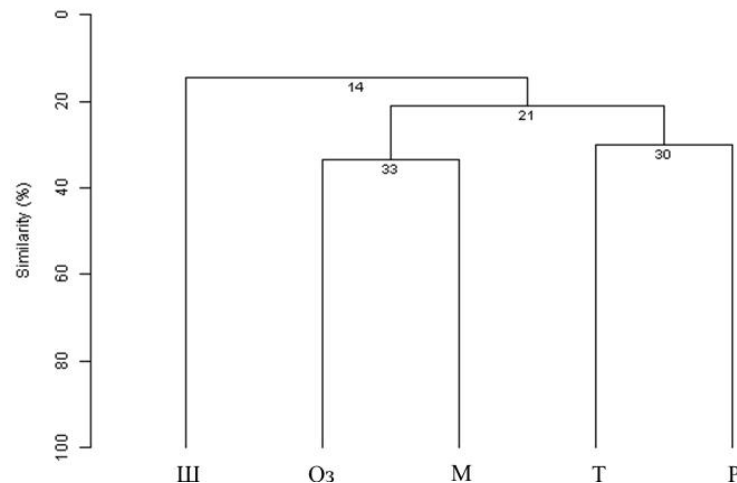


Рисунок 3.8. Кластерный анализ альгофлор бол. Шиченгское по количественным признакам с использованием индекса Съёренсена-Чекановского (среднее расстояние)

*Примечание.* Водные объекты болот: Ш – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), Оз – болотное озерко, М – моховая мочажина, Т – проточная топь, Р – болотный ручей.

Помимо различий в составе видов, водные объекты болот разных типов отличаются и по количественным характеристикам (численность и биомасса). Ниже рассмотрим данный тезис на основании анализа биомассы основных групп водорослей (Таблица 3.18).

Таблица 3.18 – Биомасса водорослей (г/л) в разнотипных водных объектах болота (июль 2015 г.)

Отдел	Водный объект							
	Ш-о	Ш-Нl	Ш-Рn	Р	Т	М	Оз-о	Оз-Sc
Цуанопрокариота	0,006 ±0,008	0,035 ±0,037	–	0,0005 ±0,0003	–	–	0,009 ±0,019	0,009 ±0,006
Вациллариифиты	0,393 ±0,732	3,637 ±3,491	0,656 ±1,012	0,069 ±0,103	0,850 ±0,442	2,302 ±0,690	0,275 ±0,270	0,021 ±0,042
Хлорофиты	0,097 ±0,086	0,161 ±0,080	0,441 ±0,714	–	0,005 ±0,010	–	0,632 ±0,910	0,024 ±0,027
Стрептофиты	0,334 ±0,231	0,440 ±0,464	0,469 ±0,667	0,620 ±0,754	13,813 ±5,014	0,120 ±0,83	6,150 ±5,394	1,510 ±0,897
Хантофиты	–	–	–	–	–	0,366 ±0,290	0,028 ±0,034	0,090 ±0,107
Хризифиты	0,028 ±0,055	0,060 ±0,088	0,006 ±0,012	0,106 ±0,135	0,075 ±0,149	2,198 ±3,665	0,055 ±0,110	0,128 ±0,256
Динафиты	0,141 ±0,283	–	–	0,171 ±0,343	–	–	–	–
Еугленифиты	–	–	–	–	–	0,268 ±0,313	0,088 ±0,177	–
<i>Всего</i>	<b>0,999</b> ±0,943 <sup>a</sup>	<b>4,338</b> ±3,949 <sup>ab</sup>	<b>1,573</b> ±1,551 <sup>a</sup>	<b>0,968</b> ±0,926 <sup>a</sup>	<b>14,743</b> ±5,137 <sup>b</sup>	<b>5,252</b> ±4,263 <sup>ab</sup>	<b>7,237±</b> <b>5,414<sup>ab</sup></b>	<b>1,782</b> ±0,650 <sup>a</sup>

*Примечание.* Данные представлены в виде среднего арифметического и стандартного отклонения. Сокращения для водных объектов и биотопов приведены в примечании к Таблице 3.15. Буквенные индексы присвоены значениям по результатам дисперсионного анализа (критерии Краскела-Уоллиса и Уилкоксона – Манна – Уитни).

Дисперсионный анализ выявил статистически значимые различия (критерий Краскела-Уоллиса,  $p < 0,05$ ) станции между собой по биомассе общего числа клеток в всех пробах. Парное сравнение станций с помощью критерия Уилкоксона – Манна – Уитни показало, что по данному параметру станции разделяются на две гомогенные группы. Первая гомогенная группа образована альгоценозами открытых и заросших *Potamogeton natans* участков оз. Шиченгское, болотным ручьём и озерком со *Sphagnum cuspidatum*, вторую группу представляет лишь проточная топь. Альгофлоры сфагновой мочажины, незаросших участков вторичного озера и заросшего *Nuphar lutea* участка оз. Шиченгское не отличаются от обеих гомогенных групп (Таблица 3.18).

В разных типах объектов наблюдаются значительные колебания биомассы водорослей. Так, в первичных водных объектах они ниже, нежели во вторичных: 0,99–4,34 г/л – болотное озеро, 0,97 г/л – болотный ручей; 5,25 г/л – сфагновая мочажина, 14,74 г/л – проточная топь. Частично это можно объяснить уменьшением общих размеров и глубин, увеличение степени зарастания, что приводит к уменьшению объёма свободной воды. Биомасса в различных типах водных объектов складывается благодаря участию водорослей, относящихся к разным отделам: 1) в оз. Шиченгское основу биомассы формируют Bacillariophyta, Streptophyta, Chlorophyta, при этом не обнаружены жёлтозелёные и

эвгленовые водоросли; 2) в болотном ручье основу биомассы формируют Streptophyta, не обнаружены зелёные, жёлтозелёные и эвгленовые водоросли; 3) в проточной топи основу биомассы формируют Streptophyta, не обнаружены синезелёные, жёлтозелёные, динофитовые и эвгленовые водоросли; 4) в сфагновой мочажине основу биомассы формируют Bacillariophyta и Chrysophyta, не обнаружены синезелёные, зелёные и динофитовые водоросли. Подобные различия указывают на наличие индивидуального диапазона экологических условий в каждом типе болотных водоёмов и водотоков.

Таким образом, исследования позволили получить первые материалы о видовом разнообразии водорослей одного верхового болота Вологодской обл., а также сведения об их экологических и биотопических предпочтениях, продукционных возможностях фитопланктона разных типов болотных водных объектов. Было установлено, что изменение условий среды приводит к существенным внутренним перестройкам планктонных комплексов водорослей болот. Так в ряду первичные → вторичные болотные водные объекты уменьшается видовое богатство альгоценозов, увеличивается их продуктивность, сменяется доминирующий комплекс видов. В значительной мере это объясняется тем, что в ходе эволюции болота и её поверхностной гидрографической сети происходит увеличение кислотности вод (за счёт увеличения активности сфагновых мхов) и уменьшения её цветности. Уменьшение размеров водных объектов болот и глубин в них увеличивает сезонные колебания значений численности и биомассы альгоценозов.

### **3.6.2. Бактерио- и вириопланктон**

Микробиологические исследования на бол. Шиченгское было связано с изучением количественного распределения, биомассы бактерий, численности вирусов и вирус-индуцированной смертности бактериопланктона, сезонной динамики микробиологических показателей в разных типах болотных водных объектов (Стройнов, 2015; Стройнов, Филиппов, 2015, 2016, 2017а, 2017б; Филиппов *и др.*, 2015).

Бактериальные параметры разнотипных водных объектов болота в 2012 г. характеризовались большой вариабельностью. Максимальная общая численность бактерий достигала  $93 \times 10^6$  кл/мл, а их биомасса –  $3400 \text{ мгС/м}^3$ . В количественном распределении и бактерий, и вирусов наблюдаются определённые закономерности (Рисунок 3.9). Так, в наиболее стабильных по абиотическим условиям моховых мочажинах средние значения микробиологических показателей не столь сильно варьируют в течение сезона. В болот-

ном ручье наблюдались самые низкие средние значения численности бактерий, вирусов и вирусной заражённости бактерий. Проточная топь занимает промежуточное положение, однако уровень инфицирования бактерий в ней оказался самым высоким, а в отдельные периоды биомасса бактериопланктона превышала таковую в мочажинах (Рисунок 3.10). Определённая унификация наступает в начале лета и осенью. В первом случае огромные численности бактерий и относительно равномерное распределение их во внутриболотных водных объектах могут быть связаны с весенними паводками. Осенью, по мере снижения температуры, численность и биомасса бактерий уменьшаются во всех водных объектах верхового болота. Оз. Шиченгское в июле по общей численности и биомассе бактерий занимало промежуточное положение между ручьём и топью с одной стороны, и мочажинной с другой.

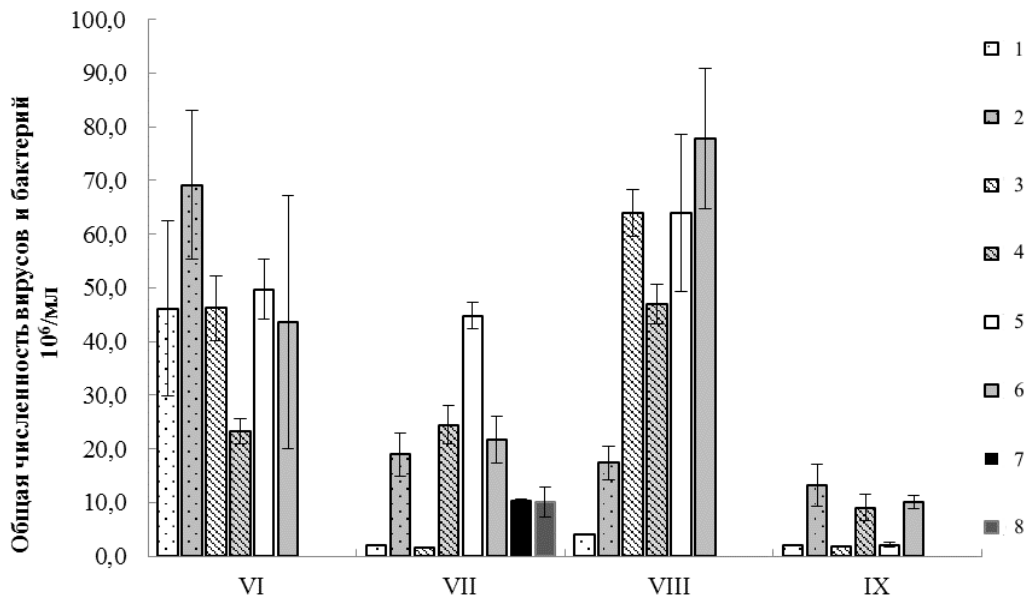


Рисунок 3.9 – **Общая численность бактерий и вирусов в водных объектах бол. Шиченгское в 2012 г.**

*Примечание.* Условные обозначения: 1 – численность бактерий, болотный ручей; 2 – количество вирусов, болотный ручей; 3 – численность бактерий, проточная топь; 4 – количество вирусов, проточная топь; 5 – численность бактерий, сфагновая мочажина; 6 – количество вирусов, сфагновая мочажина; 7 – численность бактерий, болотное центральное озеро; 8 – количество вирусов, болотное центральное озеро. По оси абсцисс указаны медианные значения, планки погрешности – первая и третья квартиль.

В 2013–2014 гг. разброс значений был существенно ниже ( $1,3\text{--}20,1 \times 10^6$  кл/мл). В целом сезонная изменчивость характеризовалась низкими значениями весной, летним пиком и несколько меньшими величинами осенью. Изменения в концентрации микробиоты в воде мочажины и топи может быть связано с их обводнённостью. В течении всего периода исследования, бактериопланктон был, в основном представлен небольшими одиночными клетками, на долю которых приходилось 75–97% численности и 62–93% биомассы.



В отдельные периоды существенного развития достигали крупные палочковидные (до 14% численности и 29% биомассы) и ассоциированные с детритом бактерии (до 19% и 22%, соответственно) (Стройнов, Филиппов, 2017а, с доп. и уточн.).

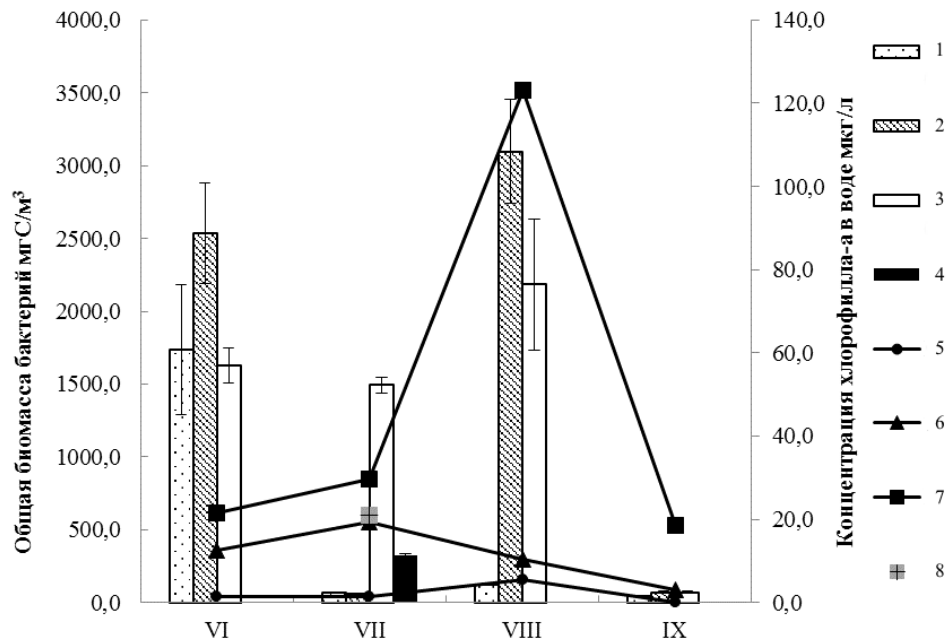


Рисунок 3.10. Биомасса бактериопланктона и концентрация хлорофилла “а”

Примечание. Условные обозначения: 1 – биомасса бактерий, болотный ручей; 2 – биомасса бактерий, проточная топь; 3 – биомасса бактерий, сфагновая мочажина; 4 – биомасса бактерий, болотное центральное озеро; 5 – хлорофилл “а”, болотный ручей; 6 – хлорофилл “а”, проточная топь; 7 – хлорофилл “а”, сфагновая мочажина; 8 – хлорофилл “а”, болотное центральное озеро. По оси абсцисс указаны медианные значения, планки погрешности – первая и третья квартиль.

Количество вириопланктона ( $5,4\text{--}152 \times 10^6$  кл $\times$ мл) находилось в пределах значений, обычно регистрируемых в пресных водоёмах (Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004; Peduzzi, Luef, 2009), однако соотношение числа вирусов и бактерий оказалось очень низким: в отдельные периоды бактерии в топях и мочажинах превосходили по численности вирусов (Таблица 3.19). Между численностью вирусов и бактерий наблюдалась сильная корреляция<sup>31</sup> ( $r=0,72$ ,  $p<0,05$ ,  $n=12$ ), тем не менее, характер сезонных изменений отличался (Рисунок 3.10).

Статистически значимой зависимости бактериальных и вирусных параметров от содержания в воде хлорофилла “а” обнаружить не удалось, однако в водах бол. Шиченгское содержалось значительное количество растворённых органических веществ. Значения перманганатной окисляемости во всех внутриболотных водоёмах в течение всего периода исследования (за исключением ручья в июне) (Филиппов, 2014а; Philip-

<sup>31</sup> Статистический анализ данных проводили с использованием программы STATISTICA. При установлении корреляционных зависимостей между параметрами использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена для уровня значимости 0,05.

ров, Yurchenko, 2020) соответствовали уровню гипертрофных вод, следует, однако отметить, что значительную часть растворённых органических веществ могли составлять трудно разлагаемые соединения, такие как гуминовые кислоты (в особенности фульвокислоты) (Савичев, 2009; Васильчук, Осипенко, 2010). В болотных водах содержалось значительное количество нитратов, между их концентрацией в воде и численностью вирусов и бактерий, а также биомассой бактериопланктона в 2012 г. наблюдалась положительная корреляция. Однако в 2013–2014 гг. статистически значимой корреляции между численностью бактерий и содержанием нитратов в воде обнаружено не было.

Таблица 3.19 – Соотношение количества вирусов и бактерий (VBR), процент видимых инфицированных клеток (FVIC), процент инфицированных клеток (FIC) и вирус-индуцированная гибель бактерий (VMB, % от бактериальной продукции) (бол. Шиченгское, съёмка 2012 г.) (по: Стройнов, Филиппов, 2017а)

Водный объект	Месяц	VBR	FVIC	FIC	VMB
болотный ручей	VI	<u>1,5</u>	<u>0,00 %</u>	<u>0,00 %</u>	<u>0,00 %</u>
		1,1 – 1,8	0,00 – 0,10 %	0,00 – 0,71 %	0,00 – 0,72 %
<u>0,6</u>		<u>0,10 %</u>	<u>0,71 %</u>	<u>0,72 %</u>	
0,3 – 0,8					
<u>1,0</u>		<u>0,05 %</u>	<u>0,35 %</u>	<u>0,36 %</u>	
0,4 – 1,6		0,00 – 0,10 %	0,00 – 0,71 %	0,00 – 0,72 %	
проточная топь	VII	<u>8,8</u>	<u>0,00 %</u>	<u>0,00 %</u>	<u>0,00 %</u>
болотный ручей		5,1 – 18,8	0,00 – 0,38 %	0,00 – 2,63 %	0,00 – 2,76 %
		<u>14,9</u>	<u>0,87 %</u>	<u>5,99 %</u>	<u>6,70 %</u>
проточная топь		10,7 – 19,1	0,73 – 1,00 %	5,09 – 6,89 %	5,59 – 7,82 %
моховая мочажина	<u>0,5</u>	<u>0,45 %</u>	<u>4,30 %</u>	<u>4,66 %</u>	
	0,3 – 0,8	0,40 – 0,50 %	3,50 – 5,09 %	3,73 – 5,59 %	
болотное озеро (оз. Шиченгское)	<u>1,0</u>	<u>0,70 %</u>	<u>5,10 %</u>	<u>5,60 %</u>	
	0,1 – 4,3	0,50 – 1,10 %	3,50 – 7,40 %	3,70 – 8,40 %	
болотный ручей	VIII	<u>4,3</u>	<u>0,13 %</u>	<u>0,95 %</u>	<u>0,96 %</u>
		2,9 – 5,6	0,00 – 0,67 %	0,00 – 4,64 %	0,00 – 5,05 %
проточная топь		<u>0,8</u>	<u>0,33 %</u>	<u>2,34 %</u>	<u>2,47 %</u>
	0,5 – 1,0	0,17 – 0,25 %	1,18 – 3,50 %	1,20 – 3,73 %	
моховая мочажина	<u>1,3</u>	<u>0,34 %</u>	<u>2,38 %</u>	<u>2,50 %</u>	
	1,1 – 1,5	0,25 – 0,43 %	1,76 – 3,01 %	1,82 – 3,17 %	
болотный ручей	IX	<u>7,1</u>	<u>0,34 %</u>	<u>2,35 %</u>	<u>2,45 %</u>
		2,3 – 11,4	0,28 – 0,80 %	1,96 – 5,54 %	2,03 – 6,14 %
проточная топь		<u>5,5</u>	<u>0,34 %</u>	<u>2,40 %</u>	<u>2,51 %</u>
	2,2 – 8,8				
моховая мочажина	<u>5,0</u>	<u>0,24 %</u>	<u>1,71 %</u>	<u>1,82 %</u>	
	4,1 – 5,9	0,00 – 0,49 %	0,00 – 3,41 %	0,00 – 3,63 %	

Примечание. Над чертой указана медиана, под чертой – минимальное и максимальное значения.

Таким образом, численность и биомасса гетеротрофных бактерий в болоте в значительной мере определялась концентрацией нитратов в воде, хотя в 2013–2014 гг. подоб-

ной взаимосвязи обнаружено не было. Бактериопланктон не испытывал недостатка в органическом субстрате и мало зависил от выделений первичных продуцентов. Количество вирусов коррелировало с численностью бактерий, однако бактериофаги не могли контролировать продукцию своих хозяев. Значительная часть как бактерий, так и вирусов в планктоне внутриболотных водных объектов могла поступать из биоплёнок на поверхности водной растительности, из поверхностных слоёв озёрно-болотных отложений и со смывами из них, что может объяснить, как большую численность бактерий, так и низкие значения VBR, однако для выяснения этого вопроса требуется дополнительные комплексные исследования.

Считается, что большая часть бактерий в болотных экосистемах существует в виде биоплёнок на поверхности различных субстратов, а численность бактериопланктона, как правило, несколько ниже. Так, в верховом болоте (бол. Обуховское, Ярославская обл.), численность бактерий составляет, в среднем,  $8 \times 10^8$  кл/г сырого торфа (Белова и др., 2012). Численность бактерий в планктоне внутриболотных водных объектов бол. Шиченгское была на 1–2 порядка ниже, тем не менее, полученные данные свидетельствуют о том, что в планктоне небольших болотных водоёмов так же находится существенное количество бактерий. Их наибольшая численность на порядок превосходит значение данного показателя в мезотрофных водохранилищах (Копылов, Косолапов, 2009), и соответствует максимальным значениям, регистрируемым в водоёмах ( $10^7$  кл/мл). Даже во время спада численности бактерий, она не опускалась ниже значений, обычно регистрируемых в олиго- и мезотрофных водоёмах, а в отдельные периоды бактерии составляли большую часть биомассы планктона внутриболотных водных объектов. Подобное количество бактерий, как правило, встречается в водоёмах/водотоках с высоким уровнем трофии (Копылов, Косолапов, 2011; Auer *et al.*, 2004; Sigeo, 2005). Таким образом, можно предполагать, что бактериопланктон (численность и биомасса которого достигает высоких значений) играет важную роль во внутриболотных водных объектах и его нельзя игнорировать при проведении исследований болотных экосистем.

Число видимых инфицированных бактериальных клеток было очень малó (от не детектируемого до 1,25%), минимальные уровни инфекции на всех трёх модельных водных объектах бол. Шиченгское наблюдались в июне, максимальные значения в топи и мочажине – в июле, а в ручье – в сентябре (Таблица 3.19). Уровень инфекции в оз. Шиченгское примерно соответствовал таковому в топи и мочажине. Процент видимых ин-

фицированных бактерий оказался столь мал, что говорить о каком-либо существенном прямом влиянии бактериофагов на бактериопланктон в болоте пока не приходится.

Итак, в исследованных внутриболотных водоёмах и водотоках обнаружены очень высокие концентрации бактерио- и вириопланктона. Среди изученных болотных водных объектов более высокие величины, средние за период наблюдения, количества вирусов, численности и биомассы бактерий обнаружены в моховых мочажинах. Характер сезонного распределения обилия вирусов и бактерий в болотных местообитаниях различался. Общая численность вирусов статистически значимо положительно коррелирует с количеством бактерий. Величины отношения численности вирусов к количеству бактерий, в целом, оказались низкими, но, в тоже время, в топи и мочажине они были ниже, чем в ручье. Исследования показали, что, несмотря на значительные концентрации вирио- и бактериопланктона, уровень инфекции и вирус-индуцированной смертности бактерий во внутриболотных водных объектах очень низкий.

В заключении раздела необходимо подчеркнуть, что для полного понимания функционирования болотных экосистем, а также оценки потоков вещества и энергии в них необходимо изучать не только бактерии-обрастатели, биоплёнки на дне водоёмов и микроорганизмы обитающие в торфе, но и бактериопланктон. При этом, как показывают наши работы (Стройнов, Филиппов, 2017а, 2017б; Филиппов, 2017), необходимо изучать не абстрактное «болото», а биоценозы определённых типов болотных участков или водных объектов (во всём их многообразии и с учётом микробиотопов в их составе).

Выполненные нами исследования не позволили ответить/разрешить все возникающие вопросы. Прежде всего, это касается продукционных аспектов (как первичной продукции, так и бактериальной) во внутриболотных водных объектах. Изучение этих процессов, а также применение таких методов, как метагеномный анализ, могут пролить свет на природу обилия бактериопланктона болот (например, приходит ли основная масса микроорганизмов извне или естественные популяции бактерий в этих водоёмах способны в относительно короткие сроки наращивать такую значительную биомассу?). Не менее важный вопрос касается контроля «сверху». Поскольку вирусы, судя по всему, не способны контролировать численность бактерий в болотах, важно оценить роль простейших (особенно инфузорий и гетеротрофных жгутиконосцев) в потреблении бактериальной продукции. Учитывая большое количество вирусов и бактерий и низкий уровень литической инфекции, актуальным вопросом остаётся и природа взаимоотношений

бактерий и вирусов в планктоне болот. Возможно, что в болотных водных объектах преобладают такие типы взаимоотношений фагов с хозяевами как лизогения, псевдолизогения или даже носительство. Однако, есть вероятность, что данные объекты представляют собой своеобразное «кладбище» вирусов, а доля автохтонных бактериофагов, способных поражать местную микробиоту в общей численности очень мала. Таким образом, изучение планктонных микроорганизмов и вирусов, в сочетании с комплексным изучением бентосных, перифитонных сообществ и обитателей торфа, с учётом особенностей конкретных болотных биотопов представляет особый интерес для понимания потоков вещества и энергии в болотных экосистемах.

### 3.6.3. Зоопланктон

В разделе обобщены материалы о зоопланктоне бол. Шиченгское, собранные в основном в 2012–2015 гг. на разных типах водных объектах: центральное и краевое болотные озёра (оз. Шиченгское и Полянок), болотное озерко, болотный ручей, проточная топь, сфагновая мочажина (Филиппов *и др.*, 2015; Зайцева *и др.*, 2016, 2017а; Лобуничева, Филиппов, 2017; Филиппов, 2017; Philippov *et al.*, 2021).

В болотных водных объектах разделение микрофауны на планктонные и донные сообщества является достаточно условным. Так, существенная доля Cyclopoida и Cladocera, традиционно считающихся планктонными организмами, на самом деле тесно связаны с бентосными сообществами (и их следовало бы называть «мейобентосом») (Котов, 2006; Novichkova *et al.*, 2014). Однако, учитывая определённые трудности в однозначном распределении таксонов по экологическим группам, а также отсутствие подобной задачи для настоящей работы, мы рассматриваем коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных как представителей группы «зоопланктон».

Видовой состав. В составе зоопланктона разных типов болотных водных объектов модельного болота обнаружено 110 видов (Rotifera – 47, Cladocera – 43, Copepoda – 20) (Таблица 3.20). Большинство из обнаруженных организмов широко распространены в водоёмах и водотоках как Вологодской обл. (Разнообразие водных ..., 2008), так и таёжной зоны в целом (Пидгайко, 1984), а преобладание по числу видов коловраток и ветвистоусых ракообразных является зональной чертой планктона.

По величинам видового богатства зоопланктона изученные разные типы водных объектов бол. Шиченгское в целом сходны. Наименьшее число видов (36) планктонных

животных обнаружено в сфагновых мочажинах, что связано с кислыми и слабоминерализованными водами и интенсивным зарастанием этого водного объекта (преимущественно фитоценотически активными сфагновыми мхами) и фактически отсутствием участков с открытой водной поверхностью). Видовое богатство зоопланктона сфагновых мочажин данного болота сопоставимо с таковым и для других верховых болот региона (Лобуничева, Филиппов, 2009; Зайцева *и др.*, 2016). Близкие величины видового богатства зоопланктона характерны также для проточной топи и болотного ручья (51 и 52 вида соответственно). Наибольшее таксономическое разнообразие планктонных коловраток и ракообразных выявлено в центральном болотном озере (55 видов). Сопоставимые значения богатства зоопланктона были зафиксированы ранее для 13 болотных озёр южной Карелии (65 видов – Лазарева, 1996), 8 первичных озёр Полистово-Ловатской болотной системы (40–65 – Черевичко, 2009б), 24 болотных озёр Дарвинского заповедника (всего 150 видов, но в 8 озёрах с рН=6,1–7,5 зафиксировано от 28 до 82 – Лазарева, 1993).

Таблица 3.20 – Зоопланктон разнотипных водных объектов бол. Шиченгское

№ п/п	Таксон	ЭГ	ТГ	Водный объект					
				Ш	П	Р	Т	М	Оз
	<b>ROTIFERA</b>								
1	<i>Ascomorpha ovalis</i> (Bergendal, 1892)	вр	3а	–	–	–	+	+	–
2	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	пл	2а	+	+	–	+	–	–
3	<i>Bdelloida</i> sp.	вр	4	–	–	+	+	+	+
4	<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	пл	3а	–	+	–	–	–	–
5	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	пл	4а	+	–	–	–	–	–
6	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	пл, вр	4а	+	–	+	–	–	–
7	<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	эвр	5а	–	–	–	–	+	+
8	<i>Cephalodella</i> sp.	вр	5а	–	–	+	+	–	–
9	<i>Colurella</i> sp.	вр	1а	–	–	+	+	+	–
10	<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	пл	1а	+	+	+	+	+	–
11	<i>Dissotrocha aculeata</i> (Ehrenberg, 1832)	вр	1а	–	–	+	+	–	+
12	<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	пр, вр	4а	+	+	–	–	–	+
13	<i>Euchlanis lyra</i> Hudson, 1883	пр, вр	4а	+	–	–	–	–	–
14	<i>Euchlanis meneta</i> Myers, 1930	пр, вр	4а	+	+	+	+	–	+
15	<i>Euchlanis triquetra</i> Ehrenberg, 1838	пр, вр	4а	+	–	–	–	–	–
16	<i>Eudactylota eudactylota</i> (Gosse, 1886)	вр	4а	–	–	+	+	–	–
17	<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	пл	1а	+	+	+	–	–	–
18	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	пл	1а	–	+	+	–	–	–
19	<i>Keratella paludosa</i> (Lucks, 1912)	вр	1а	–	–	–	+	+	–
20	<i>Keratella serrulata</i> (Ehrenberg, 1838)	пел, вр	1а	–	–	+	+	–	–
21	<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	вр	4б	–	–	–	–	+	–
22	<i>Lecane scutata</i> (Harring et Myers, 1926)	бол	4б	–	–	+	+	+	+
23	<i>Lecane elsa</i> Hauer, 1931	вр	4б	–	–	+	–	–	–
24	<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller, 1776)	пр, вр	4б	+	+	–	–	–	–
25	<i>Lecane stichaea</i> Harring, 1913	вр	4б	–	–	–	+	+	+

№ п/п	Таксон	ЭГ	ТГ	Водный объект					
				Ш	П	Р	Т	М	Оз
26	<i>Lecane</i> sp.	–	4б	+	–	–	–	–	–
27	<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	вр	4а	–	–	+	–	–	–
28	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller, 1786)	вр	4а	–	–	+	+	–	–
29	<i>Lepadella</i> sp.	вр	4а	–	–	+	+	–	–
30	<i>Monommata longiseta</i> (O.F. Müller, 1786)	вр	5а	–	–	–	+	+	+
31	<i>Mytilina mucronata</i> (O.F. Müller, 1773)	вр	4а	+	+	+	–	–	–
32	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	вр	4а	+	–	–	–	–	–
33	<i>Notommata aurita</i> (Müller, 1786)	вр	5а	–	+	+	+	+	–
34	<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1838)	прид, вр	4а	–	–	+	–	–	–
35	<i>Ploesoma triacanthum</i> (Levander, 1894)	пл	4а	–	–	–	–	–	+
36	<i>Polyarthra longiremis</i> Carlin, 1943	пл	1а	–	–	+	–	–	–
37	<i>Polyarthra</i> sp.	пл	1а	+	+	–	–	–	+
38	<i>Testudinella emarginula</i> (Stenroos, 1898)	вр	4а	–	–	–	+	+	+
39	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	вр	4а	–	–	+	+	–	–
40	<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	пр, вр	5а	–	–	–	–	–	+
41	<i>Trichocerca brachyura</i> (Gosse, 1851)	пр, вр	5а	–	–	–	+	–	–
42	<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	пл, пр	5а	+	–	–	–	–	–
43	<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	пл, вр	5а	–	+	–	–	–	–
44	<i>Trichocerca longiseta</i> (Schrank, 1802)	вр	5а	–	–	–	+	+	–
45	<i>Trichocerca</i> sp.	–	5а	+	–	–	–	–	+
46	<i>Trichotria pocillum</i> (O.F. Müller, 1776)	вр	4а	–	–	+	+	–	–
47	<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	вр	4а	–	–	–	+	+	+
<b>CLADOCERA</b>									
1	<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	пр, вр, бт	5б	–	–	–	+	+	–
2	<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	пр, вр	5б	+	+	+	+	–	+
3	<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	вр	5б	+	–	–	–	–	–
4	<i>Alona costata</i> Sars, 1862	прид, вр	5б	+	+	–	+	–	–
5	<i>Alona guttata</i> Sars, 1862	прид, вр	5б	–	–	+	+	–	–
6	<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	прид, вр	5б	+	+	+	–	–	–
7	<i>Alona rectangula</i> Sars, 1862	вр	5б	–	–	–	–	+	+
8	<i>Alona</i> sp.	–	5б	+	–	+	–	+	–
9	<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	вр	5б	+	–	+	+	+	–
10	<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1901)	вр	5б	+	+	+	–	+	–
11	<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	прид, вр	5б	–	–	+	+	+	+
12	<i>Alonella</i> sp.	–	5б	–	–	+	+	–	–
13	<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	эвр	1б	+	+	–	–	–	–
14	<i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860	пел	1б	+	–	–	–	–	–
15	<i>Ceriodaphnia</i> cf. <i>dubia</i> Richard, 1894	эвр	1б	–	–	–	+	–	–
16	<i>Ceriodaphnia laticaudata</i> P.E. Müller, 1867	прид, вр	1б	–	–	+	+	–	–
17	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	эвр	1б	+	+	+	–	–	+
18	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	–	1б	–	–	+	+	–	–
19	<i>Chydorus ovalis</i> Kürz, 1875	пр, вр, бт	5б	–	–	+	+	+	–
20	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	эвр	5б	+	+	+	+	+	+
21	<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	пел	1б	+	–	–	–	–	–
22	<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1864	пел	1б	+	–	–	–	–	–
23	<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller, 1785	эвр	1б	–	–	+	–	–	–
24	<i>Daphnia</i> sp.	–	1б	–	–	+	–	–	–
25	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	пел	1б	+	+	–	–	–	–
26	<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	пр	5б	+	+	–	–	–	–
27	<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	пр, вр, бт	5б	+	+	–	–	–	–

№ п/п	Таксон	ЭГ	ТГ	Водный объект					
				Ш	П	Р	Т	М	Оз
28	<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	пр, вр, бт	5б	+	+	–	–	–	–
29	<i>Kurzia latissima</i> (Kürz, 1875)	вр	5б	–	–	+	–	+	–
30	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	эвр	3б	+	–	–	–	–	–
31	<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars, 1862	пр, вр	5б	+	–	–	–	–	–
32	<i>Paralona pigra</i> (Sars, 1862)	ил	5б	–	–	+	–	–	–
33	<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars, 1862)	вр	5б	–	–	–	–	–	+
34	<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	эвр	5б	+	+	–	–	–	–
35	<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	пр, вр	5б	+	+	–	–	–	–
36	<i>Pleuroxus</i> sp.	–	5б	–	–	–	+	+	–
37	<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	пр, вр	3б	+	+	–	+	+	+
38	<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	пр, вр, бт	5б	+	–	–	–	–	–
39	<i>Scapholeberis microcephala</i> Sars, 1890	пр, вр	8	–	–	–	+	+	+
40	<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	вр	8	+	+	–	–	–	–
41	<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	вр	8	+	+	–	+	–	–
42	<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	пр, вр	8	+	+	+	–	–	–
43	<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer, 1849)	вр, бт	6а	–	–	–	+	+	+
<b>COPEPODA</b>									
1	<i>Cyclops furcifer</i> Claus, 1857	врем	3б	–	–	+	–	–	–
2	<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	эвр	3б	+	–	–	–	–	–
3	<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851	эвр	3б	+	+	+	+	+	–
4	<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	эвр	3б	–	+	–	–	–	–
5	<i>Cyclops</i> sp.	–	3б	–	–	+	+	+	+
6	<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	пр	3б	+	+	+	+	+	–
7	<i>Diacyclops nanus</i> (Sars, 1863)	пр, вр	3б	–	–	–	+	+	+
8	<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	пр	3б	+	+	+	+	+	+
9	<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	пр, вр	6б	+	–	+	+	+	–
10	<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars, 1863)	эвр	6б	+	+	–	–	–	–
11	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	пр, вр	6б	+	+	+	+	+	–
12	<i>Eucyclops</i> sp.	–	6б	+	+	–	–	–	–
13	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	эвр	1в	+	+	+	+	–	–
14	<i>Eudiaptomus</i> sp.	эвр	1в	–	–	+	–	–	–
15	<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	пр, вр	7	+	+	–	–	–	–
16	<i>Megacyclus viridis</i> (Jurine, 1820)	эвр	3б	+	+	–	–	–	–
17	<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	эвр	7	+	+	+	+	+	–
18	<i>Microcyclus varicans</i> (Sars, 1863)	пр, вр	6б	–	–	+	–	–	–
19	<i>Paracyclus affinis</i> (Sars, 1863)	пр, вр	6б	+	+	+	+	+	+
20	<i>Paracyclus fimbriatus</i> s.l.	пр, вр	6б	–	–	–	–	–	+
<i>Всего:</i>				<b>55</b>	<b>40</b>	<b>52</b>	<b>52</b>	<b>36</b>	<b>27</b>

*Примечание. Водные объекты болота:* Ш – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), П – краевое болотное озеро (оз. Полянок), Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – моховая мочажина, Оз – вторичное болотное озерко. ЭГ – экологическая группа (пл – планктонный, пел – пелагический, пр – прибрежный, вр – водные растения, эвр – эвритопный, бт – бентический, врем – временные водоёмы). ТГ – трофическая группа (по: Чуйков, 1981, 1982, 1995): 1 – плавание/первичная фильтрация и вертикация; 2 – плавание/фильтрация+захват, 3 – плавание/захват, 4 – плавание+ползание/фильтрация+всасывание, 5 – ползание+плавание/всасывание+вторичная фильтрация, 6 – ползание+плавание/собираение, 7 – ползание+плавание/захват, 8 – плавание+прикрепление к субстрату/первичная фильтрация. Прочерк (–) означает, что вид не зафиксирован/данных нет (для экологических групп); + – доминирующий вид (в отдельный период или на протяжении всего срока наблюдений).

*Структура фауны.* Таксономическая структура зоопланктона водных объектов бол. Шиченгское значительно различается (Таблица 3.21). Большинство обнаруженных в составе планктона оз. Шиченгское организмов относятся к группе ветвистоусых рако-



образных. В озере, как и в большинстве малых мелководных водоёмов Вологодской обл. (Лобуничева, 2009), обитают как фитофильные, так и пелагические виды кладоцер. В болотном ручье и топи по числу видов преобладают коловратки.

Таблица 3.21 – Распределение различных групп зоопланктона по типам болотных водных объектов

Группа	Водный объект				
	Ш	П	Р	Т	М
<b>Число видов по таксономическим группам</b>					
Rotifera	16	12	22	24	14
Cladocera	26	17	18	17	13
Copepoda	13	12	12	11	9
Общее число видов	55	41	52	52	36
<b>Соотношение видов разных экологических групп (%)</b>					
<i>По местообитанию</i>					
Эвритопные	23	27	17	9	11
Пелагические	8	3	2	2	0
Прибрежные, ассоциированные с водными растениями	59	58	65	72	74
Эпибентосные	4	6	12	11	6
Эндобентосные	6	6	2	4	6
Болотные	0	0	4	2	3
<i>По способы передвижения и захвата пищи</i>					
Плавание/первичная фильтрация и вертикация	18	21	27	16	8
Плавание/фильтрация+захват	2	2	0	2	0
Плавание/захват	13	18	10	14	19
Плавание+ползание/фильтрация+всасывание	18	10	25	22	17
Ползание+плавание/всасывание+вторичная фильтрация	31	29	26	32	39
Ползание+плавание/собираение	9	10	8	8	11
Ползание+плавание/захват	5	7	2	2	3
Плавание+прикрепление к субстрату/первичная фильтрация	4	3	2	4	3

*Примечание. Водные объекты болота:* Ш – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), П – краевое болотное озеро (оз. Полянок), Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – моховая мочажина.

В отличие от первичных озёр, в составе зоопланктона мочажины, ручья и топи отсутствуют, например, представители сем. Sididae и Bosminiidae, характерные для подавляющего большинства водных объектов Вологодской обл. Это объясняется значительной спецификой этих объектов [небольшой объём воды при значительных колебаниях её уровня в течение вегетационного сезона, интенсивный рост и развитие растений (прежде всего, гидро- и гигрофильных сфагновых мхов), особые физико-химические характеристики болотных вод]. В подобных условиях формируются сообщества, в составе которых развиваются как эврибионтные, так и адаптированные к болотным местообитаниям организмы, имеющие преимущественно мелкие размеры и не требовательные к содержанию в воде кислорода и взвешенных веществ. При этом основу планктонных

сообществ составляют детритофаги, вторичные фильтраторы и хищники.

Среди обнаруженных зоопланктеров во всех изученных болотных водных объектах преобладают (в разных типах от 43 до 67% фауны) виды-космополиты. Лишь в озёрах несколько повышается доля палеарктических видов (с 6% в мочажинах до 22% в оз. Шиченгское), преимущественно за счёт представителей сем. Chydoridae (*Alona affinis*, *Disparalona rostrata*, *Pleuroxus trigonellus*, *P. truncatus*, *Rhynchotalona falcata*). В отличие от других групп гидробионтов доля бореальных видов в составе зоопланктона сравнительно невелика. Данный фаунистический комплекс представлен в водных объектах болота в основном коловратками (*Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*) и кладоцерами (*Daphnia cristata*, *Leptodora kindtii*), повсеместно распространёнными в регионе и являющихся во многих водоёмах доминантами.

По характеру местообитаний (Таблица 3.21) в составе зоопланктона преобладают прибрежные и зарослевые виды, что закономерно связано с интенсивным развитием макрофитов. В озёрах доля этих организмов несколько снижается, а роль пелагических и эвритопных организмов, соответственно, возрастает. Напротив, в мочажинах, где свободных от макрофитов участков практически нет, пелагические виды отсутствуют. В топях и ручьях сравнительно высока доля зоопланктеров, ведущих придонный образ жизни (преимущественно виды сем. Chydoridae). Характерной особенностью зоопланктона водных объектов болот (в отличие от озёр) является присутствие узкоспециализированных болотных видов. Часть зафиксированных таксонов являются типичными обитателями сфагновых болот и прибрежных зарослей (*Keratella paludosa*, *Lecane lunaris*, *Chydorus ovalis*, *Kurzia latissima*, *Streblocerus serricaudatus*, *Diacyclops nanus*, *Ectocyclops phaleratus*).

Согласно классификации трофических групп планктонных беспозвоночных Ю.С. Чуйкова (1981, 1982, 1995) во всех типах водных объектов бол. Шиченгское значительную долю (порядка 30% видов) составляли ползающе-плавающие вторичные фильтраторы (Таблица 3.21). Другой распространённой группой были плавающе-ползающие фильтраторы и вертикаторы, представленные преимущественно коловратками. Соотношение трофических групп в зоопланктоне разнотипных болотных водных объектов зависит от специфики биотопов, которые в них формируются под воздействием всего комплекса факторов среды. Так, в ручье и болотных первичных озёрах в число доминирующих по числу видов входят плавающие фильтраторы и вертикаторы, к кото-

рым относятся многие распространённые в регионе коловратки и кладоцеры. Эти зоопланктеры развиваются только там, где в течение всего вегетационного сезона существует свободная от растений водная толща.

Показатели развития планктона. По сравнению с большинством водных объектов Вологодской обл. для зоопланктона болот характерны высокие величины численности и биомассы, как в летний период, так и в среднем за период вегетации (Рисунок 3.11, А, Б). Анализ средних плотности и биомассы зоопланктона болот в летний период показал, что наибольшая численность организмов характерна для топи и мочажины. В этих объектах средняя плотность зоопланктона в летний период составила  $749,7 \pm 151,8$  и  $727,2 \pm 111,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, при биомассе  $2,4 \pm 0,6$  и  $1,5 \pm 0,3$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, соответственно. Различия зоопланктона водных объектов болота по величинам биомассы менее выражены. Более высокие показатели биомассы за трёхлетний период изучения характерны для болотного ручья ( $3,8 \pm 1,2$  г/м<sup>3</sup>). Аномально высокие численность и биомасса зоопланктона в 2014 г., вероятнее всего, связаны с погодными условиями в период проведения исследований и обусловлены значительными всплесками численности отдельных видов (*Asplanchna priodonta*, *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus*).

Основу численности зоопланктона в летний период во всех болотных водных объектах составляют ракообразные (Рисунок 3.11, А). Лишь в проточной топи отмечается некоторое увеличение средней плотности коловраток преимущественно за счёт одного вида – *Testudinella truncata*. Структура доминирующего комплекса зоопланктона, свойственных лишь болотам, в озёрах и других «неозёрных» типах существенно различается. В ручье, топи и мочажине к числу доминантов принадлежат несколько видов коловраток (*Conochilus unicornis*, *Dissotrocha aculeata*, *Testudinella emarginula*, *Mytilina mucronata*, *Cephalodella* sp.), представители подсемейства Aloninae и циклопы *Ectocyclops phaleratus* и *Paracyclops affinis*. В обоих озёрах высоких численности и биомассы достигают и кладоцеры *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Polyphemus pediculus*.

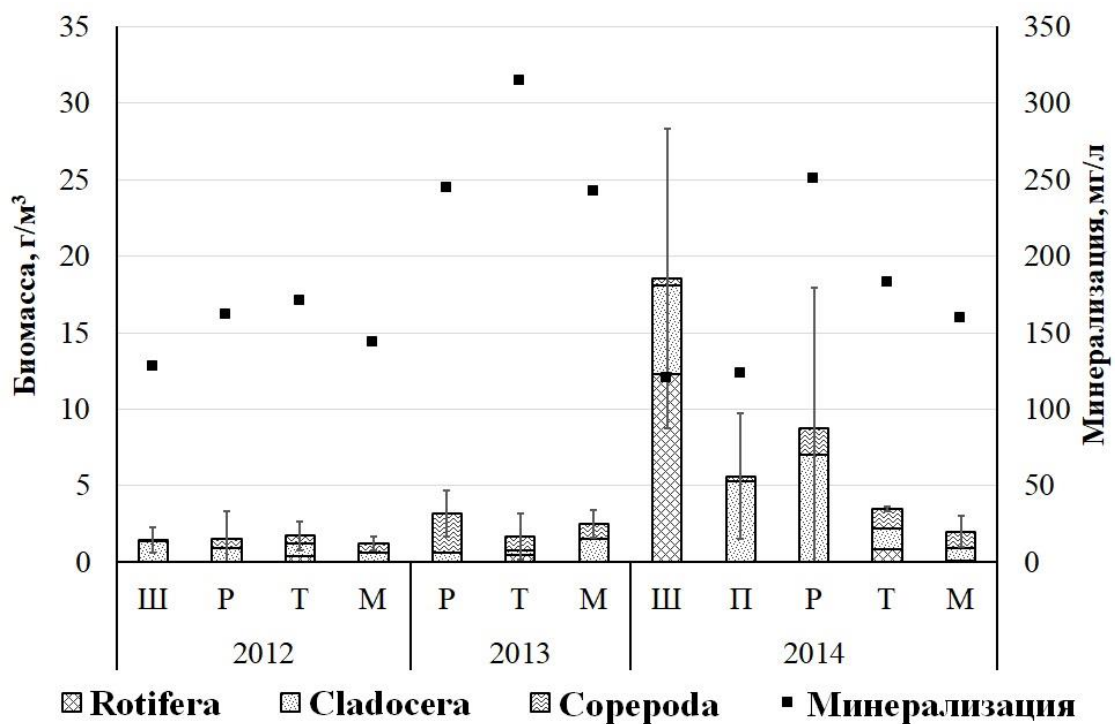
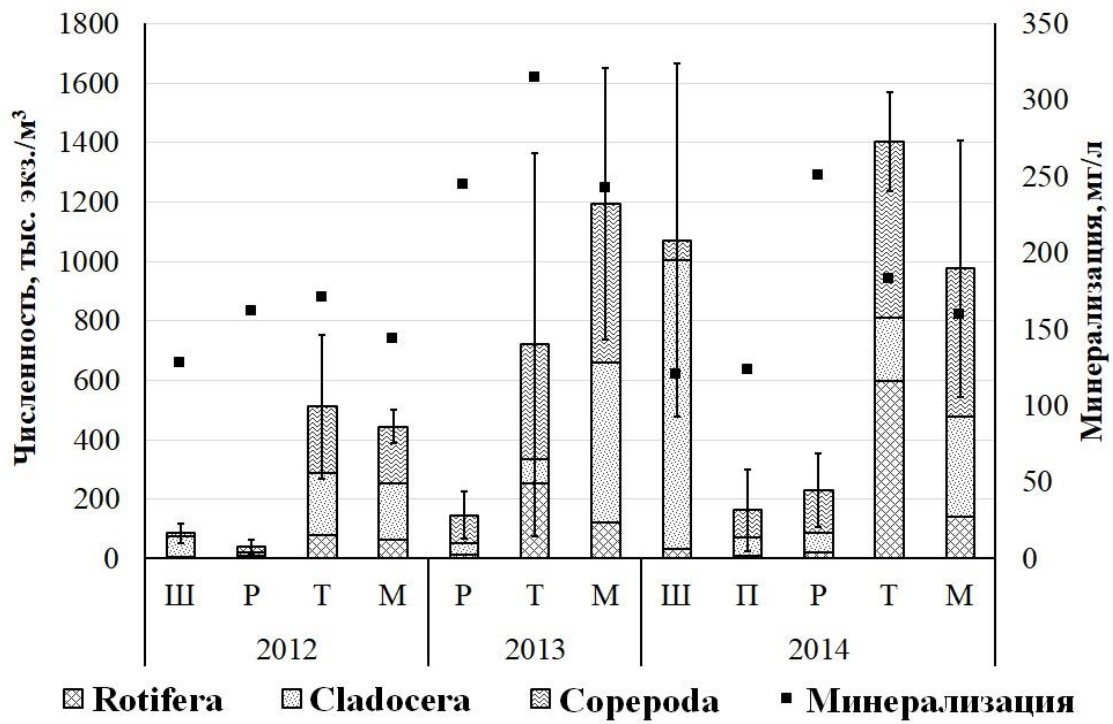


Рисунок 3.11. Динамика средних численности (А) и биомассы (Б) зоопланктона водных объектов болота в июле 2012–2014 гг.

Примечание. Водные объекты болота: Ш – оз. Шиченгское, П – оз. Полянок, Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – моховая мочажина. Планки погрешностей обозначают величину стандартного отклонения.

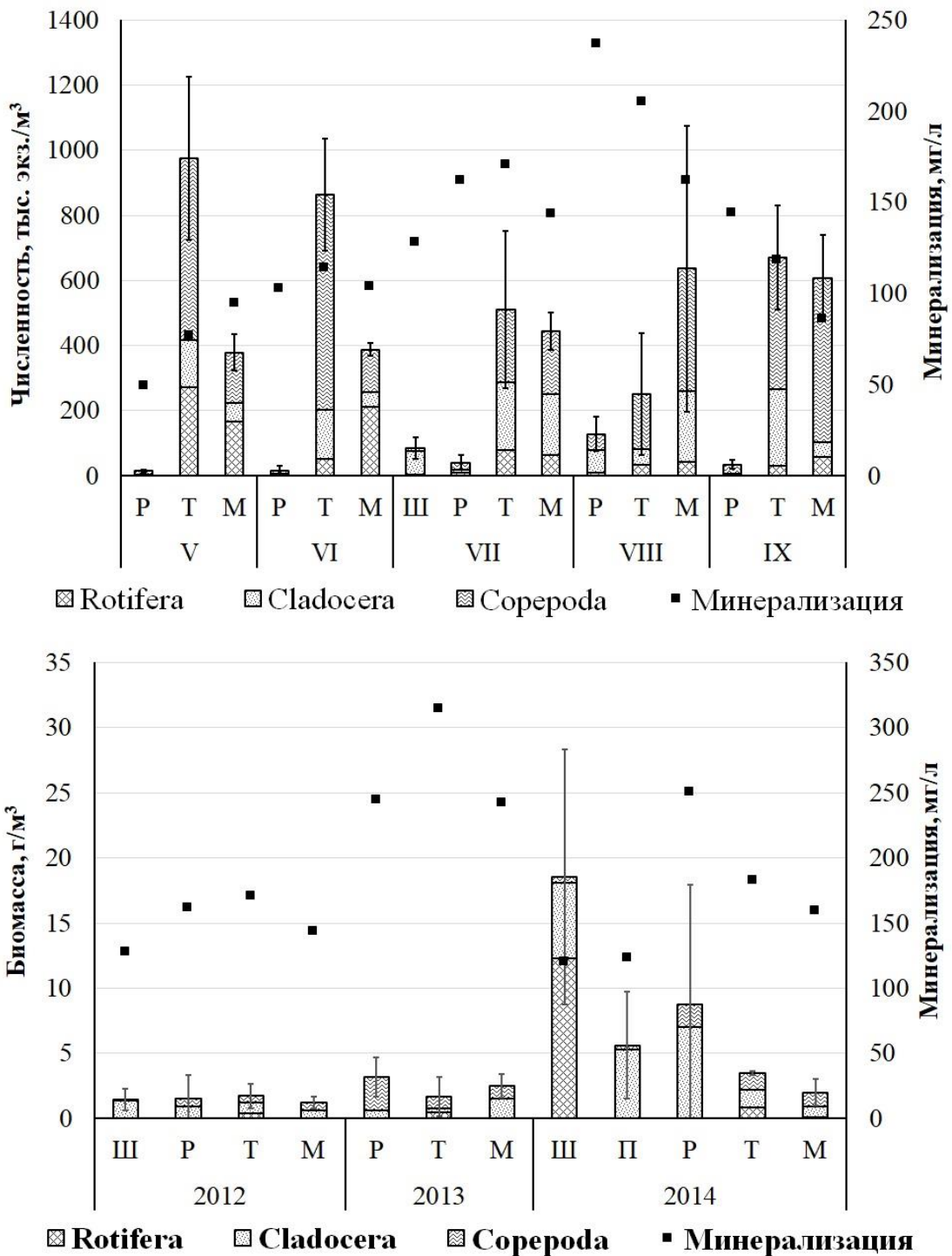


Рисунок 3.12. Сезонная динамика средних численности (А) и биомассы (Б) зоопланктона водных объектов болота в 2012 г.

*Примечание.* Водные объекты болота: Ш – оз. Шиченгское, П – оз. Полянок, Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – моховая мочажина. Планки погрешностей обозначают величину стандартного отклонения (рассчитано как сумма трёх групп зоопланктона).

За вегетационный период наибольшие показатели развития отмечены для планктонных сообществ проточной топи и болотного ручья (Рисунок 3.12). Средневегетационная численность зоопланктона топи за три года наблюдений составила  $833,5 \pm 96,7$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, а биомасса –  $3,1 \pm 0,4$  г/м<sup>3</sup>. В ручье аналогичные показатели равны

66,1±12,9 тыс.экз./м<sup>3</sup>, а биомасса – 2,5±0,6 г/м<sup>3</sup>, соответственно. Для зоопланктона топи характерны высокие плотность и биомасса коловраток, в частности *Dissotrocha aculeata* и *Testudinella truncata*. В болотном ручье доминирующей группой среди зоопланктёров в течение всего вегетационного сезона являются веслоногие ракообразные (*Cyclops furcifer*, *Eucyclops macruioides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Microcyclops varicans*), что объясняет сравнительно невысокую общую численность зоопланктона (Рисунок 3.12). Биомассы копепод и кладоцер в водотоке были практически равны. Основу доминирующего комплекса планктона мочажин составляют веслоногие ракообразные (*Diacyclops bicuspidatus*, *D. nanus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops affinis*). Среди коловраток высокая плотность характерна для *Conochilus unicornis*, *Lecane scutata*, *Monommata longiseta*, *Testudinella emarginula*, кладоцер – *Alona rectangula* и *Kurzia latissima*. Средняя за период вегетации численность зоопланктона мочажин по результатам наблюдений составляет 735,5±71,9 тыс.экз./м<sup>3</sup>, биомасса – 1,5±0,2 г/м<sup>3</sup>.

В мочажинах и ручье отмечен рост численности и биомассы зоопланктона в осенний период, нехарактерный для большинства водных объектов таёжной зоны. Во многом это связано со специфическими абиотическими условиями болот. Благодаря низкой теплоотдаче сфагновых мхов и верхних горизонтов торфяных залежей, а также происходящим в них процессам органического окисления, температура воды в этих водных объектах снижается медленнее (Романов, 1961) [см. также наши наблюдения за гидрохимическим режимом в пределах бол. Шиченгское (Филиппов, 2014a; Philiprov, Yurchenko, 2020)]. В результате формируются благоприятные для водных организмов термические условия обитания, что особенно проявляется в осенний период. При этом многие планктонные животные позднее переходят в стадию покоя, что и вызывает общее увеличение численности и биомассы зоопланктона. Подобные особенности планктона отмечались и ранее в сходных водных объектах другого верхового болота (Лобуничева, Филиппов, 2009).

Корреляционный анализ (коэффициент Спирмена, *R*) позволил выявить некоторые связи между численностью и биомассой зоопланктона и факторами среды. Так, в ручье для численности и биомассы Rotifera и биомассы Cladocera была выявлена тесная связь с минерализацией (*R*= 0,9, *p* <0,05), а на уровне тенденции (*R*= 0,9, *p*= 0,07) была отмечена связь численности и биомассы Rotifera и численности Cladocera с содержанием в воде марганца, общего железа и карбонатов. В моховой мочажине на уровне тенденции

было обнаружено соответствие численности и биомассы Cladocera ( $R=0,9$ ,  $p=0,05$  и  $R=0,95$ ,  $p=0,06$ , соответственно) с содержанием карбонатов, а также численности Cladocera с минерализацией ( $R=0,82$ ,  $p=0,10$ ) и биомассы Rotifera с величинами pH ( $R=0,95$ ,  $p=0,06$ ). В топи также на уровне тенденции была выявлена корреляция численности Cladocera с содержанием общего железа в воде ( $R=0,9$ ,  $p=0,07$ ). При этом прослеживалась обратная зависимость численности Rotifera от содержания фосфатов ( $R= -0,9$ ,  $p < 0,001$ ) и на уровне тенденции от содержания карбонатов и минерализации в целом ( $R= -0,9$ ,  $p=0,07$ ). Также была отмечена тенденция обратной связи биомассы Rotifera и Cladocera с минерализацией ( $R= -0,9$ ,  $p=0,07$ ) и биомассы Rotifera с содержанием карбонатов и фосфатов ( $R= -0,9$ ,  $p=0,05$ ) в болотных водах проточной топи. Анализ данных за июль 2012–2014 гг. показал статистически значимую корреляцию биомассы копепод с минерализацией воды ( $R=0,74$ ,  $p=0,01$ ), по численности данная связь прослеживалась лишь на уровне тенденции ( $R=0,5$ ,  $p=0,09$ ).

Таким образом, исследования микрофауны сфагновых болот Вологодской обл. показали, что разные типы внутриболотных водных объектов характеризуются существенным видовым богатством планктонных животных [110 видов], своеобразной таксономической и экологической структурой [по числу преобладают Cladocera или Rotifera; преобладание прибрежных и зарослевых видов на фоне уменьшения роли пелагических и эвритопных и повышения – эпи- и эндобентосных форм; высокая доля ползающе-плавающих вторичных фильтраторов и плавающих первичных фильтраторов и вертикаторов], особенностями количественного развития и динамикой сообществ [характерны высокие величины численности и биомассы, как в летний период, так и в среднем за период вегетации] зоопланктона. Выявленные различия и особенности во многом определяются генезисом каждого конкретного типа водного объекта, что в дальнейшем проявляется в формировании индивидуального сочетания экологических факторов, способствующих развитию гидробиоценозов.

#### **3.6.4. Трофическая сеть**

Трофические взаимодействия между отдельными организмами и группами гидробионтов представляют значительный интерес с точки зрения организации и функционирования водных экосистем. Несмотря на целый ряд объективных и методологических трудностей (Андроникова, 1996; Лазарева, 2008; Pimm *et al.*, 1991; и др.), накопились

определённые материалы, содержащие сведения о трофических сетях болот и объектах их гидрологической сети (Лазарева *и др.*, 2003а, 2003б; Черевичко, 2009б, 2009в; Havens, 1991; Locke, Sprules, 1994; van Duinen *et al.*, 2006; Faithfull *et al.*, 2015; Karpowicz, Ejsmont-Karabin, 2018).

Таблица 3.22 – Соотношение обилия видов, составляющих основу трофической сети зоопланктона водных объектов бол. Шиченгское

Код вида	ТГ	Вид	Относительная биомасса, %											
			Ш		Р			Т			М			
			VII	VII	V	VII	IX	V	VII	IX	V	VII	IX	
		<b>ROTIFERA</b>												
Asplpri	4	<i>Asplanchna priodonta</i>	66,3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bdellsp	3	<i>Bdelloida</i> sp.	-	-	+	+	+	14,1	+	+	+	-	-	
Dissotr	3	<i>Dissotrocha aculeata</i>	-	-	-	-	-	36,6	13,0	5,5	-	-	-	
		<b>CLADOCERA</b>												
Acanth	2	<i>Acantholeberis curvirostris</i>	-	-	-	-	-	11,1	8,4	-	-	-	-	
Alonagu	2	<i>Alona guttata</i>	-	-	-	-	-	+	15,9	5,1	-	-	-	
Alonare	2	<i>Alona rectangula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	68,3	40,9	+	
Chydova	2	<i>Chydorus ovalis</i>	-	-	-	+	8,7	-	-	-	+	-	+	
Chydsph	2	<i>Chydorus sphaericus</i>	17,0	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	
Polyph	5	<i>Polyphemus pediculus</i>	6,5	73,3	-	-	-	12,1	-	-	-	-	-	
Sidacry	1	<i>Sida crystallina</i>	5,1	10,9	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
Simoc	1	<i>Simocephalus vetulus</i>	-	-	-	76,1	34,0	-	-	-	-	-	-	
Scaph	2	<i>Scapholeberis mucronata</i>	+	5,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		<b>COPEPODA</b>												
Cyclosp	4	<i>Cyclops</i> sp.	-	-	17,7	+	5,2	-	+	+	+	+	12,8	
Dicyclbi	4	<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	6,7	5,0	
Dicyclna	4	<i>Diacyclops nanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	8,7	
Eccycl	4	<i>Ectocyclops phaleratus</i>	+	+	-	-	-	8,2	13,9	47,5	6,1	21,2	13,6	
Eucyclm	1	<i>Eucyclops macruroides</i>	-	-	31,8	8,6	18,7	-	12,6	15,5	-	-	-	
Eucycls	1	<i>Eucyclops serrulatus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	7,4	39,0	
Meleuck	4	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	+	+	48,0	8,5	28,2	+	+	+	-	+	-	
Paracycl	1	<i>Paracyclops affinis</i>	+	+	+	+	+	+	8,1	6,8	8,0	7,2	-	
		<i>Всего видов-доминантов:</i>	4	3	3	3	5	5	6	5	3	5	5	
			5		5			8			7			

*Примечание.* Здесь и на Рисунке 3.13 приведены ТГ – трофические группы по биомассе: 1 – фитофаги, 2 – детритофаги-ракообразные, 3 – детритофаги-коловратки, 4 – факультативные хищники, 5 – облигатные хищники. Здесь и в Таблице 3.23, водные объекты болота: Ш – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), П – краевое болотное озеро (оз. Полянок), Р – болотный ручей, Т – проточная топь, М – сфагновая мочажина. Прочерк «-» – вид не отмечен, плюс «+» – вид имеет биомассу <5%.

В настоящем разделе рассмотрим трофические сети зоопланктона (как одной из наиболее хорошо изученных нами экологических групп) разных типов водных объектов бол. Шиченгское. За основу брали лишь доминирующие виды (имели относительную биомассу >5%). Последних в анализируемых объектах относительно мало (Таблица



3.22). Так, в 2014 г. число видов-доминантов ограничено 20 (Rotifera – 3, Cladocera – 9, Sorepoda – 8). Небольшое количество доминирующих зоопланктёров (22) отмечено, например, и на бол. Полистово-Ловатское (Черевичко, 2009б). На бол. Шиченгское в целом по основным пищевым предпочтениям планктонных беспозвоночных можно отнести к 5 группам: фитофаги – 5 видов, детритофаги-ракообразные – 6, детритофаги-коловратки – 2, факультативные хищники – 6, облигатные хищники – 1 (*Polyphemus pediculus*).

При количественной характеристике трофической сети применяли 8 параметров (см. раздел 2.2), которые в общем виде для водных объектов бол. Шиченгское представлены в Таблице 3.23.

Таблица 3.23 – Структура трофической сети зоопланктона болотных водных объектов

Параметры сети	Водные объекты				
	Ш	П	Р	Т	М
Количество нехищных (=мирных) видов	2	2	3	6	3
Количество хищных видов	2	1	2	2	4
Количество хищников высшего порядка	1	1	1	1	0
Значение хищничества, %	50	33	40	25	57
Доля факультативных хищников, %	33	0	20	12,5	57
Доля каннибалов, %	33	50	40	25	57
Количество связей хищник–жертва	3	2	7	13	22
Плотность связей хищник–жертва	0,75	0,67	1,40	1,63	3,14
Модальное число трофических уровней	3	3	4	4	3
Генерализация	3	2	3,5	6,5	6

**Болотные озёра** (оз. Шиченгское и Полянок) имеют сильно упрощённую трофическую сеть (Таблица 3.23, Рисунок 3.13, А). Её основу в обоих водоёмах составляли всего 5 видов: грубый детритофаг *Chydorus sphaericus* или микродетритофаг *Scapholeberis mucronata*, фитофаг *Sida crystalina*, факультативный хищник *Asplanchna priodonta* (составлял  $\frac{2}{3}$  биомассы в оз. Шиченгское), генерализующий хищник *Polyphemus pediculus*. Сильно упрощённые пищевые сети зоопланктона болотных озёр характерны и для других регионов (Лазарева и др., 2003а; Черевичко, 2009б, 2009в; Sprules, Bowerman, 1988; Havens, 1991). Трофическая сеть остаточных озёр бол. Шиченгское по основным параметрам достаточно сходно с таковой первичных озёр бол. Полистово-Ловатское (Черевичко, 2009б) и бол. Большой Мох (например, оз. Дубровское) (Лазарева и др., 2003а). Отличия в составе фильтраторов/детритофагов и/или замещение одних видов другими на всех трофических уровнях мало влияет на общие параметры сети (Sprules, Bowerman, 1988).

**Болотный ручей**, являясь также первичным объектом с постоянно открытой поверхностью воды, имеет малое количество (5) доминирующих (по биомассе) зоопланктеров (Таблица 3.23, Рисунок 3.13, Б). Основной поток энергии шёл через фитофагов *Eucyclops macruioides* и *Simocephalus vetulus* и факультативного хищника *Mesocyclops leuckarti*. Осенью почти 11% биомассы составляет грубый детритофаг *Chydorus ovalis*. Высокие значения циклопов в мае и сентябре связаны с весенним/осенним увеличением обводнённости болота и сносом органики в его краевые структуры. Облигатных хищников не выявлено. Вершиной пищевой цепи в ручье являются факультативные хищники.

**Проточная топь** характеризуется несколько более усложнённой трофической сетью (Таблица 3.23, Рисунок 3.13, В). В неё входит 8 видов: микродетрифаги (коловратки *Dissotrocha aculeata* и *Vdelloida* sp. (весной), кладоцера *Alona guttata*), грубые детритофаги (*Acantholeberis curvirostris*), фитофаги (*Eucyclops macruioides* и *Paracyclops affinis* – кроме весны), факультативный хищник (*Ectocyclops phaleratus*), облигатный хищник (*Polyphemus pediculus*). Учитывая, что полифемус отмечался нами только весной, то в течение летнего и осеннего периода вершиной пищевой сети был эктоциклоп. Основной поток энергии в топи идёт через детритофагов и фитофагов, что отражает мелководные и достаточно заросшие условия обитания, богатство фито- и бактериопланктоном (Стройнов, Филиппов, 2017a; Филиппов, 2017).

**Сфагновая мочажина** имеет более разветвлённую трофическую сеть (Таблица 3.23, Рисунок 3.13, Г). В неё входит 7 видов: фитофаги (*Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops affinis*), детритофаги (*Alona rectangula*), факультативные хищники (*Cyclops* sp., *Diacyclops bicuspidatus*, *Diacyclops nanus*, *Ectocyclops phaleratus*). Облигатные хищники не отмечены на бол. Шиченгское, хотя и фиксировались в мочажинах и озерах бол. Полистово-Ловатское (Черевичко, 2009b). Факультативные хищники мочажины относятся к каннибалам, а также, вероятно, в значительной степени занимают нишу детритофагов (в особенности осенью). Подобная всеядность и каннибализм (обусловлены низким разнообразием потенциальных жертв) стабилизируют пищевые сети через увеличение коротких и эффективных путей переноса энергии с нижних на верхние трофические уровни (Sprules, Bowerman, 1988; Havens, 1991).

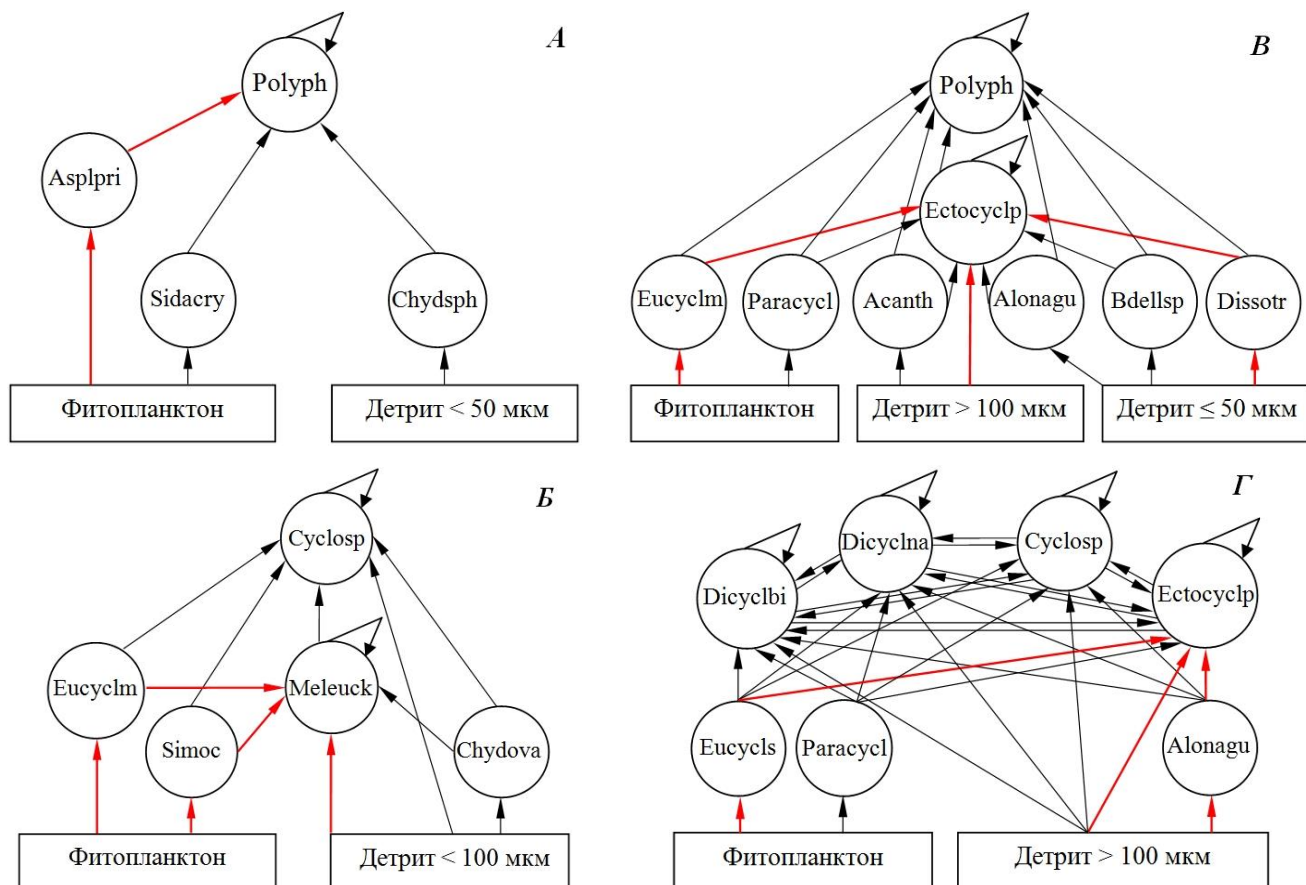


Рисунок 3.13. Структура трофической сети зоопланктона болотного озера (А), болотного ручья (Б), проточной топи (В), сфагновой мочажины (Г)

Примечание. Код (шифр) вида приведён согласно Таблице 3.22. Красными стрелками (→) помечены основные связи.

Таким образом, все пищевые сети зоопланктона разнотипных водных объектов бол. Шиченгское представлены малым числом видов (5–8), характеризуются схожей длиной и низкой плотностью межвидовых связей, высоким уровнем всеядности и каннибализма, а также изменением трофической структуры в эволюционном ряду водных объектов. Так, при переходе от первичных к вторичным водным объектам (от типичных водных объектов болот к смешанным) происходит 1) изменение видового состава доминирующего комплекса и увеличение количества видов-доминантов (от 5 в ручьях и озёрах до 7–8 в мочажинах и топиях); 2) увеличение количества хищников, в особенности факультативных (от 1–2 до 4) и, следовательно, каннибалов; 3) уменьшение роли, вплоть до исчезновения, облигатных хищников (*Polyphemus pediculus*); 4) уменьшение относительной доли фитофагов и увеличение доли детритофагов [если включать в их число факультативных хищников, способных не только потреблять доступных им по размеру беспозвоночных (включая собственную молодь), но и фильтровать детрит]; 5) увеличение количества и плотности связей хищник–жертва, следовательно, усложнение трофической сети в целом.

### 3.7. Водные макробеспозвоночные

В настоящем разделе диссертации представлены материалы, собранные в 2012–2014 гг. на четырёх водных объектах бол. Шиченгское: болотный ручей, проточная топь, центральное и краевое болотные озёра (оз. Шиченгское и Полянок)<sup>32</sup>. В состав фауны включены водные макробеспозвоночные, обнаруженные в грунтах (макро- и мейобентос) и на отдельных видах растений (зоофитос). Материалы опубликованы в статье К.Н. Ивичевой и Д.А. Филиппова (2017).

В разнотипных водных объектах модельного болота обнаружено 104 вида и таксона более высокого ранга (61 таксон определён до вида, 22 – до рода) из 5 типов, 7 классов, 16 отрядов, 31 семейства (Таблица 3.24). Больше всего видов (77) принадлежит к классу насекомых, из них двукрылых – 53 вида (в том числе хирономид – 33), стрекоз – 7, жуков – 7, ручейников – 4, полужесткокрылых – 2, по 1 – подёнок, вислоккрылок. Также зафиксировано 11 видов олигохет, 6 – пиявок, 6 – моллюсков, 1 – гаммарид. Новые для фауны Вологодской обл. беспозвоночные приведены в Приложении Б диссертации.

Таблица 3.24 – Водные макробеспозвоночные разнотипных водных объектов бол. Шиченгское (по: Ивичева, Филиппов, 2017)

Таксон	Тр. группа	Тр. гильдия	Бентос									Зоофитос				
			III-2012	III-2014	II-2014	P-2012	P-2013	P-2014	T-2012	T-2013	T-2014	NI	Pn	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	Cm
NEMATODA sp. indet.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-
TURBELLARIA sp. indet.	II	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<b>MOLLUSCA</b>																
Luciniformes sp. indet.	III	6	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Gasrtopoda sp. indet.	III	6	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)	II	5	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	II	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Lymnaea</i> sp.	II	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Planorbis</i> sp.	III	7	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<b>OLIGOCHAETA</b>																
Oligochaeta spp.	IV	8	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O.F. Müller, 1774)	IV	8	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Enchytraeidae spp.	IV	8	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Nais barbata</i> O.F. Müller, 1774	III	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Nais communis</i> Piguët, 1906	III	7	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

<sup>32</sup> Специальных исследований водных макробеспозвоночных сфагновых мочажин не проводилось, что связано с особенностями их «грунтов»/субстратов, часто представляющих полуразложившиеся сфагновые мхи. О составе и структуре сообществ артропод сфагновых мочажин см. раздел 3.8.5.3 настоящей диссертации.

Таксон	Тр. группа	Тр. гильдия	Бентос									Зоофитос					
			III-2012	III-2014	II-2014	P-2012	P-2013	P-2014	T-2012	T-2013	T-2014	NI	Pn	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	Cm	
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	III	7	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	III	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Tubificidae spp.	IV	8	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	IV	8	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	IV	8	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Tubifex tubifex</i> (O.F. Müller, 1774)	IV	8	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	IV	8	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>HIRUDINEA</b>																	
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	I	1	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>Haemopsis sanguisuga</i> (Linnaeus, 1758)	I	1	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	I	2	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Alboglossiphonia heteroclita</i> (Linnaeus, 1761)	I	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Theromyzon tessulatum</i> (O.F. Müller, 1774)	I	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	I	1	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<b>MALACOSTRACA</b>																	
<i>Gammarus pulex</i> Linnaeus, 1758	II	3	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<b>ARACHNIDA</b>																	
Hydracarina spp. indet.	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<b>EPHEMEROPTERA</b>																	
Baetidae spp.	V	9	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus, 1761)	III	7	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>MEGALOPTERA</b>																	
<i>Sialis</i> sp.	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<b>ODONATA</b>																	
Odonata spp.	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Aeshna</i> sp.	I	1	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Epitheca bimaculata</i> (Charpentier, 1825)	I	1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphus</i> sp.	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<b>PLECOPTERA</b>																	
Plecoptera spp.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<b>HEMIPTERA</b>																	
<i>Gerris</i> sp.	I	1	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	I	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<b>COLEOPTERA</b>																	
Coleoptera spp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Donacia</i> sp.	V	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Plateumaris</i> sp.	V	9	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-



Таксон	Тр. группа	Тр. гильдия	Бентос									Зоофитос				
			III-2012	III-2014	II-2014	P-2012	P-2013	P-2014	T-2012	T-2013	T-2014	NI	Pn	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	Сm
<i>Cricotopus</i> sp.	II	3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Eukiefferiella</i> sp.	III	7	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Hydrobaenus</i> sp.	III	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Krenosmittia camptophleps</i> (Edwards, 1929)	III	7	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Limnophyes minimus</i> (Meigen, 1818)	III	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Orthocladus</i> sp.	III	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	III	6	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Psectrocladius</i> sp.	II	3	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+
<b>Chironominae</b>																
<i>Chironomus</i> sp.	III	6	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladopelma viridula</i> (Linnaeus, 1767)	II	3	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	II	3	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Dicotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	III	6	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cladopelma laccophila</i> (Kieffer, 1922)	II	3	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	III	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913)	III	6	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Microtendipes pedellus</i> (de Geer, 1776)	III	6	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parachironomus</i> sp.	III	6	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus</i> sp.	III	6	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	III	6	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Polypedilum exsectum</i> (Kieffer, 1916)	III	6	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank, 1803)	III	6	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Stenochironomus fascipennis</i> (Zetterstedt, 1838)	III	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tanytarsus</i> sp.	III	6	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>Zavrelia pentatoma</i> Kieffer et Bause in Bause, 1914	III	6	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Общее число таксонов:			15	7	11	18	7	17	17	13	27	6	5	17	20	26

*Примечание.* Водный объект (здесь и на Рисунках 3.14 и 3.15, в Таблицах 3.25, 3.26, 3.27, 3.28): Ш – центральное болотное озеро (оз. Шиченгское), П – краевое болотное озеро (оз. Полянок), Р – болотный ручей, Т – проточная топь. Растения: NI – *Nuphar lutea*; Pn – *Potamogeton natans*; F – *Fontinalis antipyretica* (F<sub>1</sub> – из ручья, F<sub>2</sub> – из оз. Полянок); Cm – *Calliergon megalophyllum*. Тр. группа – трофическая группа: I – облигатные зоофаги; II – факультативные хищники; III – мирные полифаги; IV – детритофаги; V – фитофаги. Тр. гильдия – трофическая гильдия: 1 – хищники-хвататели; 2 – гемофаги моллюсков; 3 – всеядные собиратели+хвататели; 4 – сапро-зоофаги собиратели+хвататели; 5 – соскребаатели; 6 – сестоно-фитодетритофаги+собиратели; 7 – фитодетритофаги собиратели; 8 – глотатели; 9 – жующие.

Различные типы водных объектов болот отличаются друг от друга по гидрологическому режиму и физико-химическим условиям вод и грунтов, что отражается и на видовом составе, количественных характеристиках и структуре сообществ водных макробеспозвоночных (Рисунок 3.14, Таблица 3.25).

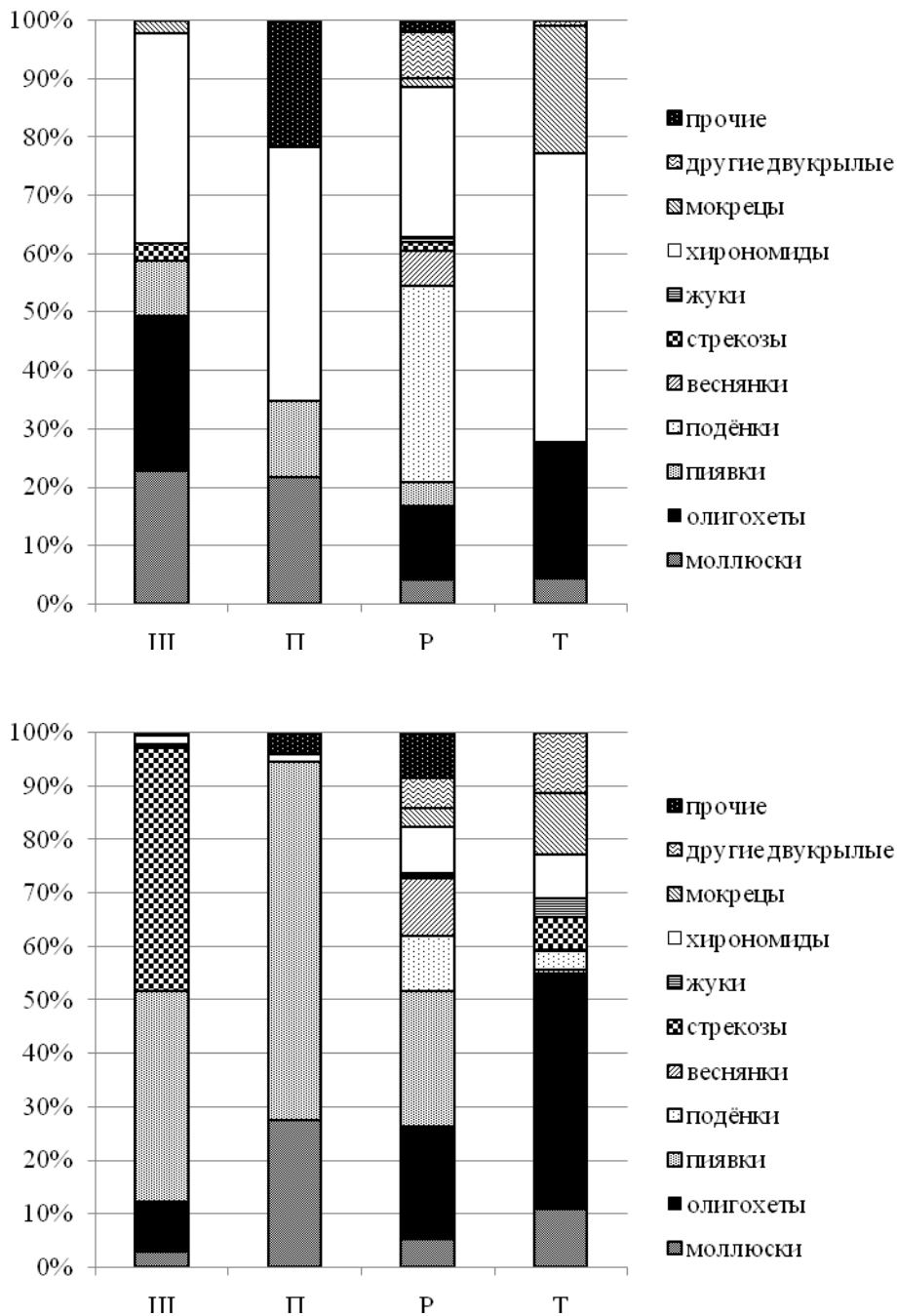


Рисунок 3.14. Численность (А) и биомасса (Б) основных групп зообентоса

Озеро Шиченгское является самым бедным в видовом отношении. Из 25 зафиксированных видов донных беспозвоночных, 46% приходится на насекомых, а 38% – на кольчатых червей. Только в центральном болотном озере встречены олигохеты *Nais communis* и *Ripistes parasita*, хирономида *Cricotopus* sp. Более 50% численности и биомассы зообентоса составляют гомотопные гидробионты (моллюски, кольчатые черви) (Рисунок 3.14, А, Б). Здесь отмечены максимальная численность и высокая биомасса. Доминантов не выявлено. Высокую численность имеют виды *Ripistes parasita*, *Lumbriculus variegatus*, *Erpobdella octoculata*, *Cricotopus* sp. Зоофитосы *Nuphar lutea* и



*Potamogeton natans* отличаются бедным видовым составом (по 6 видов). Однако в сообществе рдеста отмечены большие количественные показатели. Также в отличие от заросли *Nuphar lutea*, где абсолютным доминантом является *Erpobdella octoculata*, в ценозах *Potamogeton natans*, помимо доминирующего *Endochironomus albipennis*, высокую численность также имеют *Cricotopus* sp., *Erpobdella octoculata*, *Nais communis*.

В озере Полянок зафиксировано наибольшее число видов водных макробеспозвоночных (46). По сравнению с другими болотными водоёмами характерно большее разнообразие жуков (4 вида) и ручейников (3). Только здесь встречаются олигохеты *Nais barbata* и *Stylaria lacustris*, львинки, редкий рачок *Gammarus pulex*, а также стрекоза *Anax imperator* (Ивичева, Филиппов, 2015), занесённая в Красную книгу Российской Федерации (2021). Здесь отмечена наименьшая численность и наибольшая биомасса бентосных организмов (Таблица 3.25). Более 60% численности составляют амфибиотические насекомые, почти 70% биомассы – пиявки (Рисунок 3.14, А, Б). Богаты в видовом отношении заросли водных мхов. В зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечен 21 вид донных макробеспозвоночных. Доминирует *Endochironomus albipennis*, субдоминантом выступает *Stylaria lacustris*. Для зоофитоса *Calliergon megalophyllum* выявлено 28 видов. Доминирования не выражено, субдоминантами выступают *Orthocladius* sp., *Endochironomus albipennis*, *Dicranomyia* sp., *Erpobdella octoculata*, *Stylaria lacustris*.

Таблица 3.25 – Численность (N) и биомасса (B) бентоса водных объектов болота

Показатель	Водный объект			
	Ш	П	Р	Т
N, экз./м <sup>2</sup>	4850±2850	766,7±88,2	1187,5±494,2	4184,3±1230,6
B, г/м <sup>2</sup>	18,11±3,95	22,41±11,1	5,23±1,97	2,22±0,85

В болотном ручье зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (в отдельные годы в составе бентоса было обнаружено от 7 до 19 видов за сезон (в среднем 14)). Преобладают личинки насекомых, также отмечено наибольшее число видов олигохет (6) и пиявок (5). В пределах бол. Шиченгское только в ручье обнаружены олигохеты *Tubifex tubifex* и *Spirosperma ferox*, подёнка *Cloeon dipterum*, двукрылые из сем. *Cylindrotomidae* и вислокрылки. Лишь в ручье веснянки были типичным таксоном. Структура сообществ зообентоса сходна с речными сообществами и характеризуется преобладанием амфибиотических насекомых. Сообщества зообентоса имеют относительно низкую численность (Таблица 3.25), основу которой составляют подёнки *Cloeon dipterum* и хирономиды (Рисунок 3.14, А). Более половины биомассы приходится на кольчатых червей, среди

которых доминирует пиявка *Erpobdella octoculata* (Рисунок 3.14, Б). В зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечено 17 видов макробеспозвоночных (Ивичева, Филиппов, 2013). По численности и биомассе преобладает *Tubifex newaensis*. Высокая численность отмечена для мокрецов.

В проточной топи зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (в отдельные годы было обнаружено от 13 до 27 видов за сезон (в среднем 19)). В топи отмечено наибольшее число видов насекомых (35), из которых 19 – хирономиды и 10 – других видов двукрылых. Пиявки для этого типа водного объекта не характерны. Только здесь встречаются представители двукрылых сем. Dolichopodidae, Tabanidae, Muscidae, а также лимонииды *Antocha vitripennis* и *Pilaria* sp. В топи зафиксирована высокая численность и низкая биомасса (Таблица 3.25) сообществ, что связано с преобладанием в составе бентоса в основном небольших по размерам видов. Более 70% численности составляют двукрылые, представленные преимущественно хирономидами и мокрецами (Рисунок 3.14, А). В 2012 и 2013 гг. весной и летом доминировали хирономиды *Tanytarsus* sp., осенью – *Polypedilum scalaenum*. В 2014 г. весной преобладали представители подсемейства Tanypodinae, в остальные периоды – подсемейства Orthocladinae. Олигохеты составляли более 40% биомассы (преобладал крупный вид *Lumbriculus variegatus*) (Рисунок 3.14, Б).

Анализируемые фауны разных типов водных объектов имеют низкие значения сходства. По индексу Съернсена-Чекановского наибольшие величины отмечены между центральным болотным озером и ручьём ( $K_{sc}=0,38$ ), а также между двумя внутриболотными озёрами ( $K_{sc}=0,35$ ). Невысокое сходство фаун во многом отражает уникальность разных типов объектов. Сходство не выявлено и при сравнении фауны водных макробеспозвоночных бол. Шиченгское с фауной крупных озёр Вологодской обл. (Белое, Воже, Кубенское) (Слепухина, 1977; Слепухина, Фадеева, 1978; Баканов, 2002; Ивичева, Филоненко, 2015). Заметим, что совпадений также не было обнаружено и при сравнении с фаунами различающихся по условиям малых болотных озёр Дарвинского заповедника (Скальская, Жгарева, 2007).

При анализе трофической структуры ориентировались на работу А.Е. Силиной и А.А. Прокина (2008a). При описании трофических групп и гильдий рассчитывалась их численность и биомасса в сообществе, показатель конкуренции (отношение хищных видов к мирным) и трофического разнообразия на 1 гильдию, выявлено число трофиче-

ских уровней. Данные по пищевой специализации видов взяты из работ А.В. Монакова (1998), Э.И. Извековой (1975), А.И. Шиловой (1976).

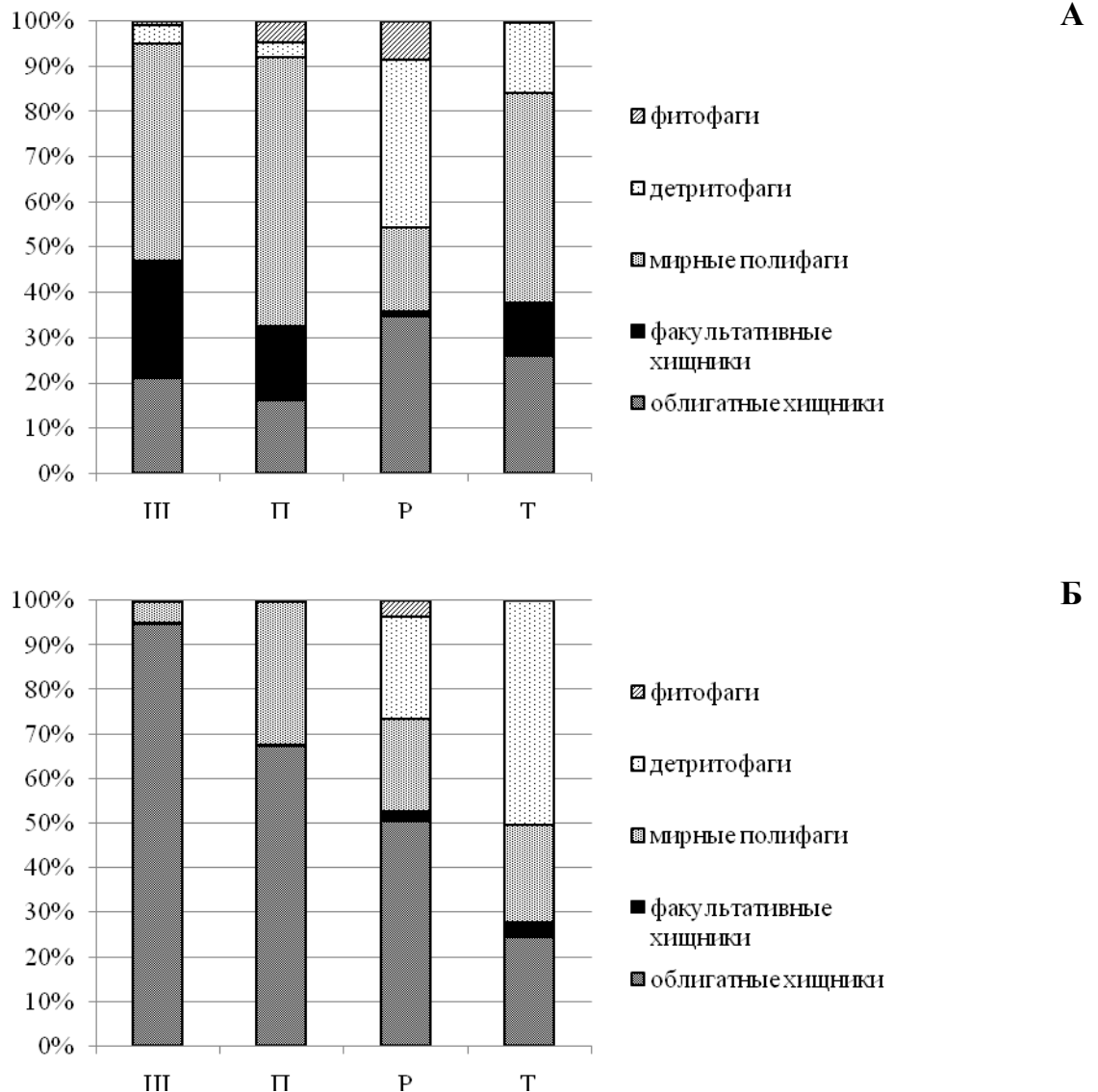


Рисунок 3.15. Относительная численность (А) и биомасса (Б) трофических групп зообентоса

Беспозвоночные анализируемых водных объектов представлены пятью трофическими группами: 1) облигатные хищники [гильдии хищников-хватателей (33 вида) и гемофагов моллюсков (2)]; 2) факультативные хищники [всеядные собиратели+хвататели (11); сапро-зоофаги собиратели+хвататели (1); соскребатели (3)]; 3) мирные полифаги [сестоно-фитодетритофаги+собиратели (16); фитодетритофаги собиратели (20)]; 4) детритофаги [глотатели (7)]; 5) фитофаги [жующие (6)]. Для 5 таксонов, определённых не до рода или вида, установить трофические предпочтения не представлялось возможным. В разнотипных водных объектах болота выявлены различия в распределении состава доминирующих трофических групп (Рисунок 3.15, А, Б).

Группа облигатных хищников во всех водных объектах составляет от 16% до 34% численности (Рисунок 3.15). Относительная биомасса этой группы минимальна в проточной топи (24,5%), в то время как в центральном болотном озере она составляет более 93%. В топи и в ручье это самая богатая видами группа (Таблица 3.26). Из двух гильдий, входящих в данную группу, отмечены в основном хищники-хвататели. Гильдия гемофагов моллюсков представлена родом *Glossiphonia*, отмеченным в ручье и озёрах. Группа облигатных хищников в разнотипных водных объектах представлена разными таксонами. Так, в ручье по численности преобладают мокрецы и таниподины, по биомассе – пиявки (*Helobdella stagnalis* и *Erpobdella octoculata*). В озёрах основным хищником является пиявка *Erpobdella octoculata*, стрекозы и таниподины встречаются значительно реже. В топи облигатные хищники представлены двукрылыми: таниподинами и мокрецами, единично встречаются стрекозы.

Таблица 3.26 – Насыщенность видами трофических групп и гильдий беспозвоночных

Группы, гильдии	Водный объект			
	Ш	П	Р	Т
Облигатные хищники	8	12	15	15
хищники-хвататели	7	11	13	15
гемофаги моллюсков	1	1	2	0
Факультативные хищники	3	9	2	7
всеядные собиратели+хвататели	3	6	2	5
сапро-зоофаги собиратели+хвататели	0	0	0	1
соскребатели	0	3	0	1
Мирные полифаги	9	19	13	13
сестоно-фитодетритофаги+собиратели	7	8	7	8
фитодетритофаги собиратели	2	11	6	5
Детритофаги	3	1	6	4
глотатели	3	1	6	4
Фитофаги	1	2	3	1
жующие	1	2	3	1

Группа факультативных хищников менее разнообразна. В центральном болотном озере её численность максимальна и составляет 26% от общей, биомасса этой группы во всех водоёмах незначительна (Рисунок 3.15). Из трёх гильдий в топи и ручье отмечены только всеядные собиратели+хвататели (Таблица 3.26), представленные двукрылыми (мокрецами *Culicoides* spp. и мелкими хирономидами), а также отмеченным только в краевом болотном озере *Gammarus pulex*. В оз. Шиченгское преобладающим в составе группы видом является *Cricotopus* sp., в оз. Полянок и топи – *Psectrocladius* sp., в ручье данная группа развита слабо. Гильдия сапро-зоофаги собиратели+хвататели отмечена

только в топи (Таблица 3.26) (Tabanidae). Гильдия соскребателей представлена *Limnaea* spp. и отмечена в проточной топи и оз. Полянок.

Группа мирных полифагов в топи и обоих болотных озёрах составляет ~50% численности (Рисунок 3.15). Наибольшую биомассу она имеет в оз. Полянок (32%), наименьшую – в оз. Шиченгское. В озёрах данная группа является наиболее богатой в видовом отношении (Таблица 3.26). Эта группа представлена двумя гильдиями, из которых большую численность имеет гильдия сестоно-фитодетритофаги+собиратели. Только в оз. Полянок обе гильдии имеют одинаковую численность. Гильдия сестоно-фитодетритофаги+собиратели представлена двустворчатыми моллюсками и хирономидами, при этом в озёрах по численности и биомассе преобладает *Endochironomus albipennis*, также представлены *Glyptotendipes cauliginellus* и двустворчатые моллюски. В топи преобладает *Polypedilum* spp., в ручье – *Tanytarsus* sp. и *Chironomus* sp. Гильдия фитодетритофагов собирателей представлена наидидами, подёнками, ручейниками, ортокладами и некоторыми другими двукрылыми. В оз. Полянок по численности преобладают *Stylaria lacustris* и *Orthocladus* sp., по биомассе – *Dicranomyia* sp. и *Planorbis* sp. В оз. Шиченгское данная гильдия представлена только *Nais communis* и *Ripistes parasita*. В топи преобладали *Limnophyes minimus* и *Eukiefferiella* sp., в болотном ручье – подёнки *Cloeon dipterum*.

Группа детритофагов в водных объектах болота представлена только одной гильдией – глотатели. В ручье данная группа имеет наибольшую численность (37%), в проточной топи – наибольшую биомассу (50%) (Рисунок 3.15). К данной группе относятся только олигохеты сем. Enchytraeidae, Lumbriculidae и Tubificidae. Наибольшее число видов детритофагов (6) (Таблица 3.26) отмечено в ручье, за счёт тубифицид, среди которых по численности и биомассе доминирует *Tubifex newaensis*. В топи абсолютным доминантом является *Lumbriculus variegatus*.

Группа фитофагов также представлена одной группой – жующие и является наиболее бедной в количественном и видовом отношении (Таблица 3.26, Рисунок 3.15). Наибольшие численность и биомасса этой группы зафиксированы в болотном ручье и краевом болотном озере. В ручье данная группа представлена отмеченными только здесь цилиндротомидами, в оз. Полянок – жуками сем. Chrysomelidae.

В болотном ручье и проточной топи число трофических уровней 4, в озёрах – 5 (Таблица 3.27). Во всех водных объектах болота отмечено 5 групп и 7–8 гильдий. Тро-

фическое разнообразие в ручье и топи ниже, чем в озёрах. Численность зообентоса в болотных озёрах распределена по трофическим гильдиям более равномерно. Наибольший уровень конкуренции (соотношение хищных и «мирных» видов) отмечен в топи. Для озёр характерно преобладание по численности мирных полифагов, по биомассе – хищников. В топи отмечена наименьшая биомассе хищников, только здесь преобладают детритофаги. Трофическая структура озёр более разнообразна.

Таблица 2.27 – Трофическая структура зообентоса

Показатель	Водный объект			
	Ш	П	Р	Т
Число трофических уровней	5	5	4	4
Число трофических групп	5	5	5	5
Число гильдий	7	8	7	8
Трофическое разнообразие, бит/гил.	1,20	1,13	0,78	0,95
Число «мирных» видов	13	22	22	18
Число хищных видов, с учётом факультативных	11	21	17	22
Соотношение хищных и «мирных» видов	0,8	1,0	0,8	1,2

Таблица 3.28 – Значения индексов видового разнообразия для разных типов водных объектов болота

Показатель	Водный объект			
	Ш	П	Р	Т
Среднее число видов в пробе (S)	7,6 (5–15)	15,3 (4–28)	4,5 (2–15)	5,2 (2–11)
Индекс Маргалефа (Marg.)	1,73 (0,91–3,22)	3,45 (1,44–5,13)	1,31 (0,42–2,79)	1,29 (0,62–3,10)
Индекс доминирования (D)	0,25 (0,12–0,35)	0,17 (0,07–0,34)	0,35 (0,21–0,55)	0,41 (0,24–0,84)
Индекс Шеннона (H)	1,62 (1,77–2,35)	2,09 (1,2–2,89)	0,92 (0,67–2,0)	1,06 (0,31–1,77)

*Примечание.* В скобках приведён диапазон значений.

Наибольшее видовое разнообразие (индекс Шеннона) и видовое богатство (индекс Маргалефа) отмечено для оз. Полянок (Таблица 3.28). Также здесь выявлено наименьшее доминирование. Таким образом, в этом озере зафиксировано наибольшее число видов и распределение общей численности по видам относительно равномерное. В ручье и проточной топи бол. Шиченгское наоборот отмечены наименьшие значения индексов видового богатства и разнообразия и наибольшее доминирование. Несмотря на достаточно высокое количество видов, распределены они неравномерно и отмечается высокое доминирование отдельных видов. В оз. Шиченгское (в котором отмечено меньше всего таксонов) виды распределены в общей численности относительно равномерно.

Озёра Шиченгское и Полянок являются остаточными по происхождения и, соответственно, более древними среди всех изученных типов водных объектов. Гидрологические условия здесь наиболее стабильные – отсутствуют промерзание в зимний и пере-

сыхание в летний периоды. Также в литоральной зоне озёр сосредоточено больше кормовых ресурсов (Семенченко, Разлуцкий, 2009). В зообентосе преобладают моллюски, кольчатые черви и хирономиды, что в целом характерно для озёр региона. Доля численности и биомассы гомотопных видов здесь наибольшие. Доля хищников составляет менее половины численности, однако они преобладают по биомассе. В оз. Полянок имеется бóльший диапазон глубин, оно менее дистрофное (по сравнению с оз. Шиченгское), поэтому в нём создаются более оптимальные условия для существования водных макробеспозвоночных, что и отражается в более высоких значениях видового разнообразия и биомассы. Состав макрофитов, являющихся субстратом для обитания беспозвоночных, также во многом зависит от условий в водоёме.

Менее благоприятные условия для существования донных сообществ складываются в ручьях и проточных топях бол. Шиченгское. Последние характеризуются непостоянством гидрохимического режима (Филиппов, 2014а; Philippov, Yurchenko, 2020), уровня и объёма воды (с промерзанием зимой и иногда значительным пересыханием летом). Оба объекта имеют мезо- и евтрофный характер. И в топи, и в ручье отмечена наименьшая биомасса. Доля гомотопных видов ниже, нежели в первичных озёрах. Только здесь хищники составляют менее 50% численности и биомассы и широко представлены детритофаги. Наибольшие скопления макробеспозвоночных в ручье отмечены в зарослях *Fontinalis antipyretica*, который служат скорее защитой от сноса течением, нежели привлекательным с трофической точки зрения субстратом (из 30 обнаруженных в куртниках фонтиналиса видов, лишь 3 относятся к бриофагам).

Настоящее исследование позволило обнаружить 104 вида и таксона более высокого ранга водных макробеспозвоночных в разных типах водных объектов крупного болота (причём 81 таксон приводится впервые для ландшафтного заказника «Шиченгский»). Состав фауны и её структура зависели от типа объекта, следовательно, и от комплекса условий среды, формирующихся в них, включающий гидрологический режим, физико-химические показатели вод и грунтов, трофический статус водоёмов в течение всего сезона и ряда лет и т.п. В болотном ручье преобладают амфибиотические насекомые, в проточной топи основную роль играют олигохеты и хирономиды. В болотных озёрах доминируют моллюски и пиявки. Сходство фаун разных типов водных объектов болота минимально ( $K_{sc}=0,24-0,38$ ). При анализе трофической структуры наибольшую численность имеют мирные полифаги, наибольшую биомассу – хищники. Последние широко

представлены в большинстве болотных водных объектов, что отличает их от водоёмов иного происхождения. Среди изученных типов водных объектов наиболее благоприятные условия для водных макробеспозвоночных складываются в прибрежной зоне первичных внутриболотных озёр.

### 3.8. Влияние микро- и мезоусловий на болотные экосистемы

Болото представляет собой экосистему с разноуровневой пространственно-территориальной организацией (Галкина, 1946, 1959; Богдановская-Гиенэф, 1946а; Лопатин, 1954, 1971; Пьявченко, 1973, 1985а; Мазинг, 1973, 1988, 1994; Львов, 1977; Боч, Мазинг, 1979; Кузнецов, 2003, 2006 и др.; Cajander, 1913; Masing, 1984; Moen, 1990; Minayeva *et al.*, 2017). На каждом из уровней (биоценоз/болотный участок/болотный массив/болотная система) формируется определённый спектр экологических условий, зачастую играющих определяющую роль в формировании состава, структуры и динамики болота и его гидрографической сети. При этом на различные компоненты болотной экосистемы создаваемые микро- и/или мезоусловия влияют по-разному. Рассмотрим этот тезис на ряде примеров.

#### 3.8.1. Микроклимат

Крупные болотные массивы и системы в силу своих размеров создают широкий диапазон условий для формирования разных типов болотных участков. Каждый тип болотных участков имеет закономерности положения в рельефе, распространения в пределах болота и специфические структурно-функциональные характеристики (состав и структура растительного покрова и торфяных залежей, гидрологический режим, микроклиматические условия и др.). Учитывая, что на развитие верховых болот существенное влияние оказывают именно климатические факторы (Тюремнов, 1928; Белоцерковская, Романов, 1967; Иванов, 1967; Метс, 1967; Калюжный, 1979; Чесноков, Юдина, 1982; Грабовик, 1994; Головацкая *и др.*, 2008; Калюжный *и др.*, 2012; Курьина *и др.*, 2013; Инишева *и др.*, 2014; Корнатовая, Косых, 2018; Asada *et al.*, 2003; Lafleur *et al.*, 2005; Moore *et al.*, 2007; Breeuwer *et al.*, 2008; и др.), то логично предположить, что микроклиматические условия отдельных болотных участков (включающих болотные водные объекты) различаются в границах одного болота.

В 2013–2015 гг. были проведены исследования пространственно-временной измен-



чивости температуры и относительной влажности воздуха<sup>33</sup> в тёплый период года на разных типах болотных участков в пределах бол. Шиченгское и сопредельной территории: проточная топь, край внутриболотного минерального острова (урочище Берёзов Остров), облесённая окрайка болота вдоль болотного ручья и суходол (д. Старая) (Филиппов *и др.*, 2015). Далее по тексту станции измерений обозначаются «топь», «край острова», «ручей» и «суходол», соответственно.

Первичные данные измерений микроклиматических показателей обобщены в формате «статья о данных» (Philippov, Yurchenko, 2019). Летние среднемесячные значения температуры и влажности воздуха на бол. Шиченгское приведены ниже (Таблица 3.29).

Таблица 3.29 – Летние среднемесячные значения температуры и влажности воздуха

Год	Месяц	Температура, °С				Влажность, %			
		Топь	Край острова	Ручей	Суходол	Топь	Край острова	Ручей	Суходол
2013	Июнь	18,5±4,1	19,7±3,9	16,8±3,4	–	69,3±10,9	68,7±10,4	77,8±10,6	–
	Июль	18,9±2,7	19,9±2,8	17,3±2,1	–	73,6±11,7	72,7±11,5	81,5±8,7	–
	Август	16,7±3,6	17,4±3,6	15,5±3,3	–	78,3±7,8	77,9±7,1	84,9±4,9	–
2014	Июнь	15,1±5,3	15,3±5,3	13,5±4,7	–	72,2±14,8	73,0±14,7	78,4±11,7	–
	Июль	18,6±3,3	18,9±3,2	16,3±2,6	–	68,6±12,1	70,2±11,6	80,2±8,4	–
	Август	17,3±4,0	17,5±4,1	15,9±3,4	–	76,3±10,6	77,6±11,2	84,9±7,0	–
2015	Июнь	17,3±3,7	–	14,9±3,1	15,6±3,5	68,9±8,6	–	82,2±5,2	72,2±6,5
	Июль	16,6±3,1	–	14,5±2,4	14,9±2,6	78,9±9,6	–	90,7±4,5	84,0±6,5
	Август	15,2±2,6	–	13,4±2,3	13,6±2,6	78,8±8,0	–	90,0±4,8	82,0±7,4

*Примечание.* Данные представлены в виде среднего арифметического и его стандартного отклонения. Прочерк (–) означает, что данные за этот период отсутствуют.

Среднесуточные температуры (Рисунок 3.16, А, В, Д) воздуха на ручье отличались от таковых на топи и краю острова. В 2013 и 2014 гг. в паре ручей – край острова различия были статистически значимыми ( $D=0,23$ ,  $p < 0,001$  и  $D=0,21$ ,  $p = 0,009$ , соответственно). Значимые различия между ручьём и топью отмечены в 2014 и 2015 гг. ( $D=0,18$ ,  $p=0,03$  and  $D=0,26$ ,  $p < 0,001$ , соответственно). На суходоле и окрайке болота вдоль ручья

<sup>33</sup> В 2013 г. параметры регистрировали с 7 мая по 11 октября (со 127-х по 284-е сутки, всего 158 дней), в 2014 г. – с 25 мая по 25 сентября (со 145-х по 268-е сутки, всего 124 дня), в 2015 г. – с 6 мая по 15 сентября (со 126-х по 158-е сутки, всего 133 дня). Непрерывная запись показаний велась с интервалом 30 минут, первичные данные представляли собой 48 измерений температуры и относительной влажности воздуха в сутки. Общий массив данных насчитывал 7584 значения за 2013 г., 5952 – за 2014 г. и 6384 – за 2015 г. Измерения показателей осуществляли с помощью регистраторов температуры и влажности DT-171 (СЕМ-instruments), на высоте 0,5 м от поверхности болота. Прибор позволяет фиксировать температуру окружающей среды в диапазоне от  $-40^{\circ}\text{C}$  до  $+70^{\circ}\text{C}$  с разрешением  $0,1^{\circ}\text{C}$  и погрешностью  $\pm 1^{\circ}\text{C}$ , а также относительную влажность воздуха в пределах 0–100% с разрешением  $0,1\%$  и погрешностью 3%. На основании полученных результатов вычисляли среднесуточные значения и амплитуды суточных колебаний температуры и влажности. Анализ полученных данных выполняли с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA. Статистический анализ показал, что данные не подчиняются закону нормального распределения (критерий Шапиро–Уилка,  $p < 0,05$ ). Поэтому для анализа различий между болотными участками использовали непараметрический критерий Колмогорова–Смирнова ( $D$  – максимальное расстояние между кумулятивными распределениями двух выборок).

наблюдался близкий ход температур, при этом на суходоле и топи температуры отличались ( $D=0,20$ ,  $p=0,01$ ).

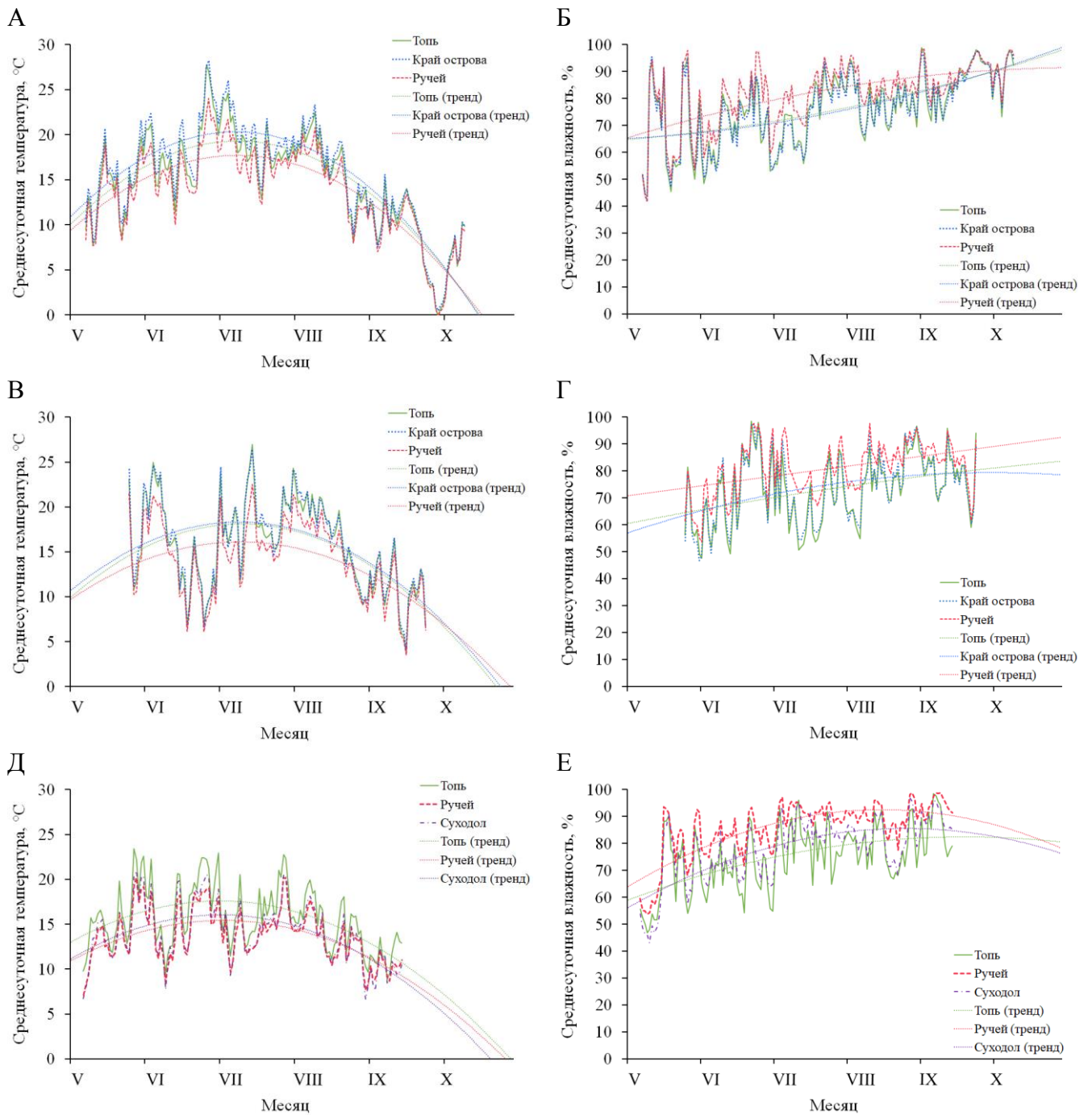


Рисунок 3.16. Ход температуры и относительной влажности воздуха в 2013 г. (А, Б), 2014 г. (В, Г) и 2015 г. (Д, Е)

Среднесуточная влажность воздуха (Рисунок 3.16, Б, Г, Е) заметно различалась между ручьём и остальными станциями. Так, были получены следующие различия: в 2013 г. с топью  $D=0,25$ ,  $p < 0,001$  и краем острова  $D=0,28$ ,  $p < 0,001$ ; в 2014 г. с топью  $D=0,28$ ,  $p < 0,001$  и краем острова  $D=0,27$ ,  $p < 0,001$ ; в 2015 г. с топью  $D=0,47$ ,  $p < 0,001$ . В 2015 г. влажность воздуха также значительно различалась между топью и суходолом ( $D=0,18$ ,  $p=0,02$ ).

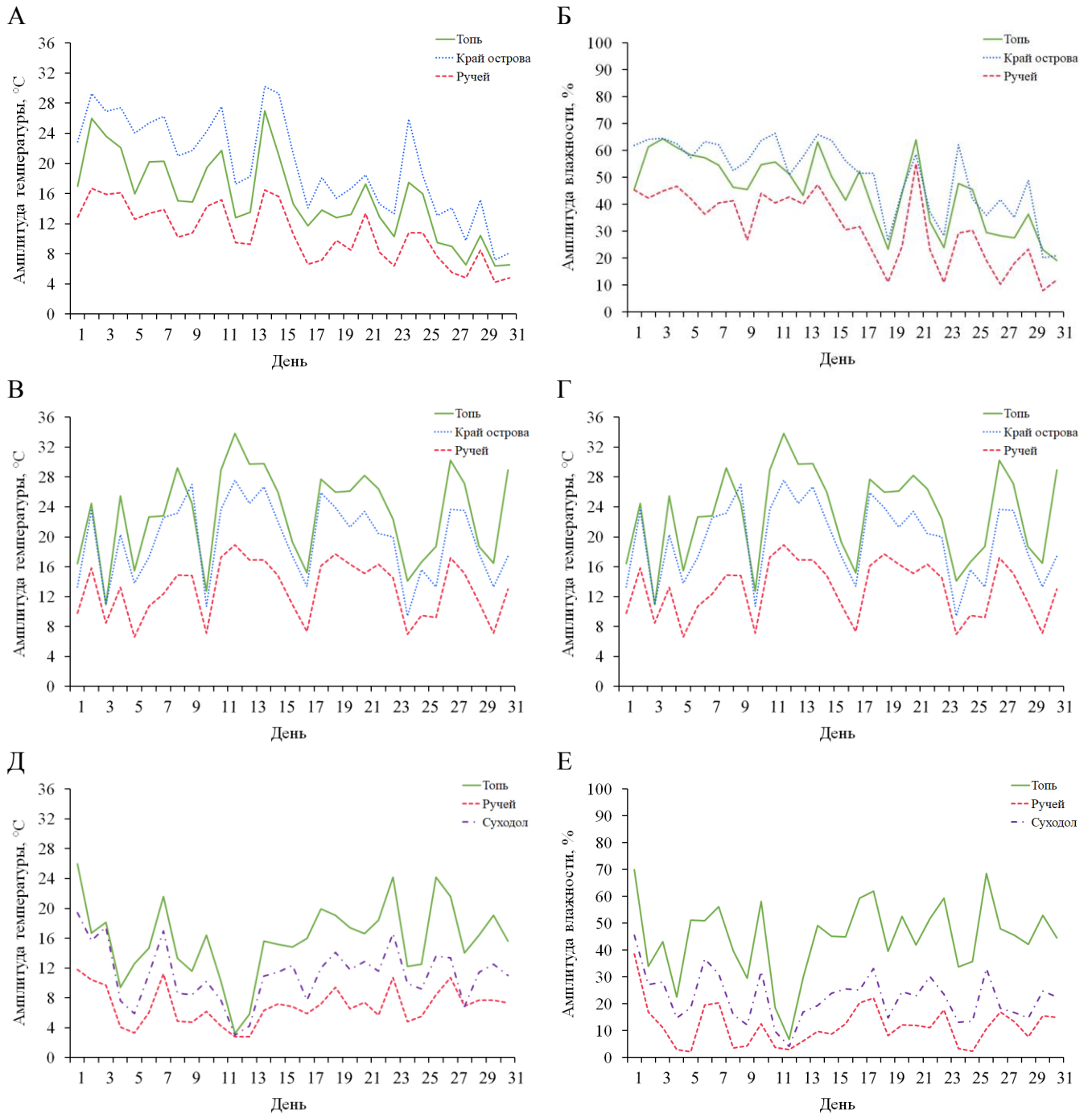


Рисунок 3.17. Амплитуда температуры и относительной влажности воздуха в июне 2013 г. (А, Б), 2014 г. (В, Г) и 2015 г. (Д, Е)

Амплитуды температуры и влажности воздуха различались между всеми станциями в течение каждого периода исследования (за исключением пары топь – край острова в 2014 г.). На Рисунке 3.17 представлены данные по одному летнему месяцу (июль). При анализе полного массива данных были получены следующие результаты. В 2013 г. между топью и краем острова  $D=0,30$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,20$ ,  $p=0,003$  (влажность); между топью и ручьём  $D=0,29$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,34$ ,  $p < 0,001$  (влажность); между краем острова и ручьём  $D=0,51$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,46$ ,  $p < 0,001$

(влажность). В 2014 г. между топью и ручьём  $D=0,56$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,46$ ,  $p < 0,001$  (влажность), между краем острова и ручьём  $D=0,44$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,37$ ,  $p < 0,001$  (влажность). В 2015 г. между топью и суходолом  $D=0,41$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,56$ ,  $p < 0,001$  (влажность), между топью и ручьём  $D=0,65$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,72$ ,  $p < 0,001$  (влажность), между суходолом и ручьём  $D=0,44$ ,  $p < 0,001$  (температура) и  $D=0,43$ ,  $p < 0,001$  (влажность).

Согласно полученным результатам, внутриболотные участки (топь и край острова) в целом характеризовались более высокими температурами, чем краевой (ручей) и внеболотный (суходол) участки. Наши данные согласуются с результатами, полученными на болотах России (Чесноков, 1977; Чесноков, Юдина, 1982; Дюкарев, 2012; Инишева и др., 2014), Белоруссии (Белоцерковская, 1980), Чехии (Hojdova *et al.*, 2005), Швеции (Rydin, Jeglum, 2013). Ранее было показано, что среднегодовая температура воздуха в болотных котловинах на  $0,3^{\circ}\text{C}$  ниже, чем на прилегающих суходольных участках (Чесноков, 1977), что связано с более низкими отметками поверхности болота, слабой циркуляцией воздуха, его застаиванием и последующим радиационным выхолаживанием (Чесноков, Юдина, 1982).

На внутриболотных участках колебания температуры и влажности воздуха выражены сильнее, чем на облесённой окрайке. Это объясняется тем, что древесный ярус способствует задержанию влаги и сглаживанию колебаний температуры благодаря транспирации. Этот эффект в некоторой степени прослеживается и на краю болотного острова, однако, более интенсивная и неравномерная циркуляция воздуха ослабляет его. В топи уровень болотно-грунтовых вод выше, чем на внутриболотных минеральных островах и окрайках болота, поэтому здесь можно было бы ожидать более высокие ночные температуры в связи с аккумуляцией тепла водными массами. Тем не менее наблюдаемая интенсивность радиационного выхолаживания свидетельствует о том, что отсутствие древесного яруса является лимитирующим фактором в процессах удержания тепла болотными участками.

Таким образом, микроклимат на рассмотренных болотных участках бол. Шиченгское имеет существенные различия. Наличие диапазона микроклиматических условий имеет важное (а иногда, очевидно, решающее) значение для благоприятного существования бóльшего количества видов. С другой стороны, существенные колебания влажности и температуры в течение вегетационного сезона в определённой мере лимитируют

состав и структуру биоты, а также динамику биоценозов (в том числе и водно-болотных (González Garraza *et al.*, 2012)).

### 3.8.2. Позвоночные

Фауну болот целесообразно рассматривать с учётом её пространственной структуры, то есть необходимо учитывать сложность и протяжённость стадий отдельных/разных групп животных (Боч, Мазинг, 1979). И если для почвенных и водных беспозвоночных анализ/характеристика фауны может быть ограничена определённым элементом микрорельефа, то представители мегафауны связаны с обширными территориями, которые включают как неболотные земли, так и собственно водно-болотные угодья. Рассмотрим место различных групп позвоночных и их место в экосистеме болота и его поверхностной гидрографической сети.

Наши исследования позволили выявить состав фауны позвоночных бол. Шиченгское (Филиппов, 2004a, 2016a; Филиппов, Шабунев, 2013, 2014; Philippov *et al.*, 2021). Макрофауна модельного болота включает 83 вида<sup>34</sup>, относящихся к 5 классам (Osteichthyes – 8, Amphibia – 2, Reptilia – 1, Aves – 65, Mammalia – 7).

Рыбы. Костные рыбы в пределах болота обитают в болотных озёрах и реках. В озёрах отмечены щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), лещ (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758), золотой/обыкновенный карась (*Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), елец (*Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758)), язь (*Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)), плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)), обыкновенный ёрш (*Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)), речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758). Причём лишь щука и окунь более или менее обычны для болотных рек. Сходный состав и объём ихтиофауны отмечен и в других внутриболотных озёрах Вологодской обл. (Озёрные ресурсы ..., 1981). Костные рыбы не встречаются в смешанных водных объектах болот (моховые мочажины, топи), но весьма типичны для первичных болотных водоёмов и водотоков. Возможность их обитания (помимо размеров и морфометрических особенностей водного объекта, физико-химического состава их вод) лимитируется пищевыми ресурсами. Последнее предпола-

<sup>34</sup> Со слов местных жителей, в районе оз. Шиченгское до середины XX века периодически встречался северный олень (*Rangifer tarandus*), но начиная с середины 1960-х гг. более не отмечался (схожая ситуация характерна и для большей части территории области [см. например, Красная книга ..., 2010, с. 190]), поэтому мы и не включили его в настоящий список. Также в границах Шиченгского заказника (но вне водно-болотного угодья) отмечены европейский крот (*Talpa europaea*), обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), барсук (*Meles meles*), ласка (*Mustela nivalis*), хорь лесной (*Mustela putorius*). Встречаемость в пределах водно-болотного угодья ряда видов [волк (*Canis lupus*), рысь (*Felis lynx*), лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes*)] нам не удалось ни подтвердить, ни опровергнуть.

гает, что в болотных озёрах наибольшее преимущество получают эврифаги с широкой экологической пластичностью (например, окунь).

Амфибии и рептилии. Болота бедны представителями данных групп (Николаев, 2006). На окрайках бол. Шиченгское обнаружена обыкновенная/серая жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)). Там же и на участках проточных топей и по берегам болотных озёр единично встречается травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758). На кочках и грядах облесённых болотных участков и грядово-мочажинных комплексов верхового болота и на его окрайках, по берегам болотных озёр обитает живородящая ящерица (*Lacerta vivipara* Jacquin, 1787). В целом, земноводные и пресмыкающиеся ограничены отдельной частью болота с сопряжённым болотным водным объектом или краевой структурой (что повышает возможность успешного размножения, а также имеет более богатые/разнообразные пищевые ресурсы и более сбалансированные суточные и сезонные микроклиматические колебания (см. раздел 3.8.1)).

Птицы. Бол. Шиченгское и его внутриболотные объекты являются привлекательными для 65 видов птиц (Филиппов, Шабун, 2013; Филиппов, 2016a), из которых 53 – гнездится регулярно или от случая к случаю, 8 – используют верховое болото лишь как место добычи корма, а 4 – встречаются на пролёте. В целом, полученные значения сходны с набором видов птиц торфяных болот таёжной зоны (55–102 видов, например: Тауриньш, 1961; Равкин, Бышне, 1999; Николаев, 2006; Яблоков, 2007; Жукова и др., 2016; Шабун, Филиппов, 2016), различия же зависят не столько от продолжительности исследований, сколько от величины болотного массива, наличия или отсутствия мелко-контурности и внутриболотных образований (болотных озёр, рек, островов), а также от субъективности в определении границ болотной экосистемы.

В географическом плане авифауна данного болота разнообразна. В её составе обнаружены представители восьми фаунистических комплексов (по: Сазонов, 2012). Это – северные виды (18/11 – здесь и далее после косой линии число гнездящихся или возможно гнездящихся видов), принадлежащие к арктическому (2/1), гипоарктическому (6/3), северо-среднетаёжному (7/4) комплексам и комплексу приокеанических бореальных формаций (3/3); южные виды (13/11), включающие комплексы европейских (11/9) и дальневосточных (1/1) широколиственных лесов и аazonальные (1/1); плюризональные виды (34/31), входящие в состав комплекса лесной палеарктической фауны (22/20) и аazonального комплекса (12/11). Такое распределение видов указывает на значительное

влияние на орнитофауну болота окружающих лесов и сельхозугодий.

Наибольшее видовое богатство и численность птиц обнаруживаются в краевых зонах: окрайки болота («лес – болото») и внутриболотное озеро и его берега («озеро–болото»). Отсутствие краевого эффекта резко сокращает численность и состав орнитофауны, но при этом в типично болотных биотопах (топи, грядово-мочажинные и кочковато-мочажинные комплексы) резко повышается доля облигатных и облигатно-факультативных болотных видов (кулики, ржанки, белые куропатки). Замечено, что на верховых болотах «болотные виды» птиц либо не встречаются вовсе, либо формируют гнездовые ассоциации (это наглядно было показано М.С. Яблоковым (2006) на примере болот Псковской обл.). «Лесные виды» (в особенности, воробьинообразные и ржанкообразные) весьма успешно используют болота для питания (в том числе вскармливания птенцов) водными макробеспозвочными (Покровская, Герд, 1955; Воропанова, 1959; Покровская, 1976). В целом, разнообразие и численность птиц в пределах крупного болота лимитируется мезоусловиями, связанными с кормовыми ресурсами конкретных болотных участков, а также возможностью гнездования в их пределах.

Млекопитающие. Болота (особенно необлесённые) для зверей не являются единственной постоянной стацией (причины в однообразии и сравнительно малых объёмах растительных кормов, отсутствии укрытий и возможностей для рытья нор и т.п.) (Боч, Мазинг, 1979). На бол. Шиченгское, близ внутриболотных озёр и болотных рек, отмечается бурый медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758). В основном транзитом на болоте появляется лось (*Alces alces* Linnaeus, 1758) и заяц-беляк (*Lepus timidus* (Linnaeus, 1758)), на его окрайки изредка заходит кабан (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). Также изредка на облесённых участках и окрайках болота встречается белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* (Linnaeus, 1758)). И если эти млекопитающие используют болото лишь как факультативную стацию, то для речной выдры (*Lutra lutra* (Linnaeus, 1758)) и обыкновенного/речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758)<sup>35</sup> первичные внутриболотные водоё-

<sup>35</sup> Обыкновенный бобр периодически отмечается на болотных водотоках (рр. Глухая Сондушка, Сондушка, Шиченга) и озёрах (Шиченгское, Полянок). На территории Вологодской области бобр был полностью истреблён ко второй половине XIX века, однако начиная с 1949 г. была предпринята успешная попытка его реакклиматизации в реки Тотемского района (Савинов, Лобанов, 1958, с. 192–199). Учитывая, что мы не смогли найти в краеведческой литературе (Филиппов, 2010б) сведений о времени, скорости, характере и путях расселения бобра в Сямженском районе, то можем высказать лишь ряд предположений. Вероятнее всего вселение бобра на территорию Шиченгского водно-болотного угодья могло происходить тремя путями: 1) из р. Тафта (зафиксирован в ней в 1955 г. [здесь и далее даты даны по: Сажинов, 1962]) через водораздел в р. Нишма (приток р. Шиченга); 2) из р. Большой Кюок (зафиксирован в 1957 г.) в р. Кюок и далее в р. Вага, потом через водораздел в р. Войдуш, р. Узьмица в р. Нишма; 3) из р. Сямжена (зафиксирован в 1962 г.) в р. Шиченга. Предполагаем, что бобр появился на изучаемой территории не позднее 1965–1975 гг.

мы/водотоки – основные типы биотопов в пределах болота. И если роль большинства зверей на болотах несущественно, то переоценить средообразующую деятельность на них бобра невозможно. Детальные и разносторонние исследования влияния бобра на болота и их поверхностную гидрографическую сеть выполнены на территории Дарвинского и Рдейского заповедников (Завьялов, 1999, 2012, 2017 и др.; Завьялов *и др.*, 2005).

В целом, фауна позвоночных животных бол. Шиченгское зависит, прежде всего, от мезоусловий: разнообразия болотных участков и внутриболотных водных объектов, а также прилегающих территорий. Наибольшее количество видов обнаружено в краевых структурах (облесённые окрайки верхового болота, заболоченные берега озёр и т.п.), что объясняется наличием более широкого спектра условий для обитания (включая кормление, гнездование). Общий размер модельного болота с одной стороны благоприятно сказывается на самой возможности обитания большинства позвоночных (включая (благодаря краевым зонам) значительное число водно-болотных, лесных и лесо-болотных видов), с другой стороны низкая кормовая привлекательность и открытость верховых болот даёт возможность для благоприятного круглогодичного существования лишь болотным видам, а также для сезонных миграций (в особенности водно-околоводных перелётных птиц). Микроусловия для позвоночных не имеют существенного значения.

### **3.8.3. Наземные хортобионты**

Гетерогенность болотных массивов (в особенности их почвенно-растительных и гидрографических условий, микрорельефа) создают соответствующие условия для крайне неравномерного распределения беспозвоночных. Причём, если для почвенных (и отчасти водных) беспозвоночных основную роль играют локальные условия нанотопа/микроформ, то для наземных и амфибиотических организмов усиливается значение фациальных и отчасти мезоструктурных условий самого болота.

Задачей настоящего подраздела работы было показать, что каждый участок водно-болотного угодья формирует свой комплекс видов, обладающих собственным составом, структурой, сезонной динамикой. В мае–сентябре 2013 г. Д.А. Филипповым были выполнены количественные учёты хортобионтных членистоногих [с использованием методики кошения энтомологическим сачком; по 30 взмахов в трёх повторностях; диаметр обруча 0,3 м] на трёх стандартных станциях (проточная топь, грядово-мочажинный комплекс, приручьевой болотный участок) модельного болота – бол. Шиченгское. Раз-



бор коллекции и идентификация видов проведена к.б.н. С.В. Пестовым. Материалы опубликованы (Пестов, Филиппов, 2016, 2021; Philiprov *et al.*, 2021).

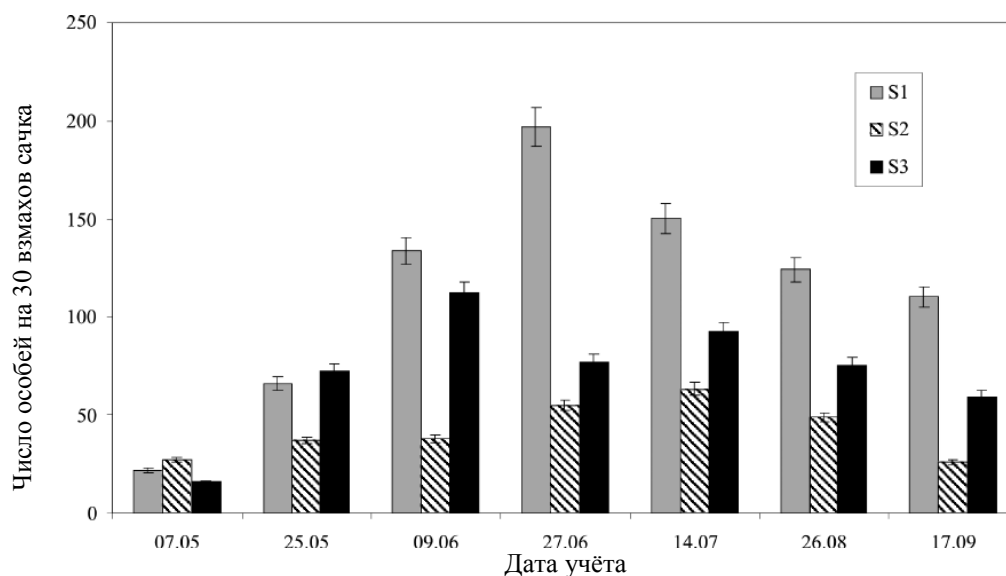


Рисунок 3.18. Динамика общего обилия (экз./30 взмахов сачка) наземных членистоногих бол. Шиченгское (2013 г.) (по: Пестов, Филиппов, 2021)

**Примечание:** S1 – проточная топь, S2 – участок на границе внутриболотного острова с грядово-мочажинными комплексами, S3 – облесённая окрайка болота вдоль болотного ручья.

По результатам количественного учёта обитателей травяно-кустарничкового яруса выявлены изменения сезонной активности хортобионтных беспозвоночных и обнаружено, что тип местообитания влияет на их численность (Рисунок 3.18). Максимальная численность (по сравнению с другими биотопами) отмечена на приручьевом участке с пиком в последней декаде июня (223 экз./30 взмахов сачка). Минимальная численность и наименьшая амплитуда её колебания характерна для населения артропод грядово-мочажинного комплекса (пик приходится на середину июля – 63 экз./30 взмахов сачка). Наибольшее обилие хортобионтов проточной топи было в два раза ниже, чем в грядово-мочажинном комплексе. Пик активности смещен на первую декаду июня. Эти различия, вероятно, зависят от скорости прогревания субстрата, в котором обитают личинки насекомых. Наибольшее обилие членистоногих в проточных топях приходится на 9 июня (109 экз./30 взмахов сачка), а позднее идёт плавный спад их численности.

Двумерный дисперсионный анализ позволил выявить пространственно-временную неоднородность комплекса хортобиотнов болотных экосистем, показавшим более значимое влияние типа биотопа ( $F=11,96$ ,  $p=0,00139$ ) по сравнению со временем отбора материала ( $F=3,61$ ,  $p=0,02783$ ). На вторую переменную (дату сбора) в большей степени влияет сезонный ход температур воздуха.

В трофической структуре комплексов хортобионтных беспозвоночных болотных

экосистем преобладающими группами являются сапрофаги, хищники и фитофаги, которые в свою очередь тоже имеют свои особенности сезонного хода численности: сапрофаги, хищники и паразиты имеют максимальное обилие в июне или июле, а фитофаги – в конце вегетационного сезона (Пестов, Филиппов, 2016, 2021).

Таким образом, для наземных хортобионтов существенное значение имеют мезоусловия, то есть влияние биотопа. Так, в разных типах болотных участков создаются благоприятные условия для обитания определённого комплекса беспозвоночных с определённой численностью. Причём разные трофические группы хортобионтов имеют свои особенности сезонного развития, занимая собственные пространственно-временные ниши, позволяющие максимально эффективно использовать пищевые ресурсы болот. Меньшее значение на эти комплексы оказывают микроусловия болот (например, сезонный ход температуры воздуха), что объяснимо их возможностям к активному перемещению внутри болотных массивов.

#### **3.8.4. Лишайники**

Важным функциональным звеном гетеротрофного блока болотных экосистем, отвечающим за регуляцию их первичной продуктивности и осуществляющим деструкцию растительных остатков, являются различные группы грибных организмов. Учитывая, что сведения о микобиоте модельного болота минимальны (Philippov *et al.*, 2021), то в качестве модельной группы грибов были выбраны лишайники (для рассмотрения влияние микро- и мезоусловий на их разнообразие и состав). Материалы о лишенобиоте бол. Шиченгское и прилегающих к нему участках отражены в нескольких работах (Филиппов, 2004а, 2007в; Чхобадзе, Филиппов, 2015б; Philippov *et al.*, 2021). На данном болоте зафиксировано 39 видов (один определён до рода) лишайников из 23 родов и 10 семейств, принадлежащих к отделу Ascomycota. Данные значения вполне сопоставимы с лишенобиотой болот других территорий Вологодской обл. Например, на болотах Вытегорского р-на всего было выявлено 49 видов лишайников, при этом на отдельных болотных массивах видовое богатство колебалось от 14 до 28 и зависело от детальности и продолжительности исследований (Чхобадзе, Филиппов, 2015а).

Ведущее место в лишенобиоте болота занимает сем. Parmeliaceae – 21 вид (53,8% от общего числа), на втором месте находится Cladoniaceae – 8 (20,5%), остальные семейства включают по одному виду (кроме Lecanoraceae и Physciaceae по 2). Наибольшее ко-

личество родов (13) включает в себя также сем. Parmeliaceae. Высокое положение в составе лишенобиоты сем. Cladoniaceae и Parmeliaceae отражает её бореальные черты, что вполне закономерно и, по всей видимости, в целом характерно для болот региона. Значительная часть родов содержит по одному виду, за исключением, *Cladonia* – 8 видов, *Usnea* – 4, *Bryoria* – 3, *Evernia*, *Hypogymnia*, *Lecanora*, *Melanohalea* – по 2.

В биологическом отношении в лишенобиоте болота преобладают виды с кустистыми слоевищами (20 видов – 51,3%), из которых 10 (25,6%) являются повисающими и 10 – прямостоячими (к данной жизненной форме отнесена и *Ramalina dilacerata* у которой слоевище жёсткое и ориентировано вертикально по отношению к поверхности места поселения); листоватая биоморфа занимает второе место и включает 13 видов (33,3%), накипная представлена 5 видами (12,8%), чешуйчатая – одним видом *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy [= *Psora ostreata* Hoffm.] (2,6%).

Ожидаемо основу лишенобиоты болота в географическом плане [группы приводятся на основании работы Т.Н. Пыстиной (2003)] составляют бореальные виды (27), в том числе мультирегиональные (15 – 38,5%) и голарктические (12 – 30,8%) лишайники. Также отмечены мультизональные мультирегиональные (6), неморальные голарктические (3), монтанные и неморальные мультирегиональные (по 1).

По отношению к увлажнению [группы приводятся на основании работы Т.Н. Пыстиной (2003)] на болоте наиболее представлены лишайники, относящиеся по отношению к характеру увлажнения к мезофитам (28 видов) и гигромезофитам (10).

При анализе лишенобиоты по фитоценотическим предпочтениям выяснилось, что большинство видов (35) приурочены к облесённым окрайкам бол. Шиченгское. Практически все лишайники там сосредоточены в древесно-кустарниковом ярусе (сосна, берёза пушистая, ольха клейкая, несколько видов ив, способных вырастать до крупных размеров, крушина). Напочвенные лишайники отмечаются только на олиготрофных окрайках, они редки и малообильны, так как угнетаются быстро растущими сфагновыми мхами или вымокают в годы с высоким стоянием болотно-грунтовых вод. Наименее богаты видами собственно участки верхового болота (14 – 35,9%), где древесно-кустарниковый ярус (если он вообще развит) представлен лишь болотными формами сосны.

В субстратном отношении [группы приводятся на основании работы Т.Н. Пыстиной (2003)] наиболее выражена группа эпифитных лишайников (26 видов – 66,7% от общего числа). В значительно меньшем количестве представлены эпигейды и эпиксилы

(8 – 20,5% и 5 – 12,8%, соответственно). Заметим, что почвы, в классическом её понимании, на болотах практически нет, поэтому напочвенные виды (например, *Cladonia* spp.) растут либо на коре в геоплезных микробиотопах (основания стволов и нетронутые деструкцией пни и остолопы), либо на торфе в разных стадиях сформированности и разложения, то есть, по сути, они являются эпифитореликвитами. На кочках и приствольных повышениях грядово-мочажинных и кочковато-мочажинных комплексов олиготрофных участков болота достаточно редко и с малым обилием встречаются напочвенные кладонии/кладины (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cl. rangiferina* (L.) F.H. Wigg., *Cl. stygia* (Fr.) Ruoss) и *Cetraria islandica* (L.) Ach., при этом они тяготеют к более прогреваемым и сухим местам, особенно там, где начинается отмирание мхов, травянистых растений и кустарничков. Также эпигейные лишайники активно поселяются на древесине, находящейся в разных стадиях деструкции, являясь, в таком случае, эпиксилами. Набор облигатных и факультативных эпиксиллов на болоте достаточно однообразен и представлен массовыми для хвойных и вторичных лесов Вологодской обл. видами, такими как *Cladonia botrytes* (K.G. Hagen) Willd., *Cl. cenotea* (Ach.) Schaer., *Cl. deformis* (L.) Hoffm., *Cl. pyxidata* (L.) Hoffm., *Hypocenomyce scalaris*, *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. [= *Biatora symmicta* (Ach.) Fr.], *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. Именно эти виды составляют основу лишайниковых группировок на обнажённой и гнилой древесине вместе с несколькими примешивающимися банальными эпифитами (*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor, *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai [*Cetraria pinastri* (Scop.) Gray]). Собственно эпибриофитов среди найденных на болотах лишайников нет, несмотря на разнообразие подходящих субстратов; из облигатных эпифитореликвитов выявлен лишь один вид (*Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.), но в конкретных условиях обнаруженный лишь на гнилой древесине и в подсчётах отнесённый нами к эпиксилам.

Анализ предпочтений эпифитных, эпиксильных и эпигейных видов в отношении древесных пород показал, что наиболее заселёнными форофитами является сосна, берёза пушистая, ивы пятитычинковая и чернеющая, реже ольха клейкая, крушина и хамедафна. Бедность эпифитов на эриковых кустарничках объясняется тем, что ветви этих растений имеют малый диаметр и гладкую поверхность коры, существенно ограничивая возможности поселения на них лишайников. Кроме того, продолжительность жизни данных форофитов (или срок жизни их скелетных ветвей на которых в основном и рас-

тут эпифитные лишайники) существенно меньше, чем у остальных обследованных древесных пород. В качестве облигатных и факультативных эпифитов на 7 породах и производном древесном материале отмечено 36 видов (92,3%). Лишь три вида лишайников (*Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*, *Cl. stygia*) не зафиксированы на форофитах и их дериватах. Схожие закономерности были зафиксированы нами и на болотах Вытегорского р-на (Чхобадзе, Филиппов, 2015a).

Таким образом, бедность видового богатства и невысокое систематическое разнообразие лишайнобиоты бол. Шиченгское обусловлена специфическими микроклиматическими и экологическими условиями, а также характерной для болотных биотопов однообразностью субстратов. Наиболее существенное значение на произрастание лишайников оказывает очень контрастный температурный режим, сильная и стабильная инсоляция и достаточно низкая влажность воздуха в его приземном слое (это подтверждается и нашими данными, см. раздел 3.8.1 наст. диссертации). На верховых слабооблесённых участках болота у эпифитных и эпиксильных видов значимым детерминирующим фактором становится дефицит пространства для поселения (ввиду малого диаметра стволов и ветвей древесных пород, а также их валежа, остолопов и пней). На роль пространства (объёма физической среды), как экологического фактора, указывал в своё время ещё Т.А. Работнов (1992).

### 3.8.5. Высшие растения

#### 3.8.5.1. *Nuphar lutea* и бактерии

Макрофиты – одни из основных структурообразующих компонентов болотной экосистемы. В разных типах водных объектов болот ценотическую значимость имеет ограниченное количество видов/групп видов. Например, на заливаемых поймах это осоки, хвощ, вахта, пузырчатки; в моховых мочажинах – сфагновые мхи; в болотных озёрах – сплавинообразующие гигрогелофиты и гидрофиты с плавающими листьями. В последней группы особое место занимает *Nuphar lutea* (L.) Smith.

Кубышка жёлтая<sup>36</sup> имеет широкое распространение в Голарктике, произрастая в

---

<sup>36</sup> *Nuphar lutea* – корневищное недерновое многолетнее поликарпическое травянистое водное растение. Гидрофит. Корневище жёлто-зелёное горизонтальное, мясистое, толстое (диаметром 3–10 см), покрыто ромбовидно-округлыми рубцами от опавших/отмерших листьев. Нижние листья подводные, на коротких черешках, полупрозрачные, тонкие, с волокнистыми краями. Плавающие листья на длинных почти трёхгранных черешках, кожистые светло-зелёные яйцевидные/яйцевидно-овальные/сердцевидно-овальные [овальные, при основании на 1/3 сердцевидно-вырезанные, со сближенными и/или несколько налегающими друг на друга тупоконечными лопастями]. Размножение семенной и вегетативное. Цветки верхушечные, одиночные на длинных цветоносах, плавающие

водоёмах и водотоках, как болотного, так и неболотного генезиса. Вид является важным элементом водных биоценозов, формируя многочисленные консортивные связи с различными группами организмов (Смирнов, 1959; Гаевская, 1966; Негробов, Хмелёв, 1999; Żbikowski *et al.*, 2010; Grohmann *et al.*, 2014; и др.). Так, плавающие листья *N. lutea* относительно легко подвергаются разложению и функционируют как источник питания для детритофагов, выступая звеном в детритных трофических цепях (Brock *et al.*, 1985; Belova, 1993; Mille-Lindblom *et al.*, 2006; Żbikowski *et al.*, 2010; Klok, van der Velde, 2017). Листья служат субстратом и источником пищи для различных водных грибов (Воронин, Солнцева, 1994; Воронин, 2005; Vergeer, van der Velde, 1997; Mazurkiewicz-Zapałowicz *et al.*, 2016). В то же самое время знания об эпифитных бактериях на этих макрофитах остаются весьма ограниченными (Белова, 1993; Donderski, Kalwasińska, 2002).

В задачи нашего исследования<sup>37</sup> входил анализ эпифитных и планктонных сообществ бактерий, обитающих в водных объектах, различающихся по генезису. Исследования были выполнены летом 2016 г. на внутриболотном оз. Хотавец и на старице р. Сямжена. В трёхкратной повторности были отобраны пробы воды и плавающие листья кубышки. Методика работы подробно описана в нашей статье (Ivanova *et al.*, 2018), на основании которой, в кратком виде, результаты изложены ниже.

В обоих изученных водоёмах количество бактериальных клеток было сопоставимо, как в образцах воды (изменялось в диапазоне от  $2,31 \pm 0,14 \times 10^6$  до  $3,31 \pm 0,19 \times 10^6$  кл/мл), так и на плавающих листьях кубышки (от  $0,93 \pm 0,12 \times 10^7$  до  $1,43 \pm 0,19 \times 10^7$  кл/г сырой массы). Микробные эпифитные сообщества, колонизирующие плавающие листья кубышки, были более разнообразны, нежели планктонные.

Преобладающими группами планктонных бактерий в обоих водоёмах были *Actinobacteria* (28–35 и 29–34% из всех генетических последовательностей 16S рРНК в болотном озере и старице, соответственно), *Proteobacteria* (27–36 и 11–15%), *Bacteroidetes* (7–13 и 35–49%), *Cyanobacteria* (10–12 и 3–7%) и *Verrucomicrobia* (6–10 и 3–7%) (Рисунок 3.19), тогда как незначительно были представлены *Firmicutes* (0,8–1,6 и 0,2–1,3%), *Par-*

---

(диаметром 4–6 см), обоеполые, правильные. Чашечка состоит из пяти полушаровидных жёлтых долгосохраняющихся чашелистиков, лепестков венчика и тычинок много, завязь верхняя. Цветение в июне–сентябре. Плод (многогнездная яйцевидно-коническая мясистая гладкая коробочка) развивается в воде или на его поверхности, созревает в августе–сентябре. Растёт в проточных и слабопроточных водотоках и стоячих водоёмах (обычно на глубине от 0,3–0,4 до 1,5–2,0 м), иногда на пересыхающих мелководьях.

<sup>37</sup> Работа осуществлена при реализации гранта РФФИ (№16-04-00290А, рук. С.Н. Дедыш). Полевые работы и сбор проб воды и макрофитов выполнен Д.А. Филипповым, камеральная обработка и анализ материала – к.б.н. А.А. Ивановой, к.б.н. И.С. Куличевской и д.б.н. С.Н. Дедыш.

*cubacteria* (0,5–1,4 и 1,4–3,0%), *Planctomycetes* (0,9–1,2 и 0,1%) и *Saccharibacteria* (0,2–0,4 и 0,2–0,3%). Также только в воде оз. Хотавец присутствовали представители групп *Armatimonadetes* (0,6–1,0%), *Chloroflexi* (0,2–0,7%) и *Acidobacteria* (0,1–0,2%).

В воде болотного озера доминировали представители *Actinobacteria*, *Proteobacteria*, и *Cyanobacteria*, являющиеся обычными обитателями гумидных озёр бореальной зоны (Куличевская и др., 2011; Lindström *et al.*, 2005; Hahn, 2006). Несмотря на то, что *Actinobacteria* были также обильны в старице, планктонное микробное сообщество характеризовалось большой долей *Bacteroidetes*. Вероятно, такое различие обусловлено значительной степенью зарастания водоёма, так как *Bacteroidetes* играют ключевую роль в деградации органического вещества растительного происхождения (Thomas *et al.*, 2011).

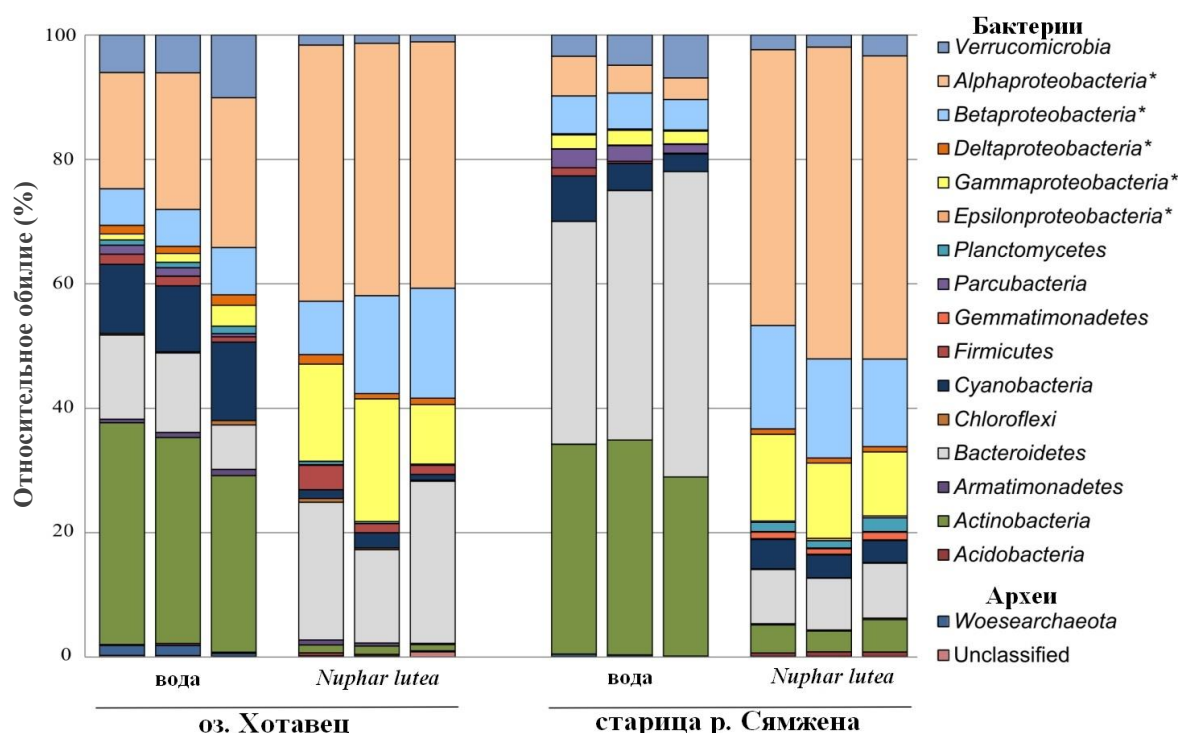


Рисунок 3.19. Состав сообществ бактерий в воде и на плавающих листьях *Nuphar lutea* из внутриболотного оз. Хотавец и старицы р. Сямжена по результатам секвенирования гена *Шumina* 16S РНК (по: Ivanova *et al.*, 2018)

*Примечание.* Состав показан на уровне типа, за исключением типа *Proteobacteria* (показан на уровне класса и обозначен «\*» звездочкой). Приведены относительные значения численности 3-х репликационных наборов данных.

При различии планктонных микробных сообществ рассматриваемых водоёмов сообщества прокариот на кубышке были сходны. Здесь доминировали *Proteobacteria* (66–76 и 74–79% из всех генетических последовательностей 16S рРНК в болотном озере и старице, соответственно) (Рисунок 3.19). Эту группу в основном составляли *Alphaproteobacteria* (39–41 и 44–50% от общего числа *Proteobacteria*), тогда как *Betaproteobacteria* (8–18 и 14–16%) и *Gammaproteobacteria* (10–20 и 10–14%) были менее представлены. Также на листьях кубышки обоих водоёмов (15–26 и 8–9% из всех генетических после-

довательностей 16S рНК в болотном озере и старице, соответственно) присутствовали представители *Bacteroidetes*. Отличительной чертой данных эпифитных бактериальных сообществ была высокая относительная численность флотипов, относящихся к семействам *Sphingomonadaceae*, *Rhizobiaceae*, *Enterobacteriaceae* и *Comamonadaceae*.

Плавающие листья кубышки в обоих водоёмах были освоены сообществами *Planctomycetes* [характерные представители болот и их водных объектов], которые, однако, не были высокообильными и составляли лишь 0,9–4,3% всех микробных клеток. Тем не менее, разнообразие планктомицетов, ассоциированных с листьями кубышки, отличалось от их планктонных популяций. Развитие *Phycisphaera*-подобных планктомицетов (включая некультивируемых представителей *Terpidisphaeraceae*) является характерной чертой эпифитных сообществ. Другими преобладающими группами эпифитных планктомицетов были представители родов *Pirellula*, *Zavarzinella* и *Gemmata*.

Листья *Nuphar lutea* в обоих водоёмах были заселены сообществами водных бактерий, характеризующимися большой степенью разнообразия. Кубышка является быстроразлагающимся макрофитом (Brock *et al.*, 1985; Belova, 1993; Klink, 2005), и доступность её органического вещества привлекает различные микроорганизмы, обладающие гидролитическими способностями. Микробные сообщества, развивающиеся на плавающих листьях кубышки в различающихся по генезису водоёмах были очень схожи (Рисунок 3.19).

Возможно, фактором, обуславливающим состав микробных сообществ плавающих листьев кубышки, является потенциальная биологическая активность летучих низкомолекулярных органических соединений, продуцируемых этим макрофитом (Курашов, Крылова, 2013; Курашов *и др.*, 2013, 2015).

В целом, происхождение водного объекта обуславливает состав планктонных сообществ бактерий, при этом консервативность состава эпифитных бактериальных сообществ определяется микроусловиями, формируемыми гидрофитами.

### **3.8.5.2. *Utricularia intermedia* и водные беспозвоночные**

В целом ряде работ (Мануйлова, 1949; Мельянецев, 1949; Киселёв, 1950; Попова, 1954; Герд, 1961; Куликова, 1961; Салазкин, 1966; Салазкин *и др.*, 1968; Иванова, 1987; Калиничева, 1987; Кудина, 1987; Чинарева, 1987; Лазарева, 1991а, 1995; Вербицкий *и др.*, 1992; Румянцев, 1999; Моисеенко, 2003; Курбатова, 2005 и др.) было показано, что в болотных водах создаются специфические условия для обитания различных групп жи-



вотных. Помимо косвенного влияния (через физико-химический состав болотных вод, особенности гидрологического режима и т.п.), болота могут оказывать и прямое воздействие. В качестве примера можно привести влияние на гидробиоценозы болотных водных объектов «насекомоядных»/«хищных» растений, которые дополняют привычное автотрофное питание (=фотосинтез) одной из форм гетеротрофного питания [альтернативное восполнение невозможности/недостатка получения почвенного неорганического азота для синтеза белков]<sup>38</sup>. К ним относятся виды родов *Aldrovanda*, *Dionaea*, *Drosera*, *Nepenthes*, *Pinguicula*, *Sarracenia*, *Utricularia*. О влиянии на гидробиоценозы болот видов последнего рода и пойдёт речь в настоящем разделе.

Водные беспозвоночные – представители планктона, бентоса и реже перифитона составляют основу частично гетеротрофного питания пузырчаток (Родионова, 1959; Гордеев, Сибатаев, 1995; Курбатова, Ершов, 2009; Быкова *и др.*, 2012; Ермолаева *и др.*, 2020; Sorenson, Jackson, 1968; Lim, Furtado, 1975; Friday, 1992; Knight, 1992; Adamec, 1997; Mette *et al.*, 2000; Guisande *et al.*, 2000; Harms, 2002; Sanabria-Aranda *et al.*, 2006; Gordon, Pacheco, 2007; Brewer *et al.*, 2011; и др.). Однако, каждый вид растений сем. Lentibulariaceae имеет свои особенности питания. Например, *Utricularia vulgaris* L. свободно перемещается в толще воды и поэтому способна потреблять беспозвоночных в пределах существенной части акватории водоёмов (Родионова, 1959; Гордеев, Сибатаев, 1995; Курбатова, Ершов, 2009; Быкова *и др.*, 2012; Englund, Harms, 2003; Kibriya, Jones, 2007). *Utricularia intermedia* Хауне, как правило, обитает в условиях ограниченного объёма воды (межкочья, травяные мочажины, топи), что существенно влияет на качественные и количественные показатели её питания и обуславливает их значительную зависимость от условий микроместообитаний.

В качестве модельного объекта была выбрана пузырчатка средняя (*Utricularia intermedia*)<sup>39</sup> – характерный для болот Вологодской обл. вид, однако, публикаций о консортивных связях данного вида с беспозвоночными и влиянии его на структуру сооб-

<sup>38</sup> Иным альтернативным вариантом восполнения аминокислот и др. необходимых веществ для болотных растений является микоризообразование, зафиксированное, например, у ольхи чёрной (Кузьмичев, 1992), целого ряда осок (Веселкин *и др.*, 2014а, 2014б и др.), орхидных, вересковых, грушанковых (Read, 1983; Peterson *et al.*, 2004) и некоторых др. болотных растений (Тиунов *и др.*, 2016).

<sup>39</sup> *Utricularia intermedia* – многолетнее бескорневое водное растение, имеющее побеги двух типов. Первые, длиной 10–20 см, несут зелёные листья с узколинейными зубчатыми долями и располагаются на поверхности воды. Вторые, длиной 8–25 см, бесцветные и нитевидные, с несколькими довольно крупными пузырьками и недоразвитыми листьями погружены в жидкий ил или торф. Размножение в основном вегетативное, однако, в июне–июле растение формирует соцветие 2–6-цветковую кисть с зигоморфными, светло-жёлтыми цветками. Плоды (коробочки) созревают в августе. Растёт в межкочьях низинных болот, в топях и ручьях переходных и верховых болот, реже в мелиоративных канавах на выработанных торфяниках и бобровых прудах. В Вологодской области *U. intermedia* включена в региональную Красную книгу (Постановление... , 2015) как вид биологического надзора.

ществ нами не обнаружено. В последние годы А.А. Михайловой [в рамках подготовки магистерской диссертации] были получены некие материалы по питанию *U. intermedia* на приозёрных травяных низинных болотах двух малых озёр Кузькино и Фёфеловское, расположенных в Кирилловском р-не (Лобуничева *и др.*, 2014; Михайлова, Зайцева, 2014; Михайлова *и др.*, 2014). Нами были проведены встречные исследования на другом объекте – проточной топи бол. Шиченгское (Зайцева *и др.*, 2014), результаты которого изложены в настоящем разделе<sup>40</sup>.

Состав пищи. Потенциальными кормовыми объектами пузырчатки могли быть любые водные беспозвоночные определённого размера, обитающие в проточных топях (в особенности, коловратки, ветвистоусые, веслоногие и ракушковые ракообразные, нематоды, олигохеты, личинки хирономид, мокрецов и жуков). Анализ содержимого ловчих пузырьков *U. intermedia* позволил выявить представителей 40 таксонов (Таблица 3.30), относящихся к 8 классам. Основу питания на протяжении всего изученного периода составляли коловратки, веслоногие (преимущественно Harpacticoida) и ракушковые ракообразные. Весной и в начале лета, помимо основных компонентов питания, в ловчих пузырьках часто встречались мелкие личинки насекомых и клadoцеры. Однако наиболее разнообразным питание пузырчатки было в августе и сентябре.

Таблица 3.30 – Видовой состав, численность (экз.) и биомасса ( $\times 10^{-5}$  мг) водных беспозвоночных, обнаруженных в составе ловчих пузырьков *U. intermedia*

Таксон/группа	Месяц					Показатель			
	V	VI	VII	VIII	IX	N <sub>пуз.</sub>	B <sub>пуз.</sub>	N <sub>раст.</sub>	B <sub>раст.</sub>
<b>NEMATHELMINTES</b>									
<b>Nematoda</b>									
Nematoda sp.	–	–	+	+	+	0,04	7,32	0,71	117,14
<b>ANNELIDA</b>									
<b>Oligochaeta</b>									
Oligochaeta sp.	+	–	–	–	+	0,01	99,77	0,09	1596,29
<b>ROTIFERA</b>									
<b>Archeorotatoria</b>									
<i>Dissotrocha aculeata</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+	+	0,13	146,32	2,07	2341,09
<i>Habrotrocha</i> sp.	–	–	–	+	–	0,02	35,68	0,38	570,91
<i>Philodina</i> sp.	+	–	–	–	–	0,001	6,36	0,02	101,82
<b>Eurotatoria</b>									
<i>Conochilus</i> sp.	–	–	+	+	–	0,02	4,42	0,27	70,73

<sup>40</sup> Пробы (растения и вода) были отобраны Д.А. Филипповым в мае–сентябре 2013 г. в межкочечных понижениях проточной топи бол. Шиченгское. В травяных сообществах с проективным покрытием *U. intermedia* от 3 до 10% проводился ручной сбор растений. Камеральная обработка проб выполнена А.А. Михайловой, В.В. Зайцевой и Е.В. Лобуничевой. Методика работы описана нами в отдельной статье (Зайцева *и др.*, 2014).

Таксон/группа	Месяц					Показатель			
	V	VI	VII	VIII	IX	N <sub>пуз.</sub>	B <sub>пуз.</sub>	N <sub>раст.</sub>	B <sub>раст.</sub>
<i>Eudactylota eudactylota</i> (Gosse, 1886)	–	–	–	–	+	0,001	0,03	0,02	0,55
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	–	–	+	–	–	0,001	0,002	0,02	0,05
<i>Lecane</i> sp.	–	–	–	+	+	0,003	0,35	0,05	5,64
<i>Trichocerca</i> sp.	–	–	–	+	+	0,01	4,09	0,09	65,45
<i>Testudinella truncata</i> (Whitelegge, 1889)	+	–	–	–	–	0,002	11,36	0,04	181,82
Eurotatoria sp.	+	–	–	–	+	0,01	1,39	0,22	22,18
<b>ARTHROPODA</b>									
<b>Crustacea</b>									
Cladocera									
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	–	–	–	–	+	0,01	2,27	0,09	33,36
<i>Acroperus</i> sp.	–	–	–	–	+	0,002	0,34	0,04	0,45
<i>Alona</i> sp.	–	–	–	–	+	0,005	3,98	0,073	63,64
Aloninae sp.	–	–	–	+	+	0,01	2,73	0,22	43,64
<i>Alonella</i> sp.	–	–	–	+	–	0,003	1,02	0,05	16,36
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	+	+	–	0,04	65	0,56	1040
<i>Pleuroxus</i> sp.	–	+	–	–	–	0,01	1,82	0,22	20,91
Chydoridae sp.	–	+	–	+	+	0,01	3,41	0,11	54,55
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	–	+	–	–	+	0,04	163,86	0,58	2621,82
<i>Daphnia</i> sp.	–	–	–	+	–	0,002	4,77	0,04	76,36
<i>Scapholeberis</i> sp.	–	+	–	–	–	0,001	3,98	0,02	63,64
Cladocera sp.	–	–	–	+	–	0,005	22,73	0,073	363,64
Copepoda									
<i>Acantocyclops</i> sp.	–	–	+	+	–	0,01	12,95	0,11	207,27
<i>Cyclops</i> sp.	+	+	+	+	–	0,02	39,2	0,38	627,27
<i>Eucyclops</i> sp.	–	–	–	–	+	0,001	0,114	0,02	1,82
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	–	–	–	+	–	0,003	4,32	0,05	69,09
Cyclopinae sp.	–	–	+	+	+	0,02	17,85	0,25	285,64
Harpacticoida sp.	+	+	+	+	+	0,08	101,82	1,22	1629,09
Nauplii	–	–	+	+	+	0,02	0,65	0,29	10,36
<b>Ostracoda</b>									
Ostracoda sp.	+	–	+	+	+	0,07	740,11	1,11	11841,84
<b>Arachnida</b>									
Hydrachnidia sp.	+	+	+	+	+	0,021	70,06	0,35	1120,91
<b>Insecta</b>									
Coleoptera sp.	–	+	–	+	–	0,002	42,88	0,04	686,0
Trichoptera sp.	–	–	+	–	–	0,001	112,16	0,02	1794,55
Pyralidae sp.	–	+	–	–	–	0,001	51,01	0,02	816,18
<i>Krenosmittia camptophleps</i> (Edwards, 1929)	+	–	–	–	–	0,001	157,56	0,02	2520,91
Tanypodinae sp.	+	–	–	–	–	0,001	241,9	0,02	3870,36
Chironomidae sp.	–	+	–	+	+	0,02	543,93	0,33	8702,91
Ceratopogonidae sp.	–	+	+	+	+	0,02	5696,32	0,27	91141,13
Insecta sp.	+	+	+	–	–	0,011	63,43	0,15	1014,91
<i>Всего:</i>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>23</b>	<b>21</b>	<b>0,69</b>	<b>8489,27</b>	<b>10,71</b>	<b>135812,28</b>

*Примечание.* Здесь и на Рисунках 3.20 и 3.21 приняты следующие обозначения: N<sub>пуз.</sub> – средняя численность организмов в одном пузырьке, N<sub>раст.</sub> – средняя численность организмов в пузырьках одного растения;

В пуз. – средняя биомасса организмов в одном пузырьке, В раст. – средняя биомасса организмов в пузырьках одного растения. Прочерк «←» означает, что таксон не обнаружен.

В приозёрных травяных низинных болотах НП «Русский Север» (Лобуничева *и др.*, 2014; Михайлова, Зайцева, 2014; Михайлова *и др.*, 2014) в ловчих пузырьках *U. intermedia* было зафиксировано 26 (оз. Кузькино) и 32 (оз. Фефеловское) таксонов водных беспозвоночных соответственно. Главными компонентами питания пузырчатки в течение лета являлись коловратка *Dissotrocha aculeata*, веслоногие (преимущественно Naupacticoida) и ракушковые ракообразные, а также личинки комаров-звонцов.

Сезонная динамика питания. Количество наполненных ловчих пузырьков также менялось в течение вегетационного сезона. В мае доля «сытых» пузырьков от общего их количества у изученных растений составляла 11% при средней площади пузырька 4,0 мм<sup>2</sup>. В августе средний размер ловчих пузырьков увеличился до 6,5 мм<sup>2</sup>, в результате чего возросло количество контактов растений с потенциальными жертвами и появилась возможность потреблять большее количество пищи. Размерные колебания нашли свое отражение в числе наполненных ловчих пузырьков, доля которых составляла 79%. Таким образом, по мере роста растения интенсивность его гетеротрофного питания увеличивается.

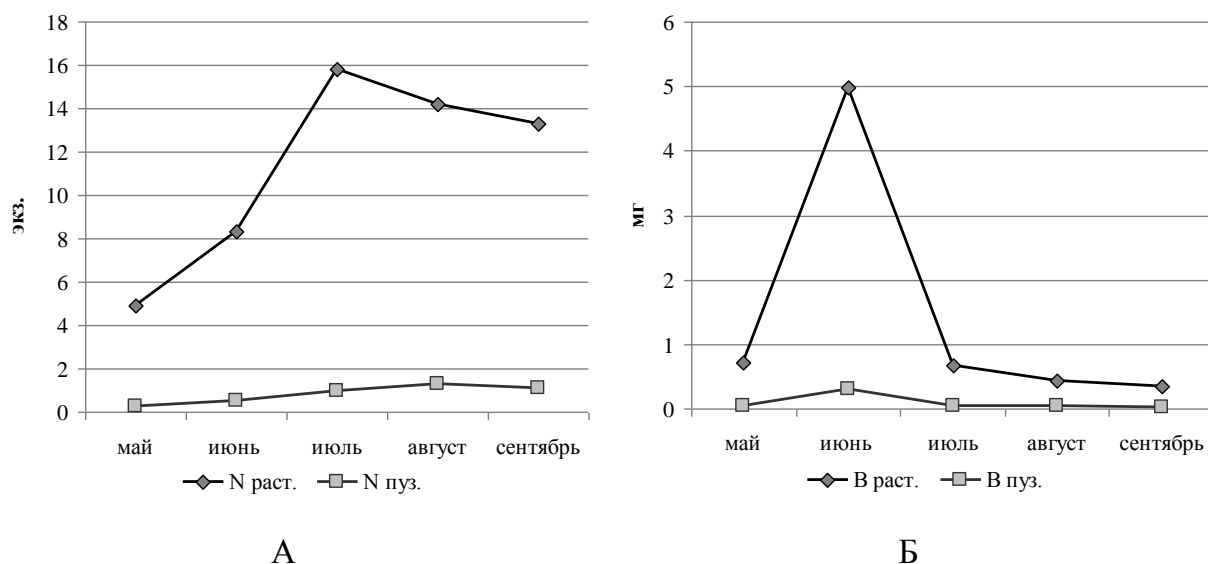


Рисунок 3.20. Численность (А) и биомасса (Б) водных беспозвоночных, обнаруженных в ловчих пузырьках *U. intermedia*

Средняя численность жертв пузырчатки в течение вегетационного сезона возрастала с 4,9 до 13,3 экз./раст. и от 0,2 до 1,1 экз./пуз. Максимальная численность жертв отмечалась во второй половине лета (15,8 экз./раст., 1,3 экз./пуз.). Средние значения биомассы организмов в составе пищи пузырчатки менялись незначительно (Рисунок 3.20).

В июне зафиксировано резкое увеличение биомассы жертв (за счёт личинок Ceratopogonidae) –  $11,63 \times 10^{-5}$  мг/раст.;  $5,82 \times 10^{-5}$  мг/пуз.

Роль пузырьчатки. Изучение планктонных сообществ проточной топи позволило установить зависимость особенностей питания *U. intermedia* от некоторых условий среды. Благоприятным фактором для пузырьчатки является разнообразие кормовой базы. В результате проведённых в 2012–2014 гг. исследований в проточной топи бол. Шиченгское было обнаружено более 50 видов беспозвоночных животных. Таксономическая структура исследуемого сообщества в течение всего вегетационного сезона была относительно постоянна и менялась лишь представленность отдельных групп организмов. Наибольших численности и биомассы водные беспозвоночные достигали весной (Таблица 3.31), преимущественно за счёт массового развития низших ракообразных (*Scapholeberis microcephala*, *Eucyclops serrulatus*, представителей Ostracoda).

Таблица 3.31 – Средние численность (N) и биомасса (B) водных беспозвоночных проточной топи (бол. Шиченгское, съёмка 2013 г.)

Группа организмов	Месяц					
	май		июль		сентябрь	
	N, тыс.экз./м <sup>3</sup>	B, мг/м <sup>3</sup>	N, тыс.экз./м <sup>3</sup>	B, мг/м <sup>3</sup>	N, тыс.экз./м <sup>3</sup>	B, мг/м <sup>3</sup>
Nematoda	11,7±16,0	0,1±0,1	3,3±2,9	0,1±0,1	5,0±0	0,1±0,1
Oligochaeta	–	–	–	–	11,7±2,9	0,1±0,1
Rotifera	63,3±88,4	103,4±150,5	23,3±27,5	13,3±12,5	13,3±29,3	2,8±1,6
Cladocera	36,7±35,5	328,1±356,7	11,7±10,6	32,8±36,7	25,0±21,8	100,9±116,7
Copepoda	118,3±50,6	326,4±120,9	66,7±34,0	392,8±315,3	36,7±29,3	153,8±157,8
Ostracoda	126,7±83,2	1,0±0,7	80,0±60,6	0,2±0,1	10,0±5,0	0,1±0,1
Hydracarina	10,0±10,0	0,004±0,001	8,3±10,4	0,003±0,004	6,7±2,9	0,003±0,001
Chironomidae	8,3±5,8	0,3±0,2	10,0±10,0	0,1±0,1	10,0±10,0	0,1±0,1
Ceratopogonidae	1,7±2,9	0,1±0,1	–	–	–	–
Coleoptera	–	–	–	–	1,7±2,9	0,01±0,01
<b>Всего:</b>	<b>376,7±123,9</b>	<b>759,3±399,1</b>	<b>203,3±98,1</b>	<b>439,2±365,9</b>	<b>120,1±65,4</b>	<b>257,8±275,2</b>

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического и его стандартного отклонения.

В свою очередь, структуру сообществ водных беспозвоночных определяет специфика физико-химических условий изученных микроместообитаний. В течение вегетационного сезона для проточной топи характерно постепенное понижение уровня воды и увеличение проективного покрытия растений. При этом объём жизненного пространства гидробионтов уменьшается, увеличивается содержание в воде взвесей. Это определяет доминирование в структуре сообщества хищных животных и детритофагов, в частности веслоногих и ракушковых рачков (Таблица 3.31).

В летне-осенний период численность и биомасса водных беспозвоночных изученных участков топи снижается, что связано как с обсуждаемым выше изменением абиотических условий среды, так и с влиянием пузырчатки. При увеличении интенсивности питания растений плотность водных беспозвоночных уменьшается (Рисунок 3.21). При этом наиболее сильно сокращается численность доминирующих видов животных, тогда как для малочисленных видов этот показатель относительно постоянен (Таблица 3.31). Учитывая пассивный характер питания *U. intermedia*, чаще всего её жертвами становятся многочисленные и/или крупные организмы, способные вызывать срабатывание ловушек. В сообществе проточной топи это веслоногие и ракушковые рачки, личинки насекомых.

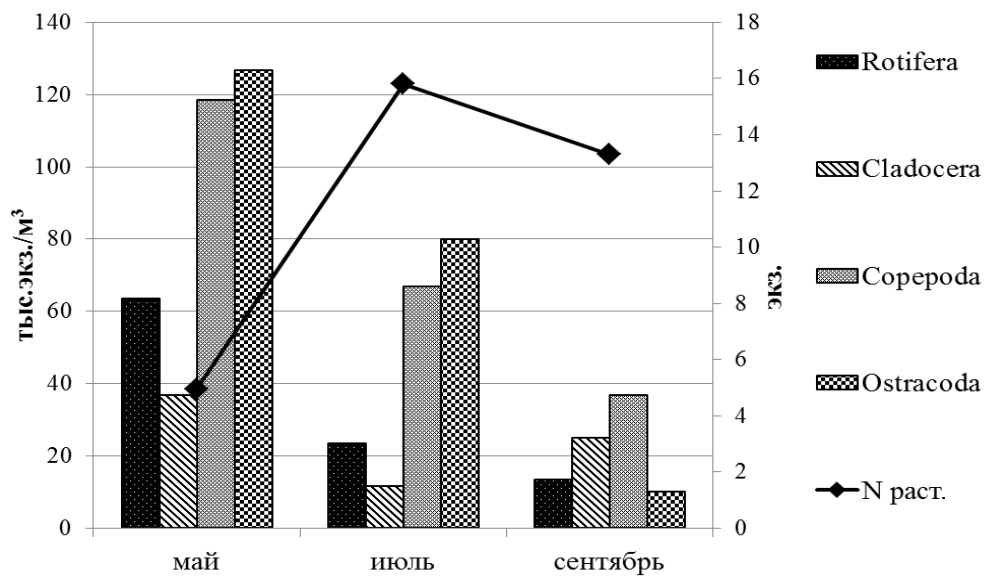


Рисунок 3.21. Численность водных беспозвоночных, обнаруженных в проточной топи (тыс. экз./м³) и в ловчих пузырьках *U. intermedia* (экз.)

Потребление пузырчаткой преимущественно доминирующих в сообществе организмов вызывает уменьшение общей биомассы гидробионтов из-за изменения размерной структуры сообщества. В результате в питании растения начинают преобладать сравнительно мелкие организмы, что отражается на «накормленности» пузырчатки (Рисунок 3.21). В конце лета – начале осени в составе её пищи возрастает роль коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных [более подробно о составе, структуре и динамике зоопланктонных сообществ проточной топи см. раздел 4.2.3 наст. диссертации]. При уменьшении уровня воды в топи их плотность в единице объёма повышается и, несмотря на более мелкие размеры, число контактов этих животных с чувствительными щетинками ловчих пузырьков увеличивается.

Таким образом, присутствие *U. intermedia* в составе фитоценозов водных объектов болот во многом определяет структуру и сезонную динамику сообществ водных беспозвоночных. В отличие от других водных растений, она выполняет в гидробиоценозе двойную функцию – продуцента и консумента. При этом часто (в связи со сравнительно невысокой плотностью) её роль в трансформации энергии как консумента более выражена и проявляется в изменении численности и биомассы разных групп планктонных и бентосных беспозвоночных. Интенсивность гетеротрофного питания пузырчатки средней и состав её пищи подвержены сезонным колебаниям, что связано как с особенностями онтогенеза самого растения, так и с изменением условий микроместообитаний в течение года. При этом увеличение численности организмов в ловчих пузырьках растения приводит к уменьшению плотности животных в воде. В составе пищи *U. intermedia*, в связи с отсутствием у неё избирательности в питании, преобладают представители доминирующих в сообществе межкочечных понижений групп водных беспозвоночных. В сочетании с прикрепленным образом жизни это определяет значительное влияние растения на структуру биоценозов водных объектов болот, снижая биомассу зоопланктона, изменяя состав и структуру планктонных ценозов (в том числе уменьшая численность и биомассу мирных фильтраторов и вертикаторов).

### 3.8.5.3. *Sphagnum* ssp. и клещи-орибатидаы

Сфагновые мхи (Sphagnopsida, Sphagnaceae, *Sphagnum* L.) – сильные эдификаторы растительного покрова. Это широко распространённая группа высших растений, в особенности в таёжной зоне (Ignatov *et al.*, 2006; Michaelis, 2019). В силу своих биологических особенностей и свойств (Савич-Любицкая, 1952; Солоневич, 1966; Слука, Тюремов, 1968; Слука, 1975; Грабовик, 1986; Максимов, 1991 и др.; Попов, 1996; Панов, 2006б; Гончарова И., 2008; Бабешина, Зверев, 2010а, 2010б; Бабешина, Кузнецова, 2010; Бабешина *и др.*, 2011; Попов, Федосов, 2017; Rydin, McDonald, 1985а, 1985b) они предпочитают обильно и избыточно увлажнённые биотопы. На территории Вологодской обл. сфагновые мхи наиболее обычны именно на болотах, в заболоченных лесах и по заболоченным берегам разнотипных водных объектов. Наибольшее разнообразие и роль в фитоценозах сфагновые мхи проявляют на верховых болотах. Всего на территории Вологодской обл. известно 33 вида рода *Sphagnum* (Филиппов, Бойчук, 2008; Филиппов *и др.*, 2010; Филиппов, 2012а; Ignatov *et al.*, 2006).

Орибатидные клещи – одна из наиболее обильных групп микроартропод бореальных торфяных болот (Seniczak, 2011), достаточно хорошо изученная с фаунистической точки зрения (например, Чистяков, 1970, 1971; Козловская, 1976; Друк, 1982; Сидорова, 1984; Криволицкий, Сидорчук, 2003; Сидорчук, 2008; Колесников, 2017; Willmann, 1942; Tarras-Wahlberg, 1961; Markkula, 1986; Borcard, von Ballmoos, 1997; Starý, 2006; Behan-Pelletier, Bissett, 1994; Zaitsev, 2013; Mumladze *et al.*, 2013; Seniczak *et al.*, 2014; Ermilov, 2016 и др.). В отличие от многих других представителей почвенной фауны, орибатиды часто являются К-стратегами с низким репродуктивным потенциалом и длительным жизненным циклом (Behan-Pelletier, 1999), поэтому они особенно хорошо подходят для биоиндикационных и экологических изысканий изменений в экосистемах (Gulvik, 2007; Gergócs, Hufnagel, 2009; Lehmitz *et al.*, 2020).

На первом этапе работы<sup>41</sup> нам было важно установить, в какой степени географические факторы (широта, расстояние), местная среда (виды сфагнового мха, уровень грунтовых вод, биогеохимия) и сложность локальной среды обитания (разнообразие сосудистых растений и мохообразных в окружающем растительном сообществе) влияют на разнообразие и состав сообществ орибатид. Для этого летом 2015 г. Д.А. Филипповым были отобраны пробы на 5 верховых болотах Архангельской и Вологодской обл. (южная, средняя и северная подзоны тайги) на пробных площадках, в местах доминирования трёх видов сфагновых мхов (*Sphagnum cuspidatum*, *S. magellanicum* coll.<sup>42</sup>, *S. rubellum*). Подробная методика работы и результаты описаны нами в отдельной статье (Minor *et al.*, 2016).

Всего было обнаружено 7025 особей, представляющих 30 видов Oribatida. Наибольшее богатство (15 видов) и обилие (1572 особи/м<sup>2</sup>) наблюдалось на самом южном анализируемом болоте (бол. Алексеевское-1) (Minor *et al.*, 2016). Численность орибатид уменьшалась от юга к северу, что, вероятно, отражает градиент продуктивности экосистем. Так, увеличение роста и продукции сфагновых мхов с увеличением температуры было показано в экспериментальных (Robroek *et al.*, 2007; Breeuwer *et al.*, 2008) и полевых (Gerdol, 1995; Dorrepaal *et al.*, 2003) исследованиях.

<sup>41</sup> Работа была осуществлена при реализации гранта РНФ (№14-14-01134, рук. А.А. Прокин). Полевые работы и сбор проб сфагновых мхов в 2015 и 2016 гг. выполнены Д.А. Филипповым, выведение клещей – к.б.н. А.А. Прокиным (2015 г.) и к.б.н. С.Г. Ермиловым (2016 г.), идентификация орибатид – С.Г. Ермиловым, анализ материала – Ph.D. М.А. Минор.

<sup>42</sup> Работа была завершена до выхода статьи с ревизией видов «магелланикум-комплекса» (Hassel *et al.*, 2018), поэтому здесь, следуя принятому подходу (Bengtsson *et al.*, 2021), рассматриваем таксон как *S. magellanicum* coll.



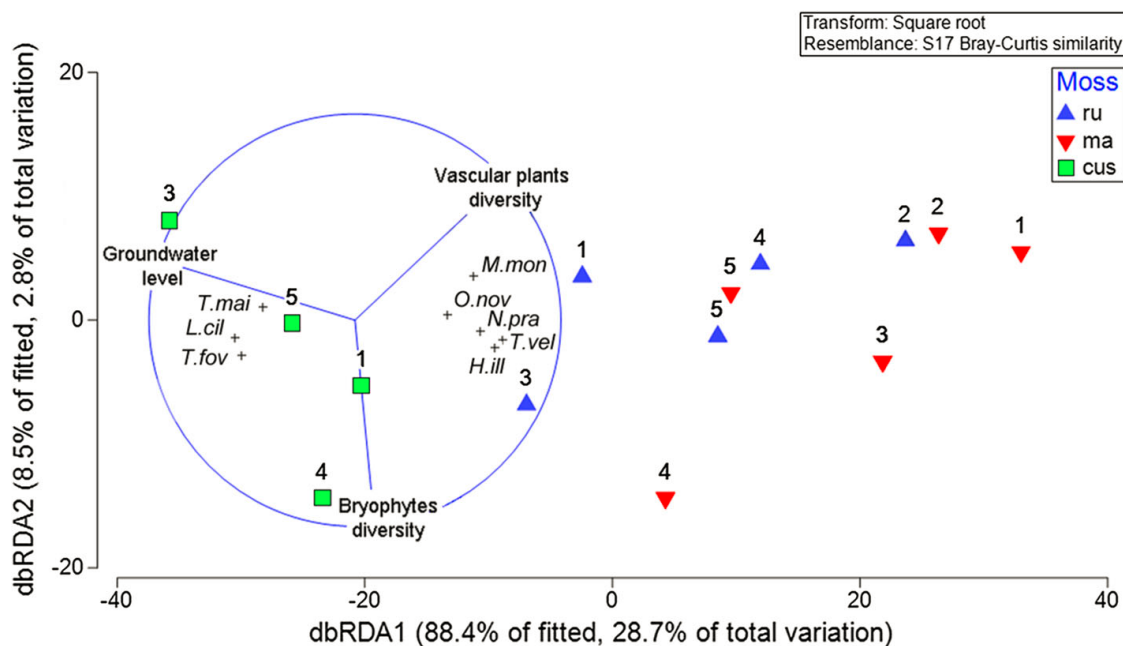


Рисунок 3.22. Ординационная диаграмма сообществ орибатид в синузиях разных видов сфагновых мхов в пяти торфяных болотах Европейского Севера России, построенная по результатам анализа избыточности (метод dbRDA) (по: Minor *et al.*, 2016)

*Примечание.* Болота (1–5): 1 – «близ д. Голубино», 2 – «близ д. Першково», 3 – Крестенское, 4 – Алексеевское-1, 5 – Шиченгское. Векторы указывают вес и направление средообразующих факторов, в большей степени объясняющих состав сообществ в модели distLM (пошаговый отбор по критерию AIC). В названии осей приведены величины процента вариации, объясняемой каждой осью в модели distLM (% of fitted) и общей вариации (% of total variation). Условные обозначения: «Moss» – сфагновые мхи («ru» – *Sphagnum rubellum*, «ma» – *Sphagnum magellanicum* coll., «cus» – *Sphagnum cuspidatum*); кресты «+» обозначают коэффициент корреляции > 0,40, полученные для следующих видов клещей: L.cil – *Limnozetes ciliatus*, T.fov – *Trimalaconothrus foveolatus*, T.mai – *Tyrphonothrus maior*, M.mon – *Malacothontrus monodactylus*, O.nov – *Oppiella nova*, N.pra – *Nothrus pratensis*, T.vel – *Tectocephus velatus*, H.ill – *Hoplophthiracarus illinoisensis*.

Пространственные факторы объясняют 33,1% изменчивости встречаемости орибатид в выборках (влияния географической разобщённости на состав сообществ не обнаружено). Во всех анализируемых болотах обилие видов орибатидных клещей и состав их сообществ были сходными в синузиях *Sphagnum rubellum* и *S. magellanicum* coll., при этом состав сообществ значительно различался и был менее разнообразным в более влажных условиях с меньшим разнообразием высших растений *Sphagnum cuspidatum*. Микробиотопы сфагновых мхов объясняли 52,2% изменчивости видового богатства орибатид, тогда как пространственные переменные – лишь 8,7%. Средообразующие факторы объясняют 34,9% изменчивости в структуре сообществ (вклад переменных «разнообразие сосудистых растений», «разнообразие мохообразных» и «уровень грунтовых вод» был значимым (Рисунок 3.22)). Таким образом, наибольшее значение для орибатид и их сообществ в условиях болот приобретают не столько пространственные, сколько локальные факторы (Minor *et al.*, 2016).

Учитывая, что разные виды *Sphagnum* различаются по предпочитаемым условиям

трофности и влажности (Максимов, 1991; Бабешина *и др.*, 2011), продуктивности (Lindholm, Vasander, 1990; Breeuwer *et al.*, 2008; Kosykh *et al.*, 2008), скорости разложения (Косых *и др.*, 2009; Паршина, 2009; Belyea, 1996; Limpens, Berendse, 2003), структуре микробных сообществ (Иванова, Дедыш, 1998; Белова *и др.*, 2012; Данилова, Дедыш, 2014; Dedysh *et al.*, 1998; Opelt *et al.*, 2007; Bragina *et al.*, 2012), на втором этапе исследования основное внимание уделяли связи видоспецифичности сфагновых мхов с составом и структурой сообществ орибатид. Полевые исследования были выполнены летом 2016 г. на бол. Шиченгское. Пробы отобраны Д.А. Филипповым в трёх повторностях для 16 видов сфагновых мхов, отражающих широкий спектр трофических, фитоценологических и гидрологических условий. Результаты опубликованы (Minor *et al.*, 2019).

Всего в болотных водных объектах сфагновых биотопов бол. Шиченгское было обнаружено 4050 особей орибатид, относящихся к 44 видам из 35 родов, 29 семейств. В дернинах отдельных видов *Sphagnum* отмечено от 10 до 32 (в среднем – 19) видов клещей (*S. squarrosum* – 32, *S. subsecundum* – 18, *S. fallax* и *S. flexuosum* – по 21, *S. majus* – 19, *S. lindbergii* – 16, *S. balticum* – 15, *S. cuspidatum* – 10), что отражает тенденцию уменьшения богатства в ряду повышения закисления среды и понижения трофности условий. Сходство между фаунами отдельных видов сфагнов было достаточно высоко ( $K_{sc}=0,60-0,90$ ), за исключением *S. squarrosum* ( $K_{sc}=0,41$ ), в пробах которого было зафиксировано самое высокое количество видов (32, причём 13 – отмечены только здесь).

При закислении среды уменьшается и общее видовое богатство в пределах водного объекта: ручей – 32, топь – 28, моховая мочажина – 18. Помимо гидрохимических условий влияние на орибатидные сообщества оказывает и разнообразие сосудистых растений (большее разнообразие подстилки обуславливает и большее видовым богатство микроартропод), и мелкомасштабная гетерогенность, создающая более богатую структуру местообитаний и более широкий диапазон пищевых ресурсов (Hättenschwiler *et al.*, 2005; Nielsen *et al.*, 2010), и уровень болотно-грунтовых вод (в более сухих биотопах разнообразие выше, например, Minor *et al.*, 2016).

Больше половины видов (26) были приурочены лишь к 1–3 видам сфагновых мхов. Как правило, они имели достаточно низкое обилие в орибатидных сообществах. Наиболее характерными для болотных водоёмов можно считать 12 видов орибатид, отмеченных в 6–8 (из 8) проанализированных сфагновых мхах: *Oppiella nova* (Oudemans, 1902), *Limnozetes ciliates* (Schrank, 1803), *L. palmerae* Behan-Pelletier, 1989, *L. rugosus* (Sellnick,

1923), *Trimalaconothrus foveolatus* Willmann, 1931, *Tyrphonothrus maior* (Berlese, 1910), а также *Hoplophthiracarus illinoisensis* (Ewing, 1909), *Hydrozetes lacustris* (Michael, 1882), *Liochthonius alpestris* (Forsslund, 1958), *Nothrus pratensis* Sellnick, 1928, *Scheloribates* (*Scheloribates*) *laevigatus* (C.L. Koch, 1835), *Suctobelbella palustris* (Forsslund, 1953), *Trhypochthoniellus longisetus* (Berlese, 1904). Эти виды, как правило, имели высокое обилие в разных видах сфагновых мхов или встречались в разных видах с обычно низким обилием, но в нескольких имели высокие значения численности. Помимо перечисленных в приручьевом биотопе со *Sphagnum squarrosum* были обильны *Atropacarus striculus* (Koch, 1835), *Heminothrus peltifer* (Koch, 1839), *Hypochthonius rufulus* Koch, 1835, *Phthiracarus boresetosus* Jacot, 1930, а *Nanhermannia coronata* Berlese, 1913 обилел и в ручье, и в топи. Большинство перечисленных видов клещей характерны для болот и относятся к гидрофильным, термофильным, эвриобионтным экологическим группам, как правило, широко распространённые и часто доминирующие в сообществах в Голарктике (Чистяков, 1970; Друк, 1982; Weigmann, 2006; Seniczak, 2011; Mumladze *et al.*, 2013; Seniczak *et al.*, 2014; Lehmitz, 2014; Minor *et al.*, 2016). Последнее вполне можно объяснить тем, что многие орибатида относительно хорошо распространяются путём пассивного транспорта (Lehmitz *et al.*, 2011, 2012).

Изменение разнообразия сообществ орибатид сфагновых ценозов происходило в соответствии с градиентами экологических факторов (Minor *et al.*, 2019). Так, совокупность таких факторов как уровень болотных вод, рН среды, разнообразие растительных сообществ, содержание биогенов (N, P, K) объясняло 56,4 % видового разнообразия (по результатам анализа *random forrest*). Лучшими предикторами структуры сообщества орибатид болота являются уровень болотных вод и «трофический класс» (объединённые градиенты рН среды и содержания биогенов в тканях сфагнума).

Таким образом, сообщества Oribatida болот в бóльшей степени подвержены влиянию локальных условий среды, нежели пространственных факторов. Не было обнаружено затухания схожести сообществ орибатид с увеличением расстояния между отдельными болотными массивами. Отсутствие географической разобщённости сообществ указывает на пассивное распространение и схожие требования к среде орибатидных клещей на сфагновых болотах. В пределах болота состав микроартропод и структура их сообществ уменьшается от первичных водных объектов ко вторичным и от менее к более обводнённым. Сообщества орибатид тесно связаны с микроусловиями, которые в по-

давляющем большинстве формируются на сфагновых болотах именно видами рода *Sphagnum*. Каждый вид сфагновых мхов, имея собственную экологическую нишу (в плане трофности, увлажнения среды и т.п.), формирует условия (уровень болотно-грунтовых вод, вид сфагнового мха, разнообразие сосудистых растений), которые в пределах микробиотопа обуславливают состав орибатидных клещей и структуру их сообществ. Схожие выводы были получены нами и при анализе связей сфагновых мхов и раковинных амёб (Филиппов, Леонов, 2017).

### Заключение по главе 3

Глава 3 посвящена структурным компонентам биоценозов болот, объединённых между собой целой серией прямых и обратных функциональных связей. Для возможностей корректного сравнения и анализа весь материал, изложенный в главе, был получен в пределах одного объекта. В качестве модельного объекта выбрано бол. Шиченгское (59°53' – 60°03' с.ш., 41°14' – 41°27' в.д.) – крупная (>159 км<sup>2</sup>) болотная система, расположенная в южной части подзоны средней тайги, сформировавшаяся в начале бореала преимущественно лимногенным путём, находящаяся в основном на олиготрофной стадии развития и имеющая хорошо развитую внутриболотную гидрографическую сеть. В начале главы подробно описаны природные условия модельной территории в том числе *общие сведения о модельном объекте, климат, геоморфологические, гидрогеологические и гидрологические условия, почвенный покров, растительный покров*. Значительная часть болота входит в состав комплексного (ландшафтного) государственного природного заказника «Шиченгский».

Основная часть главы посвящена детальной характеристике и анализу основных абиотических и биотических структурных компонентов биоценозов разных типов водных объектов модельного болота: **грунты** (*озёрно-болотные отложения; ртуть в торфяных отложениях; атмосферный перенос*); **болотные воды; простейшие; макрофиты** (*флора высших растений болота; макрофиты болотных водоёмов и водотоков*); **планктон** (*фитопланктон; бактерио- и вириопланктон; зоопланктон; трофическая сеть*); **водные макробеспозвоночные**. Показано, во-первых, что для анализа любого структурного компонента необходимо рассматривать болото, как совокупность болотных участков, содержащих разотипные водные объекты и «неводные» биоценозы; во-вторых, изменения большинства качественных и количественных показателей структур-

ных компонентов в биоценозах болота происходит в ряду «озеро–ручей–топь–моховая мочажина» или в более общей форме – в ряду «типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты».

Глава завершается разделом о влиянии микро- и мезоусловий на микроклимат и биоту. Нами показано, что для таких биотических компонентов как позвоночные и наземные хортобионты болот существенное значение имеет разнообразие и присутствующие типы болотных участков и внутриболотных объектов, а также прилегающие к ним территории (краевой эффект) (Филиппов, Шабунов, 2013; Пестов, Филиппов, 2016, с доп.; Шабунов, Филиппов, 2016). В это же время состав лишенобиоты верховых болот определяется специфическими микроклиматическими и экологическими условиями. Так очень контрастный температурный режим, сильная и стабильная инсоляция, достаточно низкая влажность воздуха в приземном слое, однообразие субстратов и дефицит пространства для поселения обуславливают бедность лишенофлоры (Чхобадзе, Филиппов, 2015a). Определяющее влияние локальных (а не пространственного) факторов имеют сообщества орибатидных клещей сфагновых биотопов, причём именно микроусловия, связанные с экологией конкретных видов рода *Sphagnum* определяет состав Oribatida и структуру их сообществ (Minor *et al.*, 2016, 2019, 2023). Схожие тенденции были получены нами и при анализе связей сфагновых мхов и раковинных амёб (Филиппов, Леонов, 2017). Микроусловия важны и для эпифитных сообществ бактерий, состав которых во многом формируется макрофитами, в отличие от планктонных бактериальных сообществ, где сильно возрастает средообразующая роль самого водоёма (биотопа) (Ivanova *et al.*, 2018). Некоторые организмы болот сами способны формировать/изменять условия среды (ключевые виды (Paine, 1969) – сфагновые мхи, хищные растения, бобры). Например, нами показано, что присутствие *Utricularia intermedia* в составе фитоценозов проточных топей во многом определяет структуру и сезонную динамику сообществ водных беспозвоночных (Зайцева *и др.*, 2014), то есть выполняет регуляторную функцию по отношению к гидробиоценозам болот на микроуровне. О средообразующей роли речного бобра на болотах написано немало (например, Завьялов, 2013, 2015, 2017).

## Глава 4. БИОЦЕНОЗЫ РАЗНЫХ ТИПОВ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ БОЛОТ

Одним из направлений гидробиологии болот является исследование типологических особенностей внутриболотных водных объектов (см. раздел 1.2.2). В качестве базовой гипотезы можно предположить, что тип водного объекта (включая его происхождение, положение в пределах болотного массива, морфометрию) влияет на структурно-функциональную организацию его экосистемы. Реализация данного утверждения возможна только при получении исходных материалов и сведений в границах одного и того же болота, в одни и те же сроки, на одних и тех же участках/станциях. Именно этот подход был основным при выборе и закладке постоянных/стандартных пробных площадей/участков и был реализован диссертантом при изучении гидробиоценозов разнотипных объектов бол. Шиченгское (Филиппов, 2017). Однако, учитывая, что не все типы водных объектов могут быть встречены в пределах одного болота (=болотного массива / болотной системы), но являющиеся характерными и/или типичными для конкретной природно-климатической зоны, мы в настоящей главе рассматриваем также и другие типы внутриболотных водных объектов, встречающихся в Вологодской обл. Объём представляемых сведений в целом характеризует современное состояние изученности гидробиоценозов отдельных типов болотных водных экосистем.

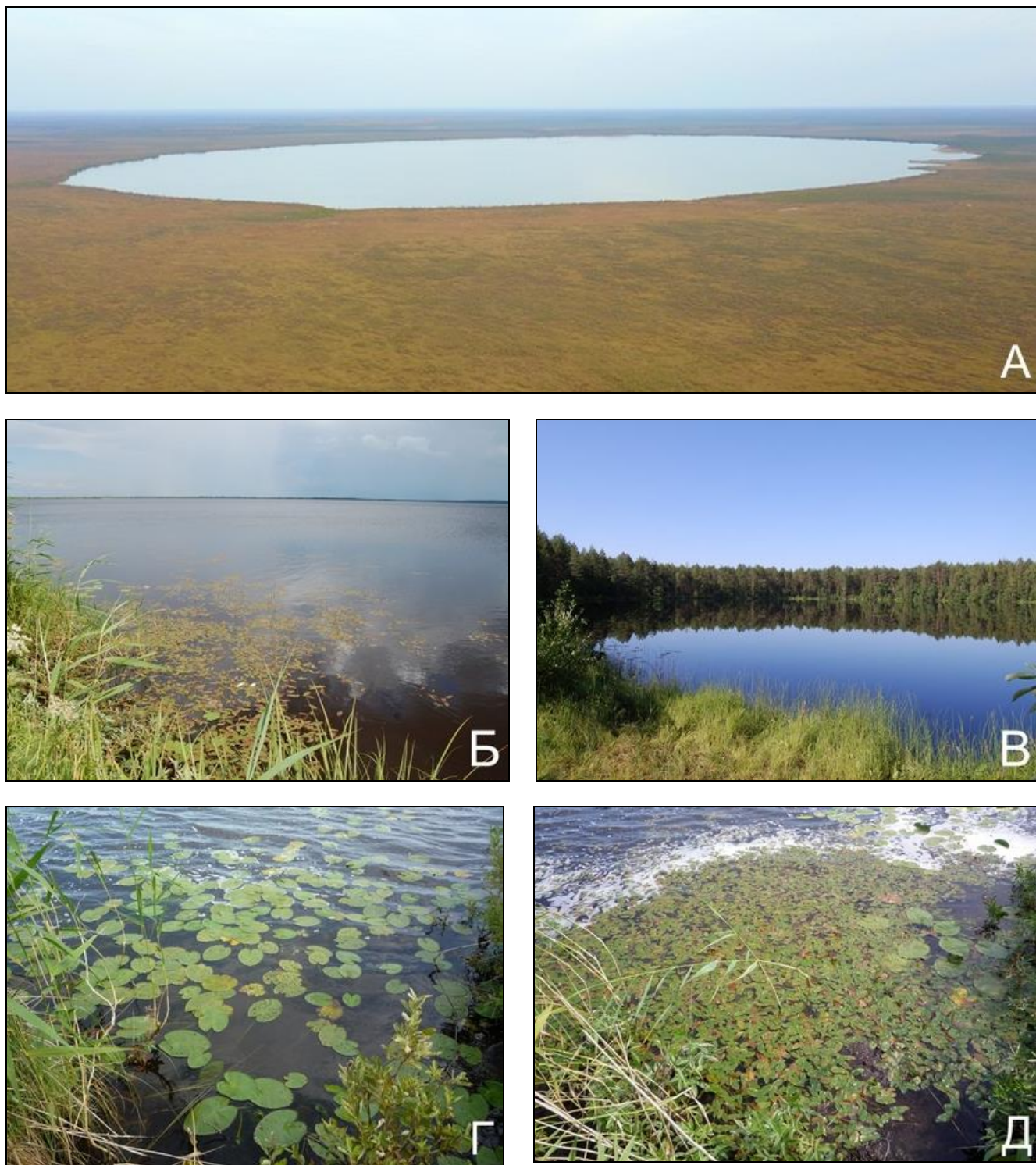
В настоящей главе мы опираемся на нашу классификацию водных объектов болот таёжной зоны, приведённую выше (см. раздел 1.1.2 диссертации).

### 4.1. Типичные водные объекты на болоте

#### 4.1.1. Болотные озёра

Болотные озёра – одни из характерных внутриболотных водных объектов (Рисунок 4.1). Они различаются по происхождению (первичные/вторичные), положение в ландшафте (центральное/краевое), морфометрии, гидрохимическому режиму и т.д. Озёра не являются структурными элементами болотных фаций, но при этом находятся в тесной взаимосвязи с окружающими их болотными участками. Настоящий раздел построен в основном на данных, полученных на серии из более чем 30 болотных озёр Вологодской обл. (Филиппов, 2014б; Philippov *et al.*, 2022), в особенности на озёрах бол. Шиченгское – Шиченгское и Полянок (Филиппов, 2014а, 2015ж, 2017; Филиппов, Бойчук, 2015; Филиппов, Дулин, 2015а, 2015в; Стерлягова *и др.*, 2016; Лобуничева, Филиппов, 2017;

Стройнов, Филиппов, 2017а, 2017б; Prokina, Philippov, 2018; Philippov *et al.*, 2021).



#### Рисунок 4.1. Болотные озёра

*Примечание.* А – общий вид на оз. Шиченгское с беспилотного летательного аппарата (Сямженский р-н, 2020), Б – оз. Шиченгское (Сямженский р-н, 2014), В – оз. Полянок (там же, 2014), Г – заросли *Nuphar lutea* (оз. Шиченгское, 2015), Д – заросли *Potamogeton natans* (там же, 2015) (© Д.А. Филиппов).

Несмотря на общность происхождения, всё же данные водоёмы отличаются по целому ряду признаков. Оз. Шиченгское (Рисунок 4.1, А, Б, Г, Д) – крупный (10,20 км<sup>2</sup>) проточный водоём центрального положения в пределах болотного массива; достаточно

мелководный (средние глубины не превышают 1,2–2,3 м), берега низкие и заболоченные, дно ровное с небольшим поднятием в центре, донные отложения представлены силикатными сапропелями; окружено в основном мезоолиго- и олиготрофными болотными участками. Оз. Полянок (Рисунок 4.1, В) – малый (0,04 км<sup>2</sup>) непроточный водоём, расположенный в восточной краевой части болотного массива; достаточно глубоководный (до 6–7 м), глубины нарастают постепенно от берегов к центру озера, донные отложения представлены илами и торфянистыми грунтами; окружено облесёнными евтрофными напорного грунтового питания болотными участками.

*Болотные воды и грунты.* Болотные озёра имеют замедленный водообмен, колебания уровня воды в них в течение года незначительно и не превышает 0,5 м. Вода в них, как правило, хорошо прогревается, относится к мезополи- или полигумозной группе (цветность 63–119°), имеет нейтральную реакцию среды (рН 6,5–7,5), малую минерализацию (120–128 мг/л), низкое содержание общего железа, марганца, нитрит-ионов, хлоридов. Болотные воды краевых озёр (Полянок) содержат больше карбонатов, нитрат-ионов, хлоридов. Конкретные значения физико-химических параметров озёрных вод представлены в Таблица 4.1.

Таблица 4.1 – Гидрохимическая характеристика болотных озёр  
(по: Philippov, Yurchenko, 2020)

Параметры	оз. Шиченгское		оз. Полянок
	июль 2012 г.	июль 2014 г.	июль 2014 г.
Температура, °С	24	23	26
Цветность, градусы	119	110	63
Минерализация, мг/л	128	120	123
рН	7,1	6,5	7,2
Перманганатная окисляемость, мгО/л	22,6	40,0	22,4
Карбонаты, мг/л	<6,1	24,0	60,0
<i>Содержание ионов, мг/л</i>			
Марганец	0,04	0,03	<0,01
Железо общее	0,3	0,3	0,1
Нитрат-ион	0,4	0,13	2,6
Нитрит-ион	0,25	0,053	0,035
Фосфаты	0,18	<0,05	<0,05
Хлориды	<10	5,3	14,2
Сульфаты	16,7	13,2	<10

*Примечание.* Прочерк (–) означает, что анализ в данный период не проводился.

Грунты в озёрах представлены илами и реже торфянистыми отложениями. По результатам поисково-оценочных работ 1979 г. (Оценка состояния ..., 2003, кн. II, с. 263) в оз. Шиченгское донные отложения представлены силикатными сапропелями, характеризующиеся следующими качественными характеристиками: рН – 6,8, средняя зольность –



50%, естественная влажность – 91,5%, CaO – 1,9%, Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> – 2,1%, Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> – 2,9%, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 0,09%, N – 0,5%, S – 0,9%. Почти нейтральные грунты благоприятны для обитания гидробионтов, а вот значительная мощность илов (до 1,9 м, в среднем – 1,05 м) в пределах всего дна водоёма наоборот лимитирует их развитие.

Структура растительного покрова. Заращение это естественный процесс, происходящий на всех типах водных объектов и изменяющийся под влиянием ключевых видов (человек, речной бобр, гидрофильные птицы и др.). Характер заращения тесно связан с гидрологическими особенностями водных объектов, их размерами, морфометрией котловины, химическим составом вод, характером распределения донных отложений и другими факторами. Немаловажное значение на способ, тип, скорость заращения оказывают прилегающие к водным объектам биогеоценозы, особенно техногенно нарушенные и болотные. В настоящем подразделе рассмотрим особенности заращения внутриболотных озёр бол. Шиченгское в сравнении с другими озёрами Вологодской и Архангельской обл. схожего генезиса (всего 18 водоёмов) (см. Филиппов, 2014б).

Флора малых внутриболотных озёр бедна. Так, на озёрах бол. Шиченгское отмечено 89 видов высших растений (64 – сосудистые, 14 – мхи, 9 – печёночники, 2 – макроводоросли): оз. Шиченгское – 76 (54, 12, 9, 1), оз. Полянок – 46 (39, 6, 0, 1). Схожая картина наблюдается и при анализе флоры серии болотных озёр (например, на основе сосудистых растений). Всего на них было зафиксировано 88 видов (58,2% от флоры озёр региона). Они относятся к 59 родам 36 семействам 5 классам и 4 отделам: Equisetophyta (1 вид, 1 род, 1 семейство), Polypodiophyta (1, 1, 1), Pinophyta (1, 1, 1), Magnoliophyta (85, 56, 33). Из покрытосеменных растений двудольные незначительно преобладают над однодольными (46 видов, 54,1% флоры цветковых). Ведущее положение во флористическом спектре занимают семейства, содержащие от 2 до 16 видов: Cyperaceae (16), Poaceae (7), Salicaceae (6), Ericaceae и Potamogetonaceae (по 5), Lamiaceae (4), Betulaceae (3), Ariaceae, Nymphaeaceae и Rosaceae (по 2). В состав 10 ведущих семейств входит 59,1% отмеченных на болотных озёрах видов, что несколько выше, чем во флоре болот (57,5%). Ещё 26 семейств включают 1–2 вида. На уровне родов высокое богатство отмечается для *Carex* (12 видов), *Salix* (6), *Potamogeton* (5), *Agrostis*, *Betula*, *Calamagrostis*, *Eriophorum*, *Galium*, *Sparganium*, *Stellaria*, *Typha*, *Utricularia* (по 2). На их долю приходится 46,6% флоры озёр. Остальные рода (47) – моновидовые.

Несколько меньше половины выявленной флоры (41 вид, 46,6%) зафиксировано

лишь на одном или двух озёрах. На трёх-пяти болотных водоёмах отмечено ещё 23 вида и на 6 и более озёрах – лишь 24. Ни один вид не встречен на всех анализируемых озёрах. Наиболее типичными для болотных водоёмов являются *Carex lasiocarpa* и *C. rostrata* (на 16 озёрах), *Menyanthes trifoliata* и *Nuphar lutea* (по 15), *Chamaedaphne calyculata* (13), *Cicuta virosa*, *Thyselinum palustre* и *Comarum palustre* (по 12), *Equisetum fluviatile* (11), *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichb. (10), *Galium palustre* (9), *Carex acuta* L., *Oxycoccus palustris*, *Phragmites australis* и *Potamogeton natans* (по 8). Обращает внимание крайне низкая доля настоящих гидрофитов при высокой доле типично болотных видов.

На вологодских водоёмах обнаружены популяции 13 видов, внесённых в региональную Красную книгу (Постановление ..., 2022): 3/NT/III – *Baeothryon alpinum*, *Rhynchospora alba*; 3/LC/III – *Carex pseudocyperus*, *Batrachospermum turfosum*; виды научного мониторинга – *Betula humilis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Iris pseudacorus*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton praelongus*, *Rumex hydrolapathum*, *Sparganium natans*, *Typha angustifolia*, *Utricularia intermedia*. Почти все редкие виды (кроме пузырчатки средней, кувшинки снежно-белой, водокраса обыкновенного, осоки ложносытевой) отмечены лишь на одном водоёме и в единичных экземплярах. Относительно много редких видов (всего 8 (кроме пухоноса, пузырчатки, касатика)) зафиксировано на оз. Шиченгское и Полянок.

На каждом отдельном озере было обнаружено от 5 до 54 видов (в среднем – 20). Для сравнительного анализа флор в программном модуле «GRAPHS» (Новаковский, 2004) с использованием коэффициента общности видового состава Сьёренсена-Чекановского ( $K_{sc}$ ) была построена дендрограмма (Рисунок 4.2).

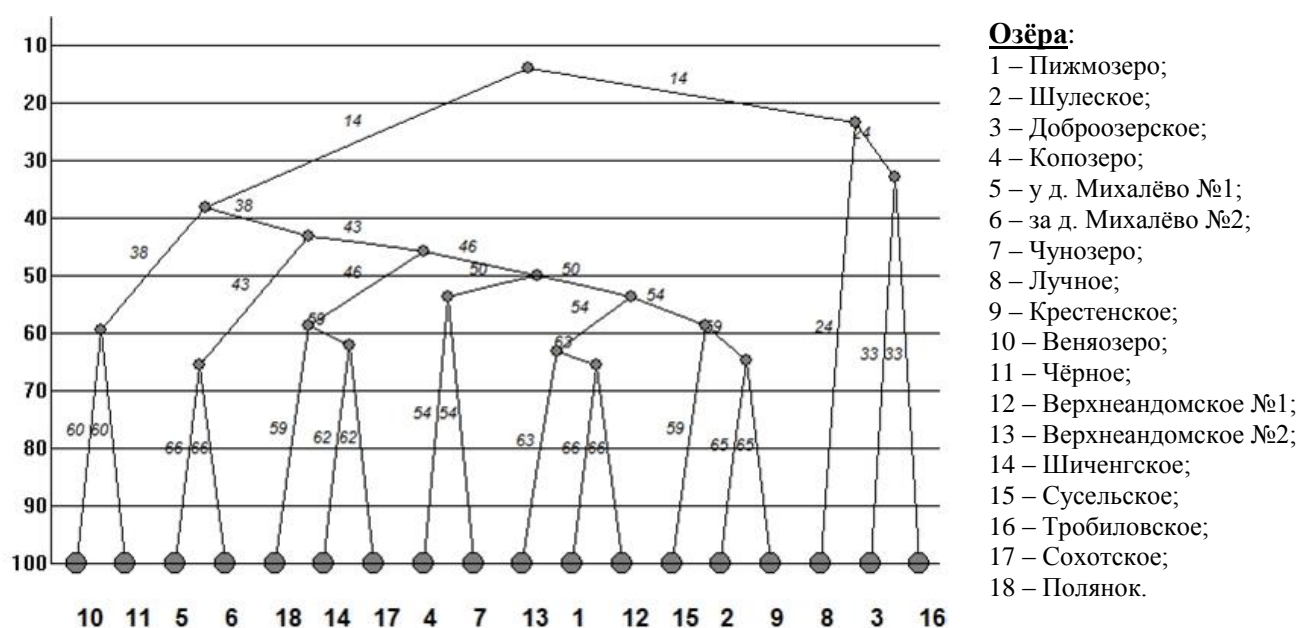


Рисунок 4.2. Дендрограмма, отражающая сходство флор 18 болотных озёр

При невысоком сходстве изученных флор ( $K_{sc}=0,14-0,66$ ), прослеживается чёткое разделение анализируемой выборки на 2 группы (Рисунок 4.2). Первая группа флор (№3, 8 и 16) приурочена к крупным верховым болотам, озёра имеют малые размеры и крайне бедный видовой состав (5–7 видов), поэтому их сходство с остальными водоёмами минимально ( $K_{sc}=0,14$ ). Вторая группа озёр может быть подразделена на ряд подгрупп. Первая подгруппа озёр (№2, 9 и 15) формируется в краевых частях болотных систем. В третью подгруппу (№1, 12 и 13) вошли небольшие по размерам (0,01–0,02 км<sup>2</sup>) и глубокие водоёмы. Ландшафтная обусловленность флоры озёр прослеживается во всех остальных четырёх подгруппах (№4 и 7; №14, 17 и 18; №5 и 6; №10 и 11). Озёра Шиченгского водно-болотного угодья (№14 и 18) имеют относительно высокое флористическое сходство между собой ( $K_{sc}=0,59$ ). Таким образом, на специфику флоры болотных озёр влияют особенности морфометрии самих водоёмов и окружающих их болотных массивов, а также ландшафтные особенности территории.

Растительность болотных озёр формирует ограниченное число малопродуктивных ценозов с одним (реже двумя) доминирующими видами и невысоким (20–40% и редко >75–80%) общим проективным покрытием. Нами были описаны сообщества, отнесённые в рамках эколого-фитоценологического подхода к 35 ассоциациям [в квадратных скобках указаны озёра (см. примечание к Рисунок 4.2), в которых данные ценозы встречаются]: 1) асс. *Nuphar lutea* [1, 2, 4, 7, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 17, 18]; 2) асс. *Nymphaea candida*–*Nuphar lutea* [1, 12, 15]; 3) асс. *Potamogeton natans*–*Nuphar lutea* [1, 4, 12, 14, 15, 18]; 4) асс. *Equisetum fluviatile*–*Nuphar lutea* [1, 14, 15, 18]; 5) асс. *Phragmites australis*–*Nuphar lutea* [14, 15]; 6) асс. *Nymphaea candida* [15]; 7) асс. *Potamogeton natans* [2, 14, 18]; 8) асс. *Equisetum fluviatile*–*Potamogeton natans* [2, 18]; 9) асс. *Hydrocharis morsus-ranae* [17]; 10) асс. *Sparganium natans* [18]; 11) асс. *Equisetum fluviatile* [2]; 12) асс. *Menyanthes trifoliata* [10, 15]; 13) асс. *Carex lasiocarpa*–*Menyanthes trifoliata* [15, 18]; 14) асс. *Utricularia intermedia*–*Menyanthes trifoliata* [15]; 15) асс. *Equisetum fluviatile*–*Menyanthes trifoliata* [15]; 16) асс. *Carex rostrata*–*Menyanthes trifoliata* [2, 7, 15]; 17) асс. *Menyanthes trifoliata*–*Comarum palustre* [14]; 18) асс. *Comarum palustre*–*Carex lasiocarpa* [2, 11, 17]; 19) асс. *Comarum palustre*–*Phragmites australis* [14]; 20) асс. *Carex acuta* [9, 14]; 21) асс. *Carex acuta*–*Calamagrostis canescens* [14]; 22) асс. *Carex lasiocarpa*–*Calamagrostis purpurea* [11]; 23) асс. *Typha angustifolia* [14]; 24) асс. *Phragmites australis* [4, 9, 14, 15]; 25) асс. *Iris pseudacorus*–*Phragmites australis* [9]; 26) асс. *Thelypteris palustris*–*Phragmites australis* [17]; 27) асс.

*Typha angustifolia*–*Phragmites australis* [14]; 28) acc. *Hydrocharis morsus-ranae*–*Calliergon megalophyllum* [1]; 29) acc. *Elodea canadensis*–*Calliergon megalophyllum* [18]; 30) acc. *Andromeda polyfolia*–*Scorpidium scorpioides* [1]; 31) acc. *Carex lasiocarpa*–*Scorpidium scorpioides* [1]; 32) acc. *Carex rostrata*–*Scorpidium scorpioides* [1]; 33) acc. *Thelypteris palustris* [18]; 34) acc. *Thelypteris palustris*–*Sphagnum riparium* [14, 17]; 35) acc. *Sphagnum cuspidatum* [17].

Таблица 4.2 – Описания фитоценозов болотных озёр бол. Шиченгское

Ассоциация	1	1	3	3	4	5	7	8	10	13	20	23	29	33
№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Озеро	Ш	П	П	Ш	П	Ш	Ш	П	П	П	Ш	Ш	П	П
Площадь описания, м <sup>2</sup>	100	32	12	80	20	30	25	30	24	6	10	100	15	5
Глубина, см	30– 70	20– 70	80– 120	60– 100	60– 100	20– 50	15– 70	40– 60	60– 100	10– 20	0–10	30– 40	30– 50	0–10
Грунт	и-т	т	и	и	и-т	и-т	и	и	и-т	и-т	т	и-т	и-т	т
Общее проективное покрытие, %	85– 90	70	50– 55	75– 80	65– 70	75– 80	80– 85	65– 70	85	65– 70	75– 80	80– 85	80– 85	85– 90
Количество видов	5	3	2	3	4	5	2	3	3	3	7	2	7	6
<i>Nuphar lutea</i>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	.	г	.	.	.	.	.	+	.
<i>Nymphaea candida</i>	.	.	.	.	.	<b>4</b>	.	.	.	.	.	.	г	.
<i>Potamogeton natans</i>	1	.	<b>2</b>	<b>3</b>	.	+	<b>5</b>	<b>4</b>	г	.	.	.	.	.
<i>Elodea canadensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	<b>5</b>	.
<i>Sparganium natans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	<b>5</b>	.	.	.	.	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	г	+	.	.	<b>1</b>	+	.	<b>2</b>	+	.	.	.	1	+
<i>Phragmites australis</i>	.	.	.	.	.	<b>2</b>	.	.	.	.	.	г	.	.
<i>Typha angustifolia</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	<b>5</b>	.	.
<i>Menyanthes trifoliata</i>	.	.	.	.	г	.	.	+	.	<b>4</b>	.	.	.	1
<i>Comarum palustre</i>	г	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex acuta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	<b>5</b>	.	.	.
<i>Carex lasiocarpa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	<b>3</b>	.	.	.	1
<i>Carex rostrata</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Calamagrostis canescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Galium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г
<i>Thelypteris palustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	<b>5</b>
<i>Persicaria amphibia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Thysselinum palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Scutellaria galericulata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Stachis palustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	г
<i>Stellaria palustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г
<i>Calliergon megalophyllum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	<b>3</b>	.
<i>Fontinalis antipyretica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Chara strigosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.

*Примечание.* Номера ассоциаций расшифрованы в тексте. Обилие-покрытие видов дано в баллах шкалы Браун-Бланке. Грунты: и – илистый, т – торфянистый, и-т – илито-торфянистый. Полу жирным шрифтом выделены характерные виды ассоциаций. Озёра: Ш – Шиченгское, П – Полянок. Описания выполнены в 2009–2015 гг. Автор всех описаний Д.А. Филиппов.

**Заращение.** Внутриболотные озёра бол. Шиченгское слабо зарастают. Тип зарастания оз. Шиченгское прибрежный, местами – фрагментарный; также имеются сплавины. Преобладают кубышковые, рдестовые (*Potamogeton natans*), рдестово-кубышковые со-

общества. В оз. Полянок преобладают кубышковые и элодеево-моховые сообщества, тип зарастания – прибрежный и отчасти донный; крайне редко отмечаются сплавины. В данной работе приведены описания растительных сообществ, характерных для озёр Шиченгского водно-болотного угодья (Таблица 4.2).

В целом для болотных озёр области (в том числе и Шиченгского водно-болотного угодья) характерны следующие общие закономерности: 1) в зарастании принимают участие 88 видов сосудистых растений, среди которых велика роль болотных, а не водных видов; 2) гидрофиты и гидрогелофиты участвуют в краевом, сильно фрагментарном, реже полосном зарастании, а гелофиты и гидрофиты формируют экотонные «водно-болотные» ценозы «по бровкам» (берег озера s.str.); 3) все растительные сообщества являются маловидовыми, в них доминирует один вид (реже два), общее проективное покрытие редко превышает 75–80%; 4) внутриболотные озёра относятся к почти незаросшим (<1% акватории), очень слабо или слабо заросшим (1–10%) водоёмам, а повышение степени и скорости зарастания возможно лишь при активном участии человека (осушение болота и озера путём создания копаных канав и каналов); 5) на зарастание в большей степени влияют относительные пропорции размеров озера по отношению к общей площади болота, гидрохимические показатели (закисление среды сфагновыми мхами) и морфометрия озёр (глубина, наличие заливов), а также ландшафтные особенности территории.

Планктонные биоценозы. фитопланктон. Болотные озёра характеризуются значительным размахом содержания фотосинтетических пигментов в воде. Так, летом в оз. Шиченгское содержание хлорофилла “a” колебалось от 13 до 22 мкг/л, а в оз. Полянок составляло – 0,4 мкг/л. Подобные значения (средние величины за сезон – от 1,1–2,6 до 22,7–39,9 мкг/л) для схожих по типологии озёр были зарегистрированы Н.М. Минеевой (1994) для Дарвинского заповедника. Суточная удельная продукция ( $A_{max}$ ) в эпилимнионе оз. Шиченгского варьирует от 410 до 706 мгС/м<sup>3</sup>\*сут, при этом степень зарастания практически не сказывалась на концентрации пигментов в озёрных водах. Биомасса водорослей, полученная методом подсчёта клеток, в открытой воде была всё же ниже (1,04 г/л), нежели в зарослях кубышки (1,59 г/л) и рдеста плавающего (4,31 г/л).

Болотные озёра характеризуются значительным видовым богатством. Например, на ранее уже упомянутых озёрах Дарвинского заповедника (Корнева, 2009 и др.) отмечено >400 видов. Летом 2015 г. на оз. Шиченгское было зафиксировано 103 вида с внутриви-

довыми таксонами. Альгофлора данного озера характеризовалась преобладанием диатомей, а также зелёных и стрептофитовых водорослей. Субдоминантами планктонных озёрных биоценозов выступали *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Merismopedia elegans*, *Asterionella formosa*, *Staurosira construens*, *S. venter*, *Staurastrum gracile*. Высокое богатство водорослей, вероятно, связано с размерами водоёма, его хорошей прогреваемостью, наличием открытых и заросших участков (Стерлягова и др., 2016, с доп.).

Планктонные биоценозы: бактериопланктон. Материалы, касающиеся микробиологического блока болотных озёр, его количественной оценке в структуре и функционировании экосистемы изложены нами ранее (Стройнов, Филиппов, 2017б) и в кратком виде приведены в Таблице 4.3.

Таблица 4.3 – **Некоторые бактериальные параметры болотных озёр бол. Шиченгское** (по: Стройнов, Филиппов, 2017б)

Параметр	Озеро		
	Шиченгское		Полянок
год отбора проб	2012	2014	2014
общая численность бактерий ( $N_B$ ), $10^6$ кл./мл	$\frac{10,2}{9,2 - 42,4}$	$\frac{8,6}{7,8 - 11,7}$	$\frac{3,2}{3,0 - 3,9}$
средние объёмы бактериальных клеток ( $V$ ), $\text{мкм}^3$	$\frac{0,165}{0,162 - 0,197}$	$\frac{0,094}{0,083 - 0,153}$	$\frac{0,093}{0,072 - 0,133}$
общая биомасса бактерий ( $B$ ), мгС	$\frac{322}{297 - 1597}$	$\frac{209}{176 - 269}$	$\frac{72}{58 - 106}$
удельная скорость роста ( $\mu$ ), $\text{час}^{-1}$	–	$\frac{0,0176}{0,017 - 0,101}$	$\frac{0,0269}{0,021 - 0,037}$
продукция бактерий ( $P_B$ ), $10^6$ кл./мл	–	$\frac{4,24}{3,34 - 19,63}$	$\frac{2,29}{1,52 - 2,75}$
продукция бактерий ( $P_B$ ), мг С/ $\text{м}^3 \cdot \text{сут}$	–	$\frac{86}{73 - 649}$	$\frac{53}{34 - 61}$

*Примечание.* Над чертой указаны медианные значения, под чертой минимальное и максимальное значения.

В оз. Шиченгское общая численность бактерий ( $M_e=8,6 \times 10^6$  кл./мл,  $CV=19\%$ ) и биомасса ( $209 \text{ мгС}/\text{м}^3$ ) достигала значений, как правило, регистрируемых в политрофных водоёмах (Оксинок и др., 1993; Auer *et al.*, 2004). Межгодовые различия (в 2012 г. численность бактерий была ниже, нежели в 2014 г.) вполне можно объяснить изменением концентрации биогенов и первичной продукции фитопланктона. Косвенно об этом свидетельствует и уменьшение среднего объёма бактериальных клеток. Удельная скорость роста и продукция бактерий достигали высоких значений ( $\mu_{\text{макс}}=0,101 \text{ час}^{-1}$ ,  $P_{B\text{макс}}=19,6 \times 10^6 \text{ кл./мл} \times \text{сут}$  или  $649 \text{ мгС}/\text{м}^3 \times \text{сут}$ ) и характеризовались большим разбросом значений ( $CV=100-109\%$ ). Большую часть численности бактериопланктона (66,2%) составляли небольшие одиночные клетки (кокки, коккобациллы, маленькие палочки и

извитые формы), имеющую существенную биомассу (49,8%). Ассоциированные с детритными частицами бактерии (29,1%) вносили существенный вклад в общую численность (29,1%) и биомассу (33,2%).

Численность и биомасса бактерий в олиготрофном оз. Полянок были существенно ниже ( $3,2 \times 10^7$  кл./мл и  $72 \text{ мгС/м}^3$  соответственно) и в целом соответствовали уровню евтрофных вод (Оксинок и др., 1993; Auer *et al.*, 2004). Удельная скорость роста бактерий была, в среднем выше, чем в оз. Шиченгское (медиана составляла  $0,0269 \text{ ч}^{-1}$  по сравнению с  $0,0176 \text{ ч}^{-1}$ ), но при этом изменчивость данного параметра была ниже ( $CV=25\%$ ). Несмотря на большие значения удельной скорости роста, продукция бактериопланктона в оз. Полянок ( $ME_{PB}=2,29 \times 10^6$  кл./мл $\times$ сут или  $54 \text{ мгС/м}^3 \times$ сут) оказалась ниже, чем в оз. Шиченгское (из-за меньшей численности). В общем количестве преобладали небольшие одиночные клетки (89,3%), 6,2% приходилось на крупные палочки, 3% – на нити, 1,3% – бактерии ассоциированные с детритом, микроколонии практически отсутствовали. Доли разных групп в суммарной биомассе существенно отличались от соотношений, наблюдавшихся в общей численности: небольшие одиночные бактерии – 53,2%, крупные палочки – 26%, нити – 19,2%, агрегированные бактерии – 1,6%.

Несмотря на более высокое содержание органических веществ и нитратов в оз. Полянок, численность, биомасса и продукция бактерий в нём была ниже. Одной из причин подобного несоответствия может служить то, что в оз. Шиченгском возможно поступление бактерий из мощного слоя сапропели (благодаря небольшой глубине), а концентрация хлорофилла “*a*”, и, как следствие, первичная продукция автотрофов в нём была более чем на порядок выше. Другой вероятной причиной может служить разница в структуре сообществ потребителей бактериальной продукции и эффект так называемых «трофических каскадов». Не стоит игнорировать и возможность того, что в оз. Шиченгское концентрация органических веществ и биогенов может быть снижена как раз в результате активного потребления, как автофототрофными организмами (нитраты, фосфаты), так и бактериальным сообществом (растворённое органическое вещество, включая биогены) Данные результаты неплохо согласуются с результатами работ Л. Травника (Travnik, 1989), показавшего, что численность бактериопланктона в гуминовых озёрах может превышать таковую в неболотных озёрах со сравнимым уровнем трофности.

Заражённость бактерий вирусами (и как следствие гибель бактерий в результате лизиса вириопланктоном) оказались для обоих болотных водоёмов в нижних пределах,

обычно фиксируемых в озёрах. В оз. Шиченгское не наблюдалось существенных различий между годами. В оз. Полянок процент заражённых клеток бактерий был несколько выше, чем в оз. Шиченгское, что может быть вызвано более высокой удельной скоростью роста бактериопланктона (Стройнов, Филиппов, 2017б). Данное предположения подтверждают опубликованные данные (Weinbauer, 2004; Sigee, 2005), что заражённость бактериопланктона в большей степени может зависеть от его метаболической активности, нежели от общей численности бактерий и вирусов и их соотношения.

Планктонные биоценозы: зоопланктон. В составе зоопланктона внутриболотных озёр Шиченгского водно-болотного угодья [подраздел написан на основании наших работ (Филиппов *и др.*, 2015; Лобуничева, Филиппов, 2017)] выявлено 60 видов беспозвоночных (Rotifera – 20, Cladocera – 26, Copepoda – 14) (полный список видов см. Лобуничева, Филиппов, 2017). При этом в оз. Полянок зафиксирован 41 вид (Rotifera – 12, Cladocera – 17, Copepoda – 12), а в оз. Шиченгском – 55 (от 44 до 51 в разные годы: Rotifera – 11–14, Cladocera – 24, Copepoda – 9–13). Для зоопланктона болотных озёр характерно высокое сходство видового состава ( $K_{sc}=0,75$ ), что в значительной мере связано с единой историей формирования их сообществ.

В зарослях высших водных растений болотных озёр зоопланктон характеризуется бóльшим видовым богатством. В прибрежных зарослях оз. Шиченгское был обнаружен 51 вид, а на открытых (не заросших макрофитами) участках – 42. Состав планктонных ракообразных на всех участках был сходным, однако, лишь в зарослях макрофитов были обнаружены коловратки *Brachionus diversicornis*, *Conochilus unicornis*, *Euchlanis lyra*, *E. triquetra*, *Mytilina ventralis*, *Trichocerca capucina*. Для заросшей литорали оз. Полянок характерно бóльшее богатство кладоцер (в основном за счёт видов сем. Chydoridae). В оз. Полянок отличия состава зоопланктона в разных биотопах выражено в бóльшей степени (вероятно связано со значительными глубинами данного водоёма).

Число видов зоопланктеров в единичной пробе в разных биотопах достоверно различалось лишь в оз. Шиченгское (пелагиаль –  $21 \pm 2$ , заросли в литорали –  $27 \pm 2$ ). Для зоопланктона оз. Полянок количество видов в пробе в сходных сообществах составляло  $21 \pm 3$  и  $22 \pm 2$ , соответственно. Зоопланктонное сообщество болотных озёр характеризуется значительной выравненностью, о чем свидетельствуют величины индексов информационного разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона (Таблица 4.4).

Зоопланктон анализируемых болотных озёр по таксономической структуре сходен



с малыми водоёмами Вологодской обл. (Лобуничева, 2009 и др.). Об этом свидетельствуют как величины видового богатства, так и представленность отдельных таксонов. Несмотря на внутриболотное положение, в данных озёрах отсутствуют ацидофильные виды, обнаруженные в тоже самое время в типичных (вторичных) болотных водных объектах (объясняется нейтральными озёрными водами). Наиболее часто в составе планктона озёр встречаются фитофильные виды, в отличии от пелагических коловраток и ракообразных, которых относительно немного даже в сравнительно глубоководном оз. Полянок. При этом (как и во многих малых водоёмах области), всвязи со значительным ветровым перемешиванием, приуроченность организмов разных экологических требований определённому биотому озёр (заросли, открытые участки) незначительна.

Таблица 4.4 – Некоторые характеристики зоопланктона болотных озёр

Характеристика	оз. Шиченгское	оз. Полянок
Общее число видов	54	40
Число видов Rotifera	16	12
Число видов Cladocera	26	17
Число видов Copepoda	12	11
Индекс видового разнообразия Шеннона (численность), бит/экз.	3,5±0,2	4,3±0,4
Индекс видового разнообразия Шеннона (биомасса) бит/г	3,9±0,1	3,3±0,2
Индекс доминирования Симпсона (численность)	0,18±0,03	0,08±0,01
Индекс доминирования Симпсона (биомасса)	0,11±0,01	0,17±0,02
Средняя индивидуальная масса организма, мг	0,017±0,002	0,058±0,016
Отношение численностей Cladocera и Copepoda	39,1±22,1	2,1±0,9

*Примечание.* Приведены средние значения показателей за весь период исследований ± ошибка средней.

Зоопланктон оз. Шиченгское и Полянок характеризуется высоким уровнем развития (Таблица 4.4). Средняя плотность планктонных животных за два года исследований в оз. Шиченгское составила  $604 \pm 150,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $10,5 \pm 2,57$  г/м<sup>3</sup>. Доминирующей группой зоопланктеров являлись ветвистоусые рачки (>90% общей численности). Численность и биомасса планктона в 2012 и 2014 гг. значительно отличались. Это связано с массовым развитием в летний период 2014 г. кладоцер *Chydorus sphaericus* и коловраток *Asplanchna priodonta*. Хидорус составлял 89% общей численности планктона в указанный период исследований, тогда как аспланхна, составляя всего 3% общей плотности, обеспечивала 79% общей биомассы зоопланктона. Общая плотность планктонных животных в среднем по водоёму была  $1072 \pm 187,7$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, а биомасса –  $18,6 \pm 3,1$  г/м<sup>3</sup> в 2014 г. и  $85 \pm 11,2$  тыс.экз./м<sup>3</sup> и  $1,5 \pm 0,28$  г/м<sup>3</sup> в 2012 г. (именно данные 2012 г. можно считать более объективными данными об уровне развития зоопланктона оз. Шиченгского на современном этапе его развития).

Высокие плотность *Chydorus sphaericus* (до 1724 тыс.экз./м<sup>3</sup>) и биомасса

*Asplanchna priodonta* (до 23,5 г/м<sup>3</sup>) в июле 2014 г. отразились и на пространственных различиях планктоценозов. В этот период наибольшие количественные показатели зоопланктона зафиксированы на открытых участках оз. Шиченгское (Таблица 4.5). Структура доминирующего комплекса зоопланктона в разных биотопах была в целом сходной, в зарослях гидрофитов закономерно более высокими численностью и биомассой характеризовались фитофильные клadoцеры (*Graptoleberis testudinaria*, *Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina*).

Таблица 4.5 – Средние численность (тыс.экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона озёр (по: Лобуничева, Филиппов, 2017)

Группа	оз. Шиченгское				оз. Полянок	
	2012 г.		2014 г.		2014 г.	
	заросли	о.в.	заросли	о.в.	заросли	о.в.
Rotifera	6 ± 1	2 ± 1	27 ± 9	35 ± 6	2 ± 1	24 ± 18
	0,009 ± 0,002	0,003 ± 0,002	8,616 ± 2,661	16,012 ± 3,473	0,003 ± 0,002	0,073 ± 0,017
Cladocera	71 ± 6	72 ± 25	794 ± 275	1150 ± 227	55 ± 15	78 ± 14
	1,672 ± 0,227	0,959 ± 0,501	5,710 ± 1,691	5,894 ± 2,038	6,546 ± 2,163	2,800 ± 1,048
Copepoda	17 ± 3	1 ± 1	77 ± 14	61 ± 16	23 ± 7	226 ± 26
	0,191 ± 0,044	0,005 ± 0,002	0,496 ± 0,121	0,404 ± 0,168	0,261 ± 0,143	0,344 ± 0,044
Всего	93 ± 4	75 ± 26	898 ± 290	1246 ± 243	80 ± 21	328 ± 58
	1,873 ± 0,217	0,967 ± 0,502	14,822 ± 4,382	22,310 ± 4,106	6,811 ± 2,297	3,215 ± 0,987

Примечание. Выше черты – численность, ниже – биомасса; приведены средние значения и стандартная ошибка.

В 2012 г. пространственная структура планктона оз. Шиченгское было сходна с таковой в большинстве малых мелководных водоёмов региона (Лобуничева, 2008, 2010б). Наибольшие численность и биомасса планктонных животных отмечались в зарослях (93±4 тыс.экз./м<sup>3</sup> и 1,9±0,2 г/м<sup>3</sup>, соответственно). Доминирующей группой организмов на всех участках водоёма были ветвистоусые ракообразные (*Chydorus sphaericus*, а также *Ceriodaphnia quadrangula* и *Bosmina* ssp.). Коловратка *Asplanchna priodonta* в июле 2012 г. в озере не обнаружена, хотя, вероятно, она была, но её численность была крайне низкой, что соответствует её циклу развития (Лазарева, 2004; Ривьер, 2012).

В оз. Полянок средняя плотность зоопланктеров в летний период была равна 163±55,9 тыс.экз./м<sup>3</sup>, а биомасса 5,6±1,66 г/м<sup>3</sup>. Наибольшей плотности в водоёме достигали веслоногие ракообразные, тогда как >90% общей биомассы составляли клadoцеры, в составе которых доминировал *Polyphemus pediculus* (78% биомассы группы). Высокая плотность науплиев циклопов обусловила и более высокую общую численность планктона на открытых участках озера (328±58 тыс.экз./м<sup>3</sup>) (Таблица 4.5). При этом биомасса зоопланктеров в глубоководной части озера была более чем в два раза ниже таковой в

сообществах макрофитов ( $3,2 \pm 1,0$  и  $6,8 \pm 2,3$  г/м<sup>3</sup>, соответственно).

Также, как и в оз. Шиченгское, в составе зоопланктона оз. Полянок доминировало небольшое число видов. Так, в глубоководных участках водоёма значительная численность отмечалась у *Eudiaptomus gracilis* и *Kellicottia longispina*, а в ценозах гидрофитов доминантами являлись *Polyphemus pediculus* и *Scapholeberis mucronata*, в зарослях рдестов высокую плотность и биомассу имела также *Sida crystallina*.

Зоопланктон оз. Шиченгское характеризуется высокими показателями развития, сходными с таковыми в малых мезотрофных водоёмах области с выраженной (как правило, заросшей макрофитами) литоральной зоной (Лобуничева, 2007). Численность и биомасса зоопланктона оз. Полянок несколько ниже и в целом близки к показателям, характерным для очень малых озёр области с заболоченными водосборами (Лобуничева, 2010а). При этом для зоопланктона водоёмов характерны значительные межгодовые колебания уровня развития, связанные с локальными вспышками численности отдельных видов, что наблюдалось в 2014 г. Величины численности и биомассы зоопланктона в этот период сравнимы с аналогичными показателями, фиксированными на локальных участках зарослевой зоны некоторых малых водоёмов региона.

Особенностью зоопланктона первичных озёр бол. Шиченгское является низкий уровень доминирования. Индекс Симпсона составлял в оз. Шиченгское  $0,18 \pm 0,025$  (по численности) и  $0,11 \pm 0,009$  (по биомассе), в оз. Полянок –  $0,08 \pm 0,007$  и  $0,17 \pm 0,019$ , соответственно. Независимо от характера биотопа доминирующей группой были эврибионтные и/или фитофильные клadoцеры. Состав доминирующего комплекса зоопланктона первичных внутриболотных озёр существенно отличается от характерного для большинства малых водоёмов региона (Лобуничева, 2009).

Разные типы водных объектов бол. Шиченгского характеризуются сходным видовым богатством зоопланктона (см. Таблицу 3.20), что объясняется общностью территории, а также тем, что при развитии болота происходило расселение гидробионтов из озёр во вновь формирующиеся гидрографические объекты. Различия в абиотических условиях (рН, трофность, степень и характер зарастания и т.д.) позволяют каждому типу водоёмов формировать собственные планктоценозы. Они отличаются (Зайцева и др., 2014, 2016, 2017а; Филиппов и др., 2015; Лобуничева, Филиппов, 2017) и по таксономической структуре [К] разных типов болотных водных объектов  $<0,4$ ], и по доминирующим группам [озёра – клadoцеры; болотный ручей – копеподы; проточная топь, моховая

мочажина – коловратки], и по характеру местообитаний [закономерно преобладают прибрежные и зарослевые виды, но в озёрах доля этих организмов снижается, а роль пелагических и эвритопных организмов возрастает; в них не встречаются узкоспециализированные болотные виды], и по показателям развития сообществ [зоопланктон первичных озёр характеризуется более высокой биомассой, но низкой численностью], и по структуре доминирующего комплекса [в болотном ручье, проточной топи и моховой мочажине к числу доминантов принадлежат несколько видов коловраток (*Conochilus unicornis*, *Dissotrocha aculeata*, *Testudinella emarginula*, *Mytilina mucronata*, *Cephalodella* sp.), представители подсемейства Aloninae и циклопы *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*. В озёрах высоких численности и биомассы достигают кладоцеры *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina* spp.].

Первичные болотные озёра «наследуют» биоту послеледниковых водоёмов (Дексбах, 1945; Смирнов, 2010 и др.), которая трансформируется под влиянием формирующегося болота и служит своеобразным первичным «банком» для расселения различных групп организмов в образующиеся на болоте водные объекты. Внутриболотные озёра (имеющие исходно общее происхождение, схожий гидрохимический состав и гидрологический режим, но при этом различающиеся по площади, распределению глубин и разнообразию биотопов) отличаются между собой по составу, доминантным комплексам и количественным характеристикам биоты. В целом, по видовому составу зоопланктон озёр бол. Шиченгское отличается от такового вторичных болотных водных объектов, но при этом близок к планктону малых озёр неболотного происхождения таёжной зоны. Для внутриболотных озёр характерны высокие значения численности и биомассы зоопланктона. При этом наибольшие величины этих показателей (а также их сезонные вспышки) отмечались для мелководного болотного озера. На современный состав, структуру и динамику гидробиоценозов болотных озёр, окружающее эти водоёмы бол. Шиченгское, оказывает не прямое, но при этом, вероятно, наименьшее влияние (Лобуничева, Филиппов, 2017).

Водные макробеспозвоночные. Во болотных озёрах отмечено от 25 (Шиченгское) до 46 (Полянок) видов макробеспозвоночных (Ивичева, Филиппов, 2017) (см. раздел 3.7 наст. диссертации). В центральном оз. Шиченгское 46% видового состава приходится на насекомых, 38% – на кольчатых червей. Гомотопные гидробионты (моллюски, кольчатые черви) составляют >50% численности и биомассы зообентоса. В пределах бол. Ши-

ченгское здесь отмечены максимальная численность ( $4850 \pm 2850$  экз./м<sup>2</sup>) и высокая биомасса ( $18,11 \pm 3,95$  г/м<sup>2</sup>). Доминантов не выявлено, но высокую численность имеют *Ripistes parasita*, *Lumbriculus variegatus*, *Erpobdella octoculata*, *Cricotopus* sp. Зоофитосы *Nuphar lutea* и *Potamogeton natans* отличаются бедным составом (по 6 видов) и близкими количественными показателями. В зарослях *Nuphar lutea*, где абсолютным доминантом выступает *Erpobdella octoculata*, в ценозах *Potamogeton natans*, помимо доминирующего *Endochironomus albipennis*, высокую численность также имеют *Cricotopus* sp., *Erpobdella octoculata*, *Nais communis*.

В краевом оз. Полянок отмечена наименьшая численность ( $766,7 \pm 88,2$  экз./м<sup>2</sup>) и наибольшая биомасса ( $22,41 \pm 11,1$  г/м<sup>2</sup>) бентосных организмов. Амфибиотические насекомые составляют >60% численности, пиявки – почти 70% биомассы. Богаты в видовом отношении заросли водных мхов: в зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечен 21 вид донных макробеспозвоночных [доминирует *Endochironomus albipennis*, субдоминантом выступает *Stylaria lacustris*], а в зоофитосе *Calliergon megalophyllum* – 28 [доминирования не выражено, субдоминантами выступают *Orthocladus* sp., *Endochironomus albipennis*, *Dicranomyia* sp., *Erpobdella octoculata*, *Stylaria lacustris*] (Ивичева, Филиппов, 2017). Краевое болотное оз. Полянок является местом обитания редкого реликтового рачка *Gammarus pulex*, а также стрекозы *Anax imperator* (Ивичева, Филиппов, 2015), занесённой в Красную книгу Российской Федерации (2021).

Таким образом, болотные озёра отличаются друг от друга по происхождению, положению в пределах болотного массива, морфометрии. В пределах бол. Шиченгское имеются центральное, крупное с небольшими глубинами оз. Шиченгское и краевые, малые и глубокие озёра Полянок и Плакуновское. Все три имеют исходно общее происхождение (из одного послеледникового водоёма), схожий гидрохимический состав (нейтральные, маломинерализованные, мезополи- или полигумозные воды) и гидрологический режим, а также (в отличие от других типов болотных водных объектов) значительные объёмы свободной воды и диапазоны глубин. Всё это благоприятно сказывается на таксономическом составе и структуре сообществ гидробионтов. Различия гидробиоценозов краевого и центрального озера заключаются в исходных размерах, глубинах, наличии/отсутствию волнения, характеру и влиянию прилегающих участков болота. Являясь первичными водоёмами, болотные озёра во многом наследуют исходную (для послеледниковых водоёмов) биоту, которая видоизменяется под влиянием формирующей

шегося и развивающегося болота. Именно биота первичных озёр служит своеобразным первичным «банком» для расселения различных групп организмов по возникающим на болоте водоёмам и водотокам.

#### 4.1.2. Вторичные озёрки

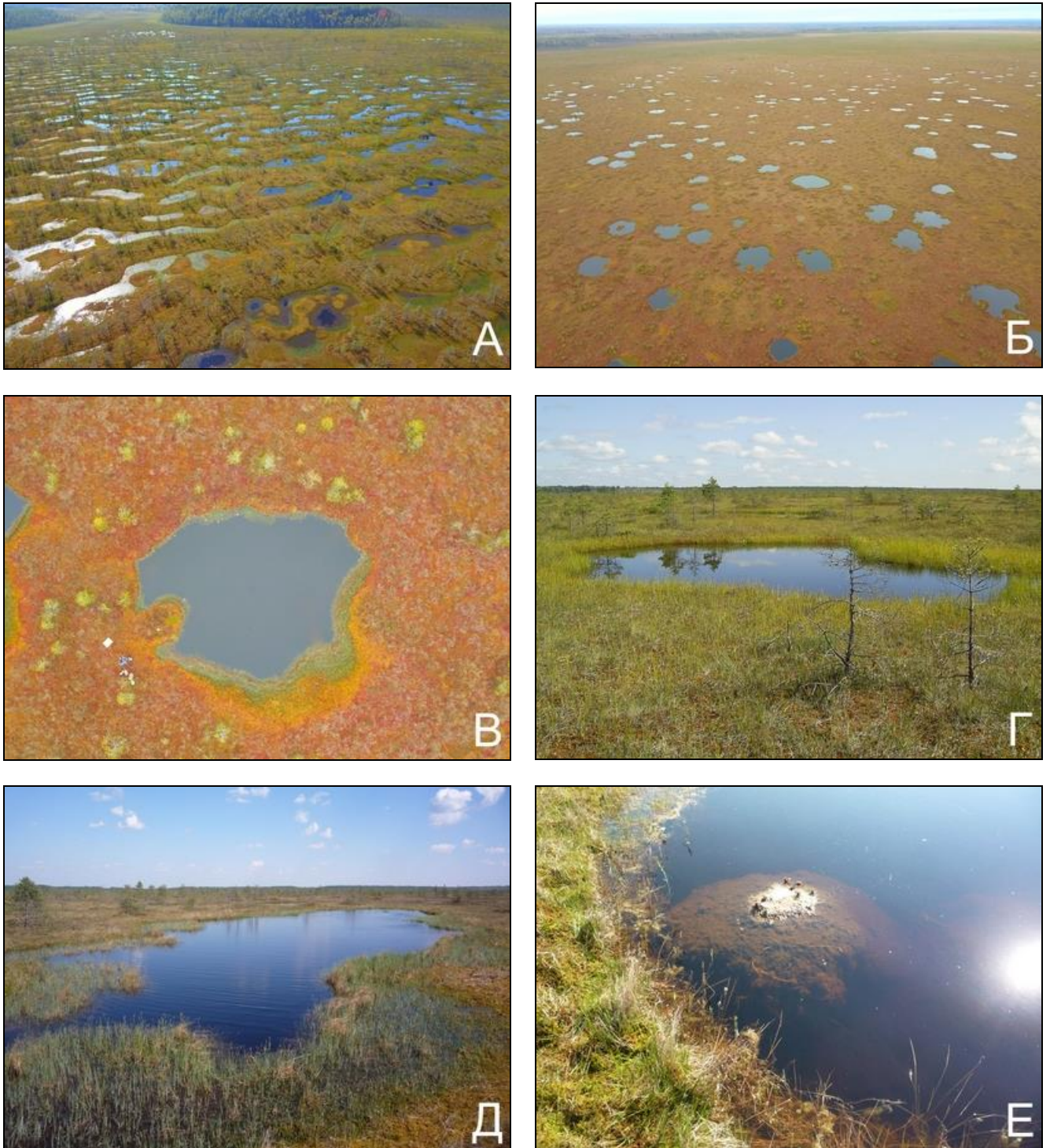
Вторичные болотные озёрки – внутриболотные водоёмы, возникающие на уже сформировавшемся болотном массиве и имеющие площадь водного зеркала менее 5 тыс. км<sup>2</sup>. Наши исследования озёрков проходили в 2005–2020 гг. в основном в Вологодской обл. (бол. Алексеевское-1 (Рисунок 4.3, Б–Е), Большое, Верковское, Доброозерское, Веняболото, Ильинское, Крестенское, Лучное, Озерко (Рисунок 4.3, А), Уломское и ряд др.), а также в Санкт-Петербурге (бол. Сестрорецкое) и Архангельской обл. (бол. Долгая Чисть, Соколя Гладь, Лальское, Шулеское, Удебное, Велболото).

История формирования. Болотные озёрки формируются в результате регрессивных процессов, происходящих на заключительных этапах эволюции олиготрофных болот (конкретные примеры см., например, Елина *и др.*, 1984; Юрковская, 1992 и др.).

Как правило, озёрки развиваются в центральных частях крупных болотных массивов и/или в верхних частях их склонов; входят в состав грядово-мочажинно-озёрковых или грядово-озёрковых болотных комплексов (Ниценко, 1960; Смагин, 2014 и др.). На верховых болотах они имеют неправильную, округлую или слегка вытянутую форму; площадь колеблется от 10 до 250(500) м<sup>2</sup>; глубина может быть от 0,2–0,4 м до 2–3 м (реже больше); дно и стенки торфянистые или торфяно-илистые. Иногда в озёрках наблюдается всплывание отдельных кусков («глыбы», «лимпы») торфа (Рисунок 4.3, Е).

Структура растительного покрова. Процесс формирования и развития растительности болотных озёрков в целом схож с зарастанием первичных (остаточных) водоёмов (Филиппов, 2014б). Наиболее характерно краевое зарастание. На узких полосах (ширина 0,1–0,5(0,8) м) формируются маловидовые ценозы (3–7 видов) с невысоким проективным покрытием (от 45 до 85%). Распространены сообщества асс. *Scheuchzeria palustris*–*Sphagnum cuspidatum*, *Carex limosa*–*Sphagnum cuspidatum*, реже *Carex lasiocarpa*–*Sphagnum cuspidatum*, *Rhynchospora alba*–*Sphagnum cuspidatum*. В ряде случаев *Sphagnum cuspidatum* может замещаться *S. majus*, *S. balticum*, *S. fallax*. Однако, всё же именно *S. cuspidatum* в болотных озёрках Архангельской и Вологодской обл. является основным

ценозообразующим видом. Его водные формы часто могут создавать даже плавающие ковры («моховые маты»). В прибрежных частях озерков среди сфагновых мхов весьма



**Рисунок 4.3. Вторичные болотные озерки**

*Примечание.* А – вид на грядово-озерковый комплекс с высоты 50 м (бол. Озерко, Сямженский р-н, 2019), Б, В – вид на грядово-озерковый комплекс с высоты 100 и 30 м (бол. Алексеевское-1, Сокольский р-н, 2020), Г, Д – болотные озерки разной формы (там же, 2006 и 2014), Е – всплывшие с дна глыбы торфа в озерке (там же, 2014) (© Д.А. Филиппов).

обильно могут развиваться печёночники (в особенности, *Cladopodiella fluitans*). Дно, как правило, лишено растительности. Специфические сообщества иногда формируются на

бортах озерков (например, ценозы с участием *Batrachospermum turfosum*). Для значительной части озерков зарастание гидрофитами не характерно. Исключение составляет, пожалуй, лишь кувшинка снежно-белая, формирующая монодоминантные сообщества асс. *Nymphaea candida*. Также на прибалтийских дистрофных болотах в зарастании озерков принимает участие *Nuphar lutea* (Филиппов, 2015e).

Современный растительный покров озерков сложен ограниченным числом видов. Нами зафиксировано 26 видов, из которых относительное постоянство проявляют лишь *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Drosera anglica* Huds., *D. × obovata*, *Nymphaea candida*, *Utricularia minor*, *Batrachospermum turfosum*, *Cladopodiella fluitans*, *Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. fallax*, *S. majus*, *Warnstorfia fluitans*.

В болотных озерах могут произрастать несколько охраняемых видов растений (по: Постановление ..., 2022): *Nymphaea candida* (вид научного мониторинга) – непосредственно в самих озерах; *Rhynchospora alba* и *Drosera anglica* (3/NT/III), *Utricularia minor* (3/NT/II), *Baeothryon caespitosum* (1/CR/I) – по их периферии. Из криптогамных макрофитов озерков к охраняемым видам относится *Batrachospermum turfosum* [предложен нами к охране в регионе в 2013 г. (Суслова и др., 2013)] (статус 3/LC/III). Биология и экология последнего описана в одной из наших статей (Чемерис, Филиппов, 2010). Помимо Вологодской обл. (Филиппов, 2013z), батрахоспермум торфяной нами также был обнаружен на болотах Архангельской обл., Респ. Карелия и Санкт-Петербурга; отмечается вид и на болотах Республики Беларусь (Петров, 2022).

Болотные воды. Воды в озерах Вологодской обл. кислые (рН 4,1–4,6), очень мало минерализованные (35–100 мг/л), мезогумозные и мезополигумозные (45–105°), с крайне низким содержанием марганца, железа, фосфатов, нитратов и карбонатов. Гидрохимический режим во многом зависит от размера водоёма и сезонности (Таблица 4.6).

Планктонные биоценозы. Болотные озера характеризуются низким содержанием хлорофилла “a” в воде. Так, по данным съёмки 2014 г. на бол. Алексеевское-1 концентрация пигмента составляла 1,1–43,0 мкг/л (в среднем 8,8 мкг/л), что вдвое меньше, нежели в сфагновых мочажинах этого болота в аналогичный период (в среднем 18,7 мкг/л). Суточная удельная продукция во вторичных озерах варьировала от 34–1385 мгС/м<sup>3</sup>\*сут (средняя за сезон  $A_{\max}=281$  мгС/м<sup>3</sup>\*сут).



Таблица 4.6 – Гидрохимическая характеристика вторичных озерков (бол. Алексеевское-1, 2014 г.) (по: Philippov, Yurchenko, 2020)

Группа озерков	малые			средние			крупные		
	Месяц	V	VII	IX	VII	IX	VII	VII	IX
Параметры	Показатели								
Температура, °С	20	18	7	21	20	10	23	22	13
Цветность, градусы	105	80	87	88	112	83	44	47	91
Минерализация, мг/л	86	103	170	72	75	80	35	<50	56
pH	4,1	4,2	4,3	4,4	4,2	4,3	4,6	4,6	4,6
Перманганатная окисляемость, мгО/л	31,2	73,6	52,8	66,4	30,4	28,8	12,8	18,4	14,1
Карбонаты, мг/л	<6	<6	<6	<6	6	6	<6	<6	6
<i>Содержание ионов, мг/л</i>									
Марганец	<0,01	0,015	0,060	<0,010	<0,010	<0,010	0,012	0,010	0,011
Железо общее	0,06	0,10	0,47	0,06	0,10	0,18	0,05	0,16	0,17
Нитрат-ион	0,3	0,4	0,6	0,3	0,4	0,9	0,3	0,3	0,5
Фосфаты	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05
Сульфаты	<10	12	<10	<10	23,5	<10	<10	12,2	<10

Протистософауна озерков изучена недостаточно. В 2006 г. были получены сведения об инфузориях бол. Алексеевское-1 (Мухин, Филиппов, 2015). Согласно ним, в озерах в массовом количестве обнаружен бентосный вид *Stylonychia mytilus* Ehrenberg 1838, а также планктонные парамеции (*Paramecium trichium* (Stokes 1885), *P. aurelia* Ehrenberg, 1838, *P. nephridatum* Gelei 1925) и перифитонные виды (например, *Cothurnia* spp.), предпочитающие побеги макрофитов (*Nymphaea candida*). В целом, видовое богатство инфузорий возрастает с увеличением размеров болотных озерков.

По материалам исследований лета 2015 г. во вторичных озерах 4 болот севера Европейской России (бол. Лайское, Удебное, Сестрорецкое, Шиченгское) зафиксировано 15 видов гетеротрофных жгутиконосцев (список обнаруженных таксонов см. Prokina, Philippov, 2018). В озерах (ориентируясь на средние значения) встречается меньше видов (5), нежели в болотных озёрах (13). Также в озерах меньше уникальных видов, обнаруженных только здесь (в сравнении с озёрами всего два – *Cercomonas* sp., *Metabolomonas insania* Kiss et al. in Brabender et al., 2012). Основное значение на состав жгутиконосцев, вероятно, оказывает физико-химический состав вод, в особенности pH [корреляция значений данного показателя и видового богатства жгутиконосцев была ранее показана и на других болотных водоёмах (Прокина, Мыльников, 2017)].

Исследование фауны и экологии зоопланктона вторичных болотных озерков проводили также на бол. Алексеевское-1 в мае–октябре 2007 г. на трёх стандартных станциях, отражающих наиболее характерные по особенностям морфометрии и зарастания вы-

деленные группы озерков: 1) малые (площадь  $\sim 50\text{--}60\text{ м}^2$ , глубина  $0,4\text{--}0,7\text{ м}$ , зарастают по периферии сфагновыми мхами, в основном *Sphagnum cuspidatum*); 2) средние (площадь  $90\text{--}100\text{ м}^2$ , глубина  $0,5\text{--}1,0\text{ м}$ , интенсивность зарастания сфагнами в прибрежных частях озерков уменьшается, изредка отмечаются отдельные экземпляры *Nymphaea candida*); 3) крупные (площадь  $\leq 500\text{ м}^2$ , глубина  $2,0\text{--}2,5\text{ м}$ , зарастание ( $\leq 5\%$ ) возможно лишь *N. candida*). Данная часть раздела написана на основании ранее опубликованной нами статьи (Lobunicheva, Philippov, 2011).

В составе зоопланктона озерков бол. Алексеевское-1 обнаружено 38 видов беспозвоночных (Rotifera – 12, Cladocera – 19, Copepoda – 7) (полный список видов см. Lobunicheva, Philippov, 2011). По мере увеличения размеров озерков возрастает и видовое богатство планктона (от 14 видов в малых до 28–29 в средних и крупных). Значительным видовым сходством отличаются сообщества малых и средних озерков ( $K_{sc}=0,65$ ), а также средних и крупных ( $K_{sc}=0,70$ ). Наибольшее сходство отмечено осенью ( $K_{sc}=0,70\text{--}0,85$ ).

Сравнительный анализ данных по зоопланктону болотных озерков бол. Алексеевское-1, первичных заболачивающихся озёр (Филимонова, Юрковская, 1964; Филимонова, Белоусова, 1973; Лазарева, 1992, 1994 и др.; Лобуничева, 2009; Черевичко, 2009б, 2017 и др.) и вторичных болотных водоёмах (Скадовский, 1928; Филимонова, Белоусова, 1973; Зайцева и др., 2016; Lobunicheva, Philippov, 2011) Европейской части России показал, что во вторичных водных объектах верховых болот различных территорий таёжной зоны величины видового богатства соизмеримы между собой. Так, зоопланктон озерков бол. Алексеевское-1 насчитывает 38 видов, подмосковного бол. Луцинское – 39 (Скадовский, 1928), псковской части бол. Полистово-Ловатское – 29 (Черевичко, 2009в), дистрофных прибеломорских болот – 24 (Yurkovskaya, 2003). В первичных болотных озёрах показатели видового богатства зоопланктона всегда выше, нежели во вторичных водоёмах.

В составе зоопланктонных сообществ вторичных озерков преобладают типичные зарослевые сфагнофильные таксоны. В крупных озерках [с глубинами  $\geq 1\text{ м}$  и развитой зоной открытой воды] повышается доля пелагических видов, широко распространённых в водоёмах региона (*Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*, *B. obtusirostris*, *Daphnia cristata*), однако, они имеют невысокие показатели численности и биомассы. Среди видов, адаптированных к обитанию в болотных водоёмах, *Acantholeberis curvirostris*, *Ceri-*

*odaphnia megops*, *Chydorus sphaericus*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Scapholeberis microcephala* встречаются во всех группах озерков и относятся к доминантам. Виды *Holopedium gibberum*, *Streblocerus serricaudatus*, *Simocephalus serrulatus* развиваются лишь в более крупных озерках, достигая в отдельные периоды достигают высоких численности и биомассы.

В первичных озёрах (в силу развитие пелагической зоны, большой размах глубин) обитают не характерные для озерков озёрные пелагические виды (*Asplanchna priodonta*, *Limnosida frontosa*, *Bosmina coregoni*, *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* и др.). Замечено (Лобуничева, 2009), что процессы сплавинообразования не влияют на обогащение фауны планктонных ракообразных и коловраток сфагнофильными видами. Зарослевые сообщества представлены в первичных озёрах типичными фитофильными видами (*Sida crystallina*, *Graptoleberis testudinaria*, *Eurycercus lamellatus*, *Simocephalus vetulus*, *Ophryoxus gracilis* и др.). Кроме того, значительной численности и биомассы в этих биотопах достигают и эвритопные виды (например, *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*).

Видовой состав и структура комплекса доминирующих видов изменяется в ходе сезонной сукцессии. Наименьшее видовое богатство наблюдается весной и осенью, наибольшее – летом. В весенний и осенний периоды доминантами выступают 2–4 вида зоопланктеров, среди которых во всех озерках присутствуют экологически пластичные *Chydorus sphaericus* и *Macrothrix hirsuticornis*. Помимо этого, осенью в состав доминирующего комплекса зоопланктона многих водоёмов входят клadoцеры *Acantholeberis curvirostris*, *Ceriodaphnia megops*, *Picripleuroxus laevis*. В летние месяцы комплекс доминирующих видов расширяется. Его основу формируют *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia megops*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis microcephala*. В сравнительно крупных и глубоких водоёмах в этот период развиваются и пелагические виды (*Chydorus sphaericus*, *Daphnia cristata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*).

Для развития верховых болот климатический фактор является главенствующим, однако, на ход сезонных сукцессий значимым необходимо признать и температурный режим самого торфяного болота. В частности, высокая теплоёмкость торфа способствует замедлению процессов нагревания поверхностных вод и деятельного горизонта торфяной залежи весной и остывания – осенью. Размеры самих болотных водоёмов также

имеют значение. Наиболее благоприятные условия создаются в крупных озерах. Так, именно в них в осенний период наблюдается наибольшее количество видов (19), среди которых отмечаются и теплолюбивые зоопланктеры (*Acroperus elongatus*, *Alona quadrangularis*, *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*).

Несмотря на различия в видовом составе, планктонные сообщества озерков характеризуются значительным сходством в сезонной динамике численности и биомассы (Таблица 4.7), причём ход сезонной динамики определяется особенностями развития кладоцер, тогда как небольшое повышение доли копепод отмечается лишь в осенний период, а роль коловраток в общей биомассе в целом крайне мала.

Таблица 4.7 – Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (г/м<sup>3</sup>) разных групп зоопланктона вторичных озерков бол. Алексеевское-1 по сезонам года (по: Lobunicheva, Philippon, 2011)

Группа организмов	Группы озерков								
	Малые			Средние			Крупные		
	V	VII	IX	V	VII	IX	V	VII	IX
Rotifera	$\frac{2,5}{0,001}$	$\frac{2,5}{0,002}$	$\frac{2,5}{0,001}$	$\frac{10,0}{0,02}$	$\frac{18,3}{0,01}$	$\frac{0,2}{0,001}$	$\frac{0,1}{0,0001}$	$\frac{57,5}{0,01}$	$\frac{22,5}{0,01}$
Cladocera	$\frac{173,2}{0,4}$	$\frac{391,5}{2,1}$	$\frac{37,7}{0,3}$	$\frac{125,2}{0,4}$	$\frac{77,6}{0,7}$	$\frac{80,7}{1,5}$	$\frac{25,0}{0,2}$	$\frac{148,2}{2,8}$	$\frac{178,3}{3,3}$
Copepoda	$\frac{0,2}{0,001}$	$\frac{48,8}{0,07}$	$\frac{48,8}{0,4}$	$\frac{2,5}{0,003}$	$\frac{6,3}{0,01}$	$\frac{45,1}{0,5}$	$\frac{0,1}{0,01}$	$\frac{5,1}{0,2}$	$\frac{34,2}{0,3}$
<i>Всего</i>	$\frac{175,9}{0,4}$	$\frac{442,8}{2,2}$	$\frac{89,0}{0,7}$	$\frac{137,7}{0,4}$	$\frac{102,2}{0,7}$	$\frac{126,0}{2,0}$	$\frac{25,2}{0,2}$	$\frac{210,8}{3,0}$	$\frac{235,0}{3,6}$

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – биомасса.

Обилие зоопланктеров несколько отличается в разных группах озерков (Таблица 4.7). Наибольшая численность летом характерна для зоопланктона малых озерков, где в этот период массово развивается эврибионтный широко распространённый в малых водоёмах региона *Chydorus sphaericus* (максимальная численность ~420 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Для всех водоёмов характерен двухвершинный характер сезонной динамики плотности зоопланктона с пиками в середине лета и осенью.

Наибольшие показатели биомассы зоопланктона зафиксированы в наиболее крупных озерах (Таблица 4.7), что связано с интенсивным развитием в них сравнительно крупных кладоцер (*Macrothrix hirsuticornis*, *Holopedium gibberum*, *Acantholeberis curvirostris*, *Simocephalus serrulatus*). Для зоопланктона этих болотных водоёмов также характерно постепенное увеличение биомассы с максимумом в начале осени. Планктонные сообщества малых и средних озерков характеризуются меньшими величинами биомассы. В средних озерах также увеличение биомассы зоопланктона отмечается в осен-

ний период. Максимальные значения биомассы зоопланктона в малых озерах наблюдается летом, что вероятно связано с увеличением видового богатства в этот период (в основном за счёт развития крупных зарослевых ветвистоусых ракообразных).

Количественные показатели зоопланктона первичных и вторичных водоёмов также значительно отличаются. Зоопланктон болотных озерков характеризуется более высокими значениями плотности и биомассы. Так, средневегетационная численность коловраток и ракообразных вторичных озерков бол. Полистово-Ловатское составляет 222,7 тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе 2,7 г/м<sup>3</sup> (Черевичко, 2009в). Сходные количественные показатели получены и для озерков бол. Алексеевское-1 (Таблица 4.7). В первичных болотных озёрах Вологодской обл. численность планктона участков открытой воды колебалась от 12,0 до 44,0 тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе 0,3–0,7 г/м<sup>3</sup> (Лобуничева, 2009), что в несколько раз ниже, нежели в болотных озерах. Лишь в зарослевой зоне первичных озёр уровень развития зоопланктона близок к таковому в озерах. Сходные особенности планктонных сообществ болотных озёр отмечены и другими исследователями (Филимонова, Юрковская, 1964; Филимонова, Белоусова, 1973; Черевичко, 2009в).

Таким образом, фауна зоопланктонных сообществ болотных озерков достаточно разнообразна (не менее 38 видов беспозвоночных), но беднее фауны болотных озёр. Основу фауны составляют ацидофильные и сфагнофильные виды. Также установлено, что 1) озерки характеризуются высокими значениями численности и биомассы зоопланктонных организмов; 2) с увеличением площади и глубины озерков повышается видовое богатство и биомасса зоопланктонных сообществ; 3) сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона сходна во всех группах озерков и зависит от смены доминирующего комплекса беспозвоночных. Специфичность видового состава зоопланктона вторичных болотных водоёмов обусловлена их малой площадью, низкой активной реакцией воды, отсутствием непосредственной связи с другими водными объектами, а также преобладанием в составе зарослей сфагновых мхов. Высокие численность и биомасса зоопланктона озерков связаны преимущественно с массовым развитием ацидофильных, сфагнофильных видов в условиях интенсивного прогрева воды и ограниченного жизненного пространства. Состав, структура и динамика зоопланктоценозов болотных озерков в большей степени сходна с таковыми сфагновых мочажин верховых болот (Зайцева *и др.*, 2016) и в меньшей степени – с планктонными ценозами болотных водоёмов низинных болот (Лобуничева, Филиппов, 2009, 2012).

Водные макробеспозвоночные. В болотных озерах бол. Алексеевское-1 зафиксировано 29 видов водных макробеспозвоночных (список см. в работе – Ивичева, Филиппов, 2017), из которых чуть более 86% (26 видов) – насекомые. Для данного типа водоёмов характерно наибольшее число видов стрекоз (8), а также только здесь отмечены хирономиды подсемейства Prodiamesinae – *Monodiamesa bathyphila*. Более 80% численности составили Diptera (преобладали хирономиды, среди которых наибольшую численность имели представители подсемейства Tanypodinae и *Psectrocladius* sp.). Озёрки характеризуются наибольшими (по сравнению с другими изученными типами) значениями биомасса беспозвоночных. Почти 80% биомассы приходится на Odonata, при этом не обнаружены пиявки, а олигохеты встречались лишь единично. В зоофитосе *Sphagnum cuspidatum* отмечено 8 видов беспозвоночных, по численности доминировали *Paratanytarsus* sp. и *Psectrocladius* sp., по биомассе – *Cordula aenea*. Структура сообществ зообентоса здесь наиболее специфична, а представители гомотопного бентоса встречаются лишь единично. Трофическая структура упрощена: отмечено всего пять гильдий [преобладают хищники-хвататели (17 видов), также обитают всеядные собиратели-хвататели (1), сестоно-фитодетритофаги+собиратели (6), фитодетритофаги-собиратели (4) и глотатели (1)]. Фауна озёрков имеет низкое сходство с фаунами других болотных водных объектов. Так, по индексу Съёренсена-Чекановского сходство между озёрками бол. Алексеевское-1 и болотным оз. Шиченгское (0,07), озёрками и болотным ручьём на бол. Шиченгское (0,17) (Ивичева, Филиппов, 2017).

В целом, болотные озёрки являются ультраолиготрофными и относительно молодыми по происхождению (вторичными по отношению к болоту) и некрупными водными объектами, с весьма постоянным в течение сезона уровнем воды и её физико-химическим составом. Состав, структура и динамика гидробиоценозов озёрков в основном лимитируется небольшими размерами, кислыми/слабокислыми и маломинерализованными водами, торфянистыми грунтами верхового типа, а также примыкающими к данным водоёмам олиготрофным болотным участкам.

#### **4.1.3. Болотные ручьи**

Болотные ручьи – малые водотоки на болотах, движение воды в которых происходит в относительно выработанных руслах – формируются либо из проточных топей, либо имеют крайковое положение. В настоящем разделе основное внимание уделено гид-

робиоценозам болотного ручья (Рисунок 4.4, А–Г), протекающего в ложбине стока на окрайке бол. Шиченгское и прилегающих к нему облесённых сосной и мелколиственными породами минеральным суходолам, и впадающего в р. Сямжена.

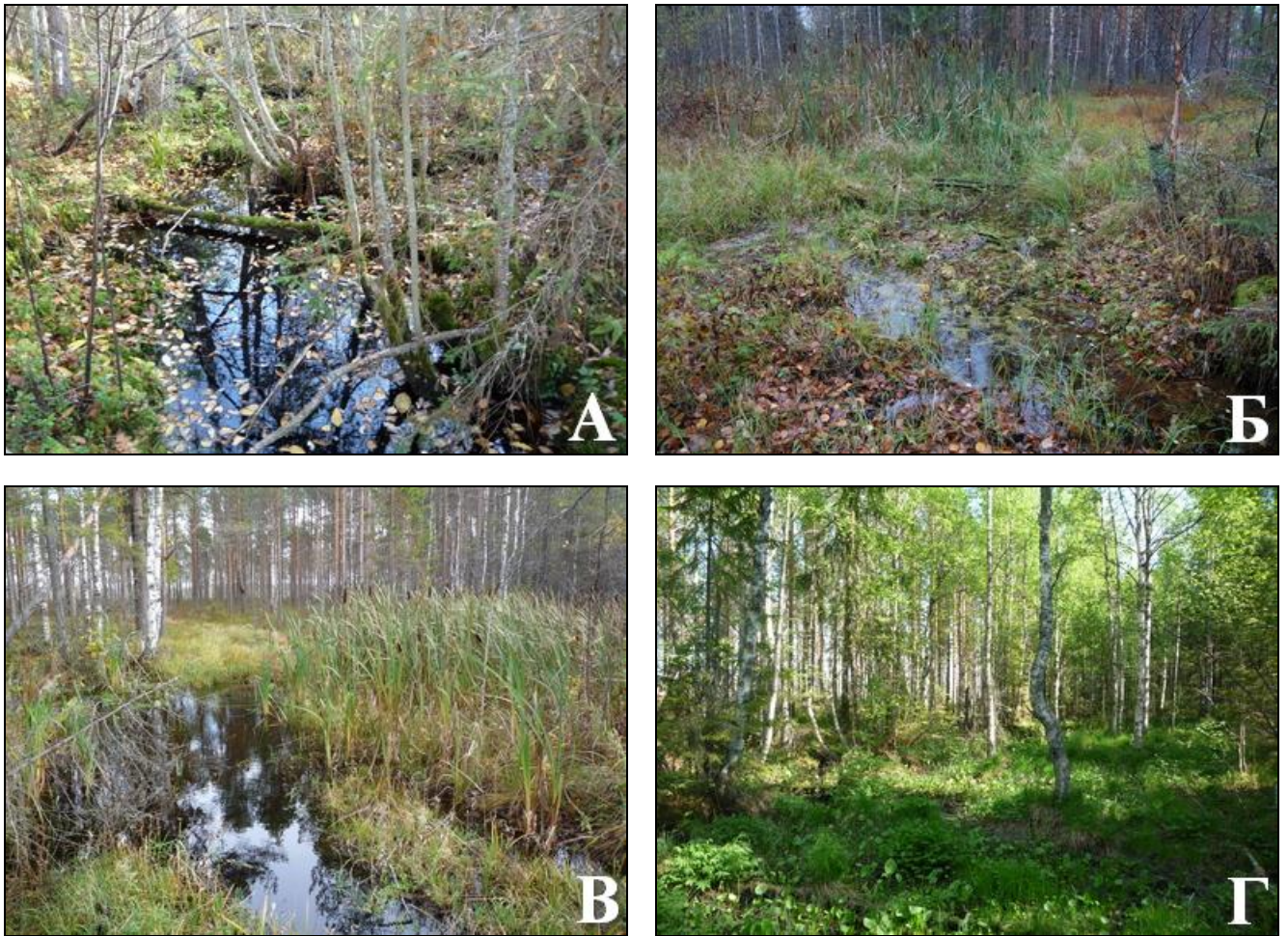


Рисунок 4.4. **Болотный ручей**

*Примечание.* А, Б, В – болотный ручей на окрайке болота Шиченгское (2015, 2014, 2009), Г – долина болотного ручья (там же, 2014) © Д.А. Филиппов).

*История формирования.* Особенности развития приручьевого болотного участка связаны с его краевым положением и влиянием на него выходов грунтовых вод из-под прилегающих к бол. Шиченгское моренных и камовых холмов.

На начальных этапах данный участок болота (Рисунок 4.5) формировался путём суходольного заболачивания под действием напорного грунтового питания. Радиоуглеродный возраст начала образования торфяного болота в данной части составляет  $9482 \pm 250$  лет (ИМКЭС-14С2143). На первой стадии в растительном покрове преобладали древесно-травяно-гипновые ценозы. Древесный ярус был представлен сосной, берёзой и отчасти елью. Из кустарников встречались *Betula humilis* и *Salix cinerea*. Травяной ярус слагали виды болотного разнотравья (в особенности *Menyanthes trifoliata*,

*Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*) и осоковые (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Eriophorum angustifolium*). Среди мхов наиболее обильным была *Warnstorfia fluitans*, встречались *Tomentypnum nitens*, *Calliergon* sp., *Meesia triquetra*. В таком виде данный участок просуществовал относительно длительный промежуток времени. В дальнейшем произошло уменьшение степени обводнённости и, вероятно, определённое снижение уровня болотно-грунтовых вод.

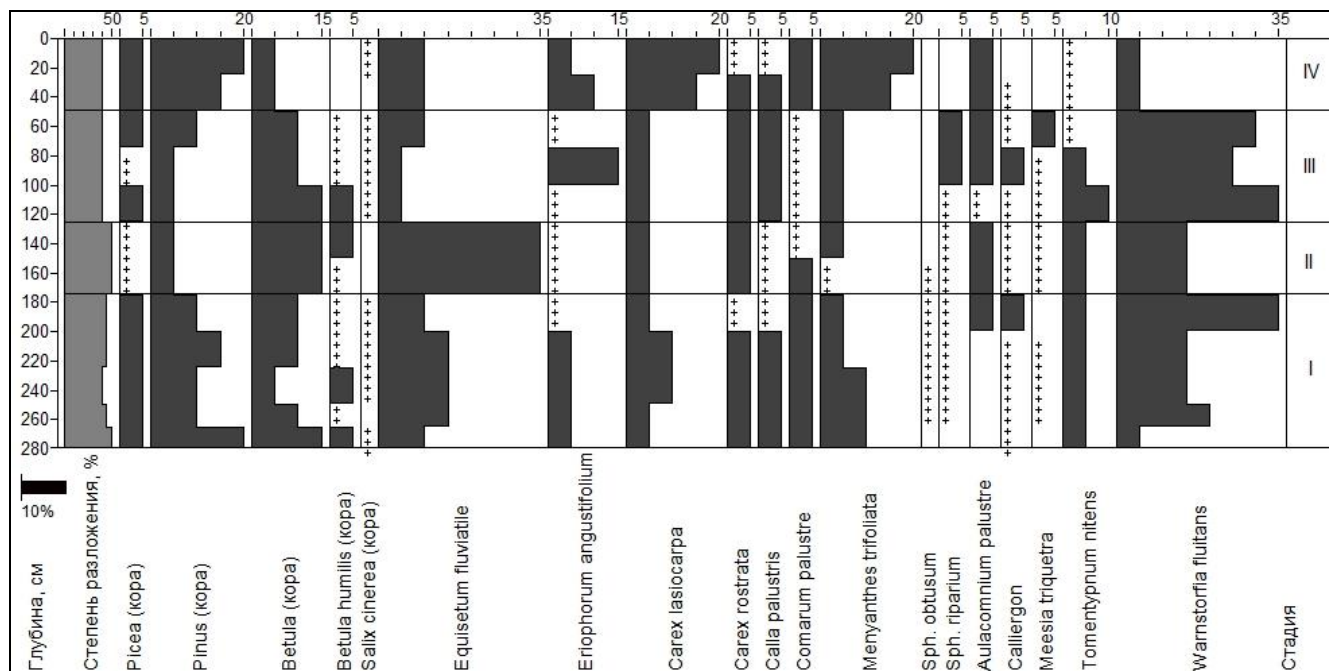


Рисунок 4.5. Динамика торфонакопления в долине ручья

(аналитик В.П. Денисенков)

На второй стадии из ценозов практически выпала ель, уменьшилась роль сосны и увеличилась – берёзы. В травяно-моховом ярусе увеличилось покрытие *Equisetum fluviatile*, *Aulacomnium palustre* (на приствольных повышениях), уменьшилось обилие *Warnstorfia fluitans*, почти полностью выпали из состава *Eriophorum angustifolium* и *Calla palustris*. Радиоуглеродный возраст начала третьей стадии составляет  $7830 \pm 120$  лет (ИМКЭС-14С2156). На третьей стадии несколько уменьшается ценотическая значимость древесных пород и облесённые хвощёво-гипновые сообщества сменяются облесёнными болотнотравяно-гипновыми. На этой стадии заметно участие в растительном покрове *Sphagnum riparium*. Роль грунтового питания ослабевает (практически выпадают *Tomentypnum nitens*, *Meesia triquetra*, *Betula humilis*). На четвёртой выделенной нами стадии уменьшается роль гипновых и сфагновых мхов, наиболее ценотически значимыми становятся *Pinus sylvestris* L., *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, и в несколько меньшей степени *Betula pubescens*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum angustifolium*. На со-



временном этапе вдоль болотного ручья сохранились как слабооблесённые елью и сосновой богатотравяно-моховые сообщества напорного грунтового питания, так и сформировались долинные болотнотравяные ценозы, находящиеся под влиянием ручьевых вод. Важно подчеркнуть, что верхние 1,25 м торфа отложились за достаточно длительный промежуток времени ( $7830 \pm 120$  лет), что по всей видимости отражает хорошую аэрацию в грунтах и медленное торфонакопление.

Структура растительного покрова. В настоящее время изучаемый нами болотный ручей протекает по евтрофной и мезоевтрофной облесённой окрайке бол. Шиченгское. Он имеет слегка извилистое русло, слабо выраженное течение (как правило, скорость не превышает 0,01–0,05 м/с, в середине лета течения, как правило, нет), небольшую глубину (0,1–0,8 м, в среднем 0,4–0,6) и ширину русла (от 0,5 до 1,2 м), торфянистое дно. Долина ручья выражена слабо, как правило, облесена и/или закустарена.

Флора болотных ручьёв бол. Шиченгское весьма богата и разнообразна и включает не менее 64 видов высших растений (47 – сосудистые, 13 – мхи, 4 – печёночники). Значительная часть видов приурочена к экотонным местообитаниям, тогда как в собственно русле ручья разнообразие видов и ценозов относительно невысоко (что во многом связано с отсутствием дифференциации русла на структурные элементы и со спецификой торфяных грунтов).

На анализируемом участке болотного ручья зарастание происходит рясками (*Lemna minor*, *Staurogeton trisulcus*, реже *Lemna gibba*) и гигрофитами (*Calla palustris*, *Cotnamium palustre*, *Cardamine pratensis*, *Sparganium natans* и некоторые др.). Из мохообразных в русле ручья отмечены *Fontinalis antipyretica* и *Marchantia polymorpha* ssp. *polymorpha*. Высшие растения формируют ценозы асс. *Lemna minor*, асс. *Lemna minor*–*Staurogeton trisulcus*, асс. *Calla palustris*–*Lemna minor*, асс. *Sparganium natans*–*Lemna minor*, асс. *Fontinalis antipyretica*, а также описаны сообщества асс. *Typha latifolia*, асс. *Sparganium glomeratum*, асс. *Sparganium natans*, асс. *Potamogeton berchtoldii*. Все сообщества маловидовые и содержат один (реже два) доминирующий вид. Они занимают небольшие площади (что связано, прежде всего, с размерами водотока). Проективное покрытие колеблется от 60 до 90%.

Болотные воды и грунты. В ручье (по сравнению с другими типами водных объектов бол. Шиченгское) воды характеризуются более низкими температурами, повышенной цветностью (самые высокие средние значения в пределах болота –  $285^\circ$ ), они слабо-

кислые (рН в среднем за три года – 6,35), как правило, маломинерализованы (в среднем – 175 мг/л), содержат наибольшие величины карбонатов (в среднем – до 84 мг/л). По содержанию ряда ионов, в том числе марганца, общего железа, нитрат-иона и фосфатов, болотные воды ручья близки к таковым в проточной топи. Как и для всех остальных болотных водных объектов в воде практически нет хлоридов и сульфатов (<10 мг/л) (Филиппов, 2014а). Конкретные значения основных гидрохимических характеристик ручья представлены в Таблице 4.8.

Таблица 4.8 – Гидрохимическая характеристика ручья (по: Philippov, Yurchenko, 2020)

Параметры	Год отбора	май	июнь	июль	август	сентябрь
Температура, °С	2012	9	17	16	12	9
	2013	11	–	17	–	12
	2014	15	–	17	–	10
Цветность, градусы	2012	258	350	432	210	369
	2013	236	–	249	–	137
	2014	314	–	309	–	276
Минерализация, мг/л	2012	49,4	103,0	162,1	237,2	144,4
	2013	106,9	–	244,2	–	302,7
	2014	126,4	–	250,3	–	204,4
рН	2012	6,4	6,1	6,9	6,5	5,9
	2013	6,2	–	6,3	–	6,7
	2014	5,6	–	6,5	–	6,8
Перманганатная окисляемость, мгО/л	2012	43,2	5,6	82,4	50,4	71,2
	2013	32,0	–	49,6	–	50,4
	2014	60,0	–	77,6	–	38,0
Карбонаты, мг/л	2012	21,0	45,0	30,0	162,0	9,0
	2013	21,0	–	138,0	–	237,0
	2014	30,0	–	144,0	–	84,0
<i>Содержание ионов, мг/л</i>						
Марганец	2012	0,015	0,018	0,11	0,49	0,056
	2013	0,014	–	0,75	–	0,68
	2014	0,076	–	0,194	–	0,061
Железо общее	2012	0,56	0,92	1,60	2,40	0,90
	2013	0,41	–	3,99	–	6,20
	2014	0,52	–	5,72	–	1,37
Нитрат-ион	2012	0,3	0,6	0,4	0,5	0,3
	2013	0,4	–	0,3	–	0,3
	2014	0,2	–	0,3	–	0,5
Фосфаты	2012	0,28	0,16	0,24	3,25	0,25
	2013	<0,05	–	0,12	–	0,58
	2014	0,11	–	0,45	–	0,12
Хлориды	2012	<10	–	<10	–	<10
Сульфаты	2014	<10	–	10,5	–	<10

*Примечание.* Прочерк (–) означает, что анализ в данный период не проводился.

На бол. Шиченгское торфяные залежи приручьевых болотных участков сложены торфами древесного, древесно-гипнового и древесно-травяного низинного типов. В верхних горизонтах торф хорошо минерализован, слабокислый (рН=6,6), богат погло-

щёнными основаниями (степень насыщенности – 98). Мала массовые доли подвижного нитратного азота (0,4 мг/100 г абсолютно сухой почвы), подвижного калия (53 мг/100 г) и подвижного фосфора (15 мг/100 г). Высокая доля подвижных форм Mn (202,65 мг/кг), по-видимому, объясняется влиянием подстилающих пород (Романис, Филиппов, 2015).

Планктонные биоценозы: фитопланктон ручья на окрайке бол. Шиченгское сложен 38 видами и внутривидовыми таксонами, многие из которых встречались единично, а явных доминантов не выявлено (Стерлягова и др., 2016, с доп.). В ручье зафиксирована самая низкая (для разных типов водных объектов) биомасса водорослей (<1,0 г/л). Также весьма низкие значения в пределах болота зафиксированы и для пигментов: содержание хлорофилла “a” в ручье в течение сезона на протяжении 2012–2014 гг. колебалось от 0,1 до 5,4 мкг/л. По данному показателю ручей соответствует мезотрофному статусу (см. раздел 3.6.1).

Планктонные биоценозы: бактериопланктон. Несмотря на то, что в целом в болотных водных объектах бактериальные параметры характеризуются значительной вариабельностью (Стройнов, Филиппов, 2017a), именно в ручье они в течение всего вегетационного сезона имеют наиболее низкие значения (в сравнении с болотным озером, проточной топью, моховой мочажинной). Так в 2013 и 2014 гг. на бол. Шиченгское средняя за сезон численность бактерий в ручье составляла  $4,3 \times 10^6$  кл./мл, а биомасса –  $192 \text{ мгС/м}^3$ . Наименьшие значения общей численности и биомассы были весной ( $2,2\text{--}3,6 \times 10^6$  кл./мл и  $52\text{--}90 \text{ мгС/м}^3$ ) и осенью ( $3,8\text{--}4,4 \times 10^6$  и  $122\text{--}134$ ), тогда как в середине лета закономерно достигали наибольших величин ( $2,3\text{--}9,8 \times 10^6$  и  $273\text{--}480$ ). В основном бактериопланктон был представлен одиночными клетками (83–97% численности и 61–93% биомассы). Палочковидные бактерии, как правило, не достигали большой численности (4–14%), но вносили значимый вклад в биомассу (7–29%), особенно в июле 2013 и 2014 гг. (29 и 21%). Ассоциированные с детритом бактерии, микроколонии и нити были минорными компонентами и не вносили существенного вклада в численность и биомассу микробного сообщества (Стройнов, Филиппов, 2017a, с доп. и уточн.) (см. также раздел 3.6.2 наст. работы). Отдельно стоит отметить, что в ручье в больших количествах развивались железобактерии *Leptothrix ochracea* (Roth) Kütz.

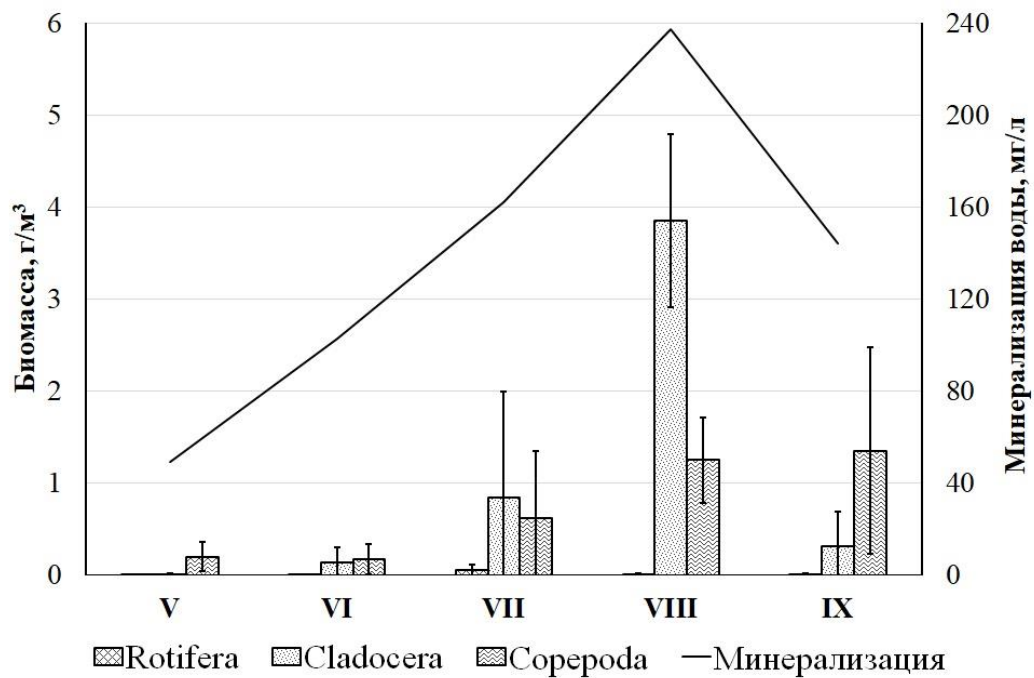
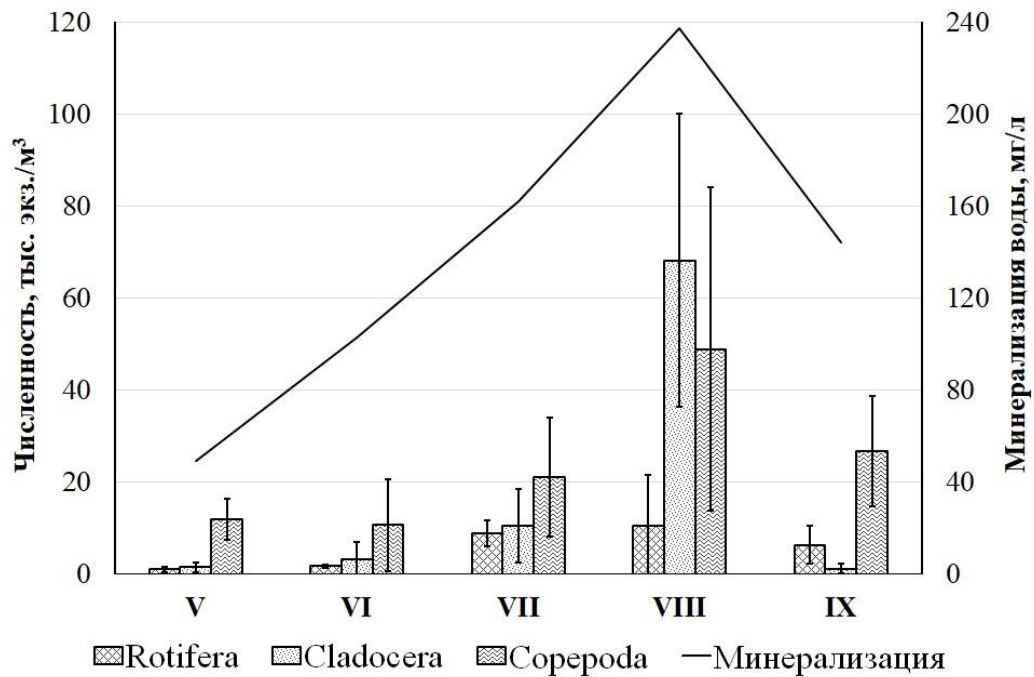
Планктонные биоценозы: зоопланктон. В зоопланктоне ручья бол. Шиченгское [эта часть раздела написана на основании нашей статьи: Зайцева и др., 2017a; там же приводится полный список видов] зафиксировано 52 вида гидробионтов (Rotifera – 22,

Cladocera – 18, Copepoda – 12). Богатство зоопланктона ручья соизмеримо с другими типами болотных водоёмов и водотоков (по результатам гидробиологической съёмки 2012 г. в ручье зафиксировано 39 видов, оз. Шиченгское – 45, топи – 42, мочажине – 33). Однако, среднее число видов в единичной пробе зоопланктона составило  $10 \pm 1$  и было достоверно ниже, чем в других изученных водных объектах этого болота, а также наиболее сильно варьировало ( $CV=28\%$ ).

В течение вегетационного сезона число обнаруженных видов колебалось от 11 до 21 (в среднем 17). Наибольшее их количество было отмечено в конце лета и осенью. Межгодовые различия не столь значительны (2012 г. – 39 видов, 2013 и 2014 гг. – 26 и 28, соответственно) и во многом находятся в зависимости от частоты отбора проб ( $n=15$  в 2012 г.,  $n=9$  в 2013 и 2014 гг.). Это подтверждается и количеством видов зоопланктеров в единичной пробе, которое менялось от  $8 \pm 1$  (2013 г.) до  $11 \pm 1$  (2012 и 2014 гг.) и достоверно отличалось в 2012 г. Средние значения индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности, составляли  $2,9 \pm 0,08$ , по биомассе –  $2,1 \pm 0,11$ . При этом достоверных различий величин данного показателя в течение трёх лет наблюдений не выявлено.

Среди зоопланктёров ручья отмечены свойственные для водных объектов данных широт зарослевые (например, *Dissotrocha aculeata*, *Mytilina mucronata*, *Alona guttata*) и ацидофильные (*Keratella serrulata*, *Lecane scutata*, *Chydorus ovalis*) виды. Кроме того, были встречены и нетипичные для болотных местообитаний организмы-эврибионты (*Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Daphnia longispina*), а также представители мейобентоса (*Eucyclops* spp., *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*).

Высокой встречаемостью среди зоопланктеров характеризовались в основном эврибионтные виды ракообразных (*Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eucyclops macruioides*, *Paracyclops affinis*). Данные таксоны широко распространены в регионе и часто доминируют в планктоне различных водных объектов неболотного генезиса. Часть видов (*Brachionus quadridentatus*, *Colurella* sp., *Keratella cochlearis*, *Lecane elsa*, *Lepadella acuminata*, *Polyarthra longiremis*, *Trichotria pocillum*, *Acroperus harpae*, *Alona guttata*, *A. quadrangularis*, *Alonella exigua*, *A. nana*, *Cyclops strenuus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Microcyclops varicans*) были отмечены лишь в один из летних месяцев и характеризовались встречаемостью 2–5%.



**Рисунок 4.6. Сезонная динамика средних численности (А) и биомассы (Б) зоопланктона ручья в мае–сентябре 2012 г.**

*Примечание.* Планки погрешностей обозначают величину стандартного отклонения.

Наибольшие численность и биомасса планктонных организмов в болотном ручье зафиксированы в июле–августе (Рисунок 4.6). Осенью наблюдалось закономерное снижение их численности и биомассы, при этом величины этих характеристик были достоверно выше, чем в мае–июне, что подтверждается значениями критерия Стьюдента. Подобные закономерности отмечались нами ранее и для других типов водных объектов верховых болот (Лобуничева, Филиппов, 2009; Зайцева *и др.*, 2016; Lobunicheva,

Philippov, 2011). Это можно объяснить сравнительно поздним переходом планктонных организмов в стадию покоя, что, скорее всего, обусловлено как гидрофизическими особенностями верховых болот (сравнительно высокой теплоёмкостью торфов, значительным запасом воды, гигроскопичностью субстратов) (Романов, 1961), так и микроклиматическими колебаниями.

Доминирующей группой среди зоопланктёров в течение всего вегетационного сезона являлись копеподы (*Eucyclops macruroides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Paracyclops affinis*). Численность и биомасса ветвистоусых ракообразных увеличивались постепенно, достигая максимума в августе ( $68 \pm 18,4$  тыс.экз./м<sup>3</sup>;  $3,85 \pm 0,546$  г/м<sup>3</sup>). Доминировал в этот период сравнительно крупный *Simocephalus vetulus*. В осенний период клadoцеры (являющиеся преимущественно более теплолюбивыми организмами) резко снижали свою плотность (до весеннего уровня). Доля коловраток в общих численности и биомассе во все периоды наблюдений не превышала 10% и 1%, соответственно. Максимальные показатели развития коловратки достигали в июле–августе, когда многочисленны *Mytilina mucronata*, *Platyias quadricornis*, *Cephalodella* sp., благодаря чему их плотность достигала  $11 \pm 6,4$  тыс.экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $0,05 \pm 0,006$  г/м<sup>3</sup>.

В течение трёх лет наблюдений закономерности динамики развития основных групп планктона сохранялись. Минимальные значения численности и биомассы отмечены в 2012 г. ( $17 \pm 11,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup>;  $1,76 \pm 0,500$  г/м<sup>3</sup>), в 2013 г. они возросли до  $76 \pm 16,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup> и  $2,94 \pm 0,796$  г/м<sup>3</sup>, соответственно. Максимальные численность и биомасса зоопланктеров зафиксированы в 2014 г. ( $88 \pm 29,2$  тыс.экз./м<sup>3</sup>,  $3,18 \pm 1,476$  г/м<sup>3</sup>).

Для зоопланктона болотного ручья в течение всего периода исследований были характерны сходные колебания численности и биомассы на протяжении всего вегетационного сезона. Средние значения коэффициента вариации численности зоопланктона составили 57% (52–58%), биомассы – 76 (71–79%). При этом достоверных различий данного показателя в разные периоды наблюдений выявлено не было. В целом, это связано с естественными микроклиматическими и гидрологическими флуктуациями, интенсивность которых зависит во многом от случайных факторов и погодных условий года. В течение сезона уровень воды в ручье подвержен сильным колебаниям: меняется от 0,20 до 0,55 м в наименее глубоких участках ручья до 1,10–1,45 м в наиболее глубоких; как правило, наименьшие значения он имеет в середине и второй половине лета – 0,20–0,25 и 1,10–1,15, соответственно. Уровень воды зависит от обилия атмосферных осадков (см.

раздел 3.8.1 наст. работы) и таяния снега (весной и осенью имеется ярко выраженное течение, летом же ручей фактически превращается в стоячий водоём). Изменения уровня воды и степени проточности сказываются и на гидрохимическом режиме (летом воды становятся более минерализованными, имеют близкий к нейтральному уровень pH, повышается доля карбонатов, наибольших величин достигает перманганатная окисляемость) (Филиппов, 2014a) (см. Таблицу 4.8).

Наши сведения о зоопланктоне болотного ручья бол. Шиченгское сравнимы с опубликованными материалами о состоянии гидрофауны некоторых болотных водотоков Респ. Карелия (Филимонова, Юрковская, 1964, 1971; Филимонова, Белоусова, 1973; Филимонова, Козлова, 1974). В статье З.И. Филимоновой и Р.П. Козловой (1974) приводятся данные о зоопланктоне двух ручьёв евтрофно-мезотрофных болот (бол. Приручейное и Раутасуо). Видовое богатство планктонных беспозвоночных данных ручьёв в аналогичные месяцы наблюдений в целом сходно (16 видов в Карелии, 17 – в бол. Шиченгское). При этом таксономическая структура зоопланктона сравниваемых болотных водных объектах значительно различается. В составе кладоцер болотного ручья бол. Шиченгское не были обнаружены *Scapholeberis mucronata* и представители сем. Vosminiidae, составляющие при этом основу планктона в карельских болотных водотоках. Основной доминирующей группой планктона ручья бол. Шиченгское являлись копеподы. Доля коловраток в сравниваемых ручьях схожа и составляла не >30% общей численности зоопланктона.

Таблица 4.9 – **Некоторые среднегодовые структурные показатели зоопланктона ряда водотоков Вологодской обл.** (по: Зайцева и др., 2017a)

Показатели	Малые водотоки			
	Болотный ручей	р. Вожега	р. Куность	Притоки Верхней Сухоны
Число видов	52	41	35	37
Индекс Шеннона (H <sub>N</sub> )	2,9±0,08	1,8±0,04	1,6±0,07	1,6±0,12
Индекс Шеннона (H <sub>B</sub> )	2,1±0,11	1,6±0,05	1,0±0,10	1,5±0,14
Средневегетационная численность, тыс.экз./м <sup>3</sup>	66±11,0	11±3,2	25±11,3	1±0,3
Средневегетационная биомасса, г/м <sup>3</sup>	2,48±0,410	0,55±0,183	0,55±0,246	0,01±0,003
Доминирующая группа	Copepoda	Copepoda, Cladocera	Copepoda	Copepoda, Cladocera
Период максимальных численности и биомассы	июль–август	июнь	июнь	август
Средняя индивидуальная масса, мг	0,031±0,005	0,047±0,002	0,024±0,003	0,009±0,003

*Примечание.* После знака «±» указаны значения стандартного отклонения.

Сравнение структуры зоопланктона изученного болотного ручья и нескольких малых рек Вологодской обл. показало сходные значения видового богатства планктона при

значительных различиях таксономической структуры (Таблица 4.9). Наибольшее богатство характерно для коловраток и ветвистоусых ракообразных, что свойственно для большинства малых равнинных водотоков (Крылов, 2005). При этом в составе кладоцер ручья не обнаружено представителей сем. Sididae и Bosminiidae, характерных для подавляющего большинства водных объектов Вологодской обл., а большинство видов из сем. Daphniidae встречались в болотном ручье единично.

В условиях смешанного питания, малого объёма воды, отмирающих и разлагающихся макрофитов формируются специфические трофические условия, благоприятные для детритофагов и хищников. Широко распространённые в регионе фитофильные виды ветвистоусых ракообразных в ручье не встречались в связи малым количеством фитопланктона, а также с отсутствием сформированных зарослей высших водных растений. При этом не встречаются в болотном ручье и типичные пелагические виды.

Характерной особенностью планктона болотного ручья является высокая численность (Таблица 4.9), сравнимая с таковой для зарастающих макрофитами участков рек с очень малыми скоростями течения (Крылов, 2005). Несмотря на преобладание в составе сообщества организмов небольших модальных размеров, благодаря высокой плотности общая биомасса зоопланктона ручья превышает таковую в водотоках неболотного генезиса. Доминантами на протяжении большей части вегетационного сезона, как и в других водотоках, были веслоногие ракообразные. Малые глубина и скорость течения способствуют интенсивному прогреву воды в ручье, а высокая теплоёмкость торфа – медленному её остыванию. В этих условиях массово развиваются потенциальные кормовые объекты веслоногих ракообразных – коловратки, бактерии, мелкие кладоцеры.

Специфика термического режима и гидродинамических условий ручья определяет и особенности динамики зоопланктона. Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктеров болотного ручья сходны с таковыми в реках, уровень воды в которых значительно сокращается в меженный период, например в притоках верхнего участка р. Сухона (=Верхняя Сухона) (Таблица 4.9). Планктонные животные и в болотном ручье, и в данных малых реках наибольших численности и биомассы достигают в конце лета. Сходные величины численности зоопланктона (48,1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечались в межень (июль 1970 г.) в ручье карельского бол. Раутасуо (Филимонова, Козлова, 1974). В этот период в подобных водотоках практически отсутствует течение воды, её уровень близок к минимальному, вода интенсивно прогревается, что в комплексе создаёт благо-



приятные условия для развития многих зоопланктеров.

В целом, зоопланктон болотного ручья характеризуется относительно высокими видовым богатством, численностью и биомассой. В составе планктонных сообществ были обнаружены как виды, адаптированные к обитанию преимущественно в условиях болотных массивов, так и эврибионтные таксоны, широко распространённые в регионе. В сообществе структурообразующим является широкий спектр видов (преимущественно копепод). Зоопланктон ручья характеризуется одним максимумом численности и биомассы в конце лета, что свойственно и другим изученным болотным водным объектам региона. В разные годы количественные показатели развития планктона водотока варьировали, что обусловлено метеоусловиями конкретного года (объёмы осадков и испарение определяют объёмы воды и степень проточности ручья). Выявленные особенности зоопланктона болотного ручья непосредственно связаны с болотным генезисом водотока и его краевым положением относительно болотного массива, которые определяют динамику его гидрологических и гидрохимических характеристик в течение сезона.

Водные макробеспозвоночные. В болотном ручье бол. Шиченгское зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (7–19 видов за сезон (в среднем – 14)) (Ивичева, Филиппов, 2017). Преобладают личинки насекомых, также отмечено наибольшее число видов олигохет (6) и пиявок (5). Структура бентосных сообществ характеризуется преобладанием амфибиотических насекомых. Сообщества зообентоса имеют относительно низкую численность, основу которой составляют подёнки *Cloeon dipterum* и хирономиды. Более половины биомассы приходится на кольчатых червей, среди которых доминируют пиявки *Erpobdella octoculata* (см. раздел 3.7 наст. диссертации). Важную нишу для макробеспозвоночных в ручье формируют макрофиты. Например, в зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечено 17 видов (Ивичева, Филиппов, 2013), причём по численности и биомассе преобладает *Tubifex newaensis*, но высокая численность отмечена и для мокрецов.

Таким образом, болотные ручьи – тип болотных водотоков, развитие которых связано с ложбинами стока на краевых участках болотного массива (в изученном нами случае – первичен по происхождению). Большое значение на направление и характер развития ручья оказывают выходы грунтовых вод из-под прилегающих к болоту моренных и камовых холмов с одной стороны и стоки болотных вод со склонов и участков собственно верхового болота с другой. Благодаря этому долины болотных ручьёв имеют,

как правило, евтрофный характер. На состав, структуру и динамику гидробиоценозов ручья в значительной степени оказывают влияние проточность, наличие диапазона глубин, характер гидрохимического режима и состава вод (слабокислые, маломинерализованные, ультраполигуменные), а также облесённость самой долины. В отличие от других первичных водных объектов (например, озёр) ручьи значительно уступают по своим размерам и подвержены сезонным колебаниям уровня вод (уменьшается проточность летом и увеличивается вероятность полного промерзания зимой), что в значительной степени лимитирует их биоразнообразие и определяет динамику водных ценозов.

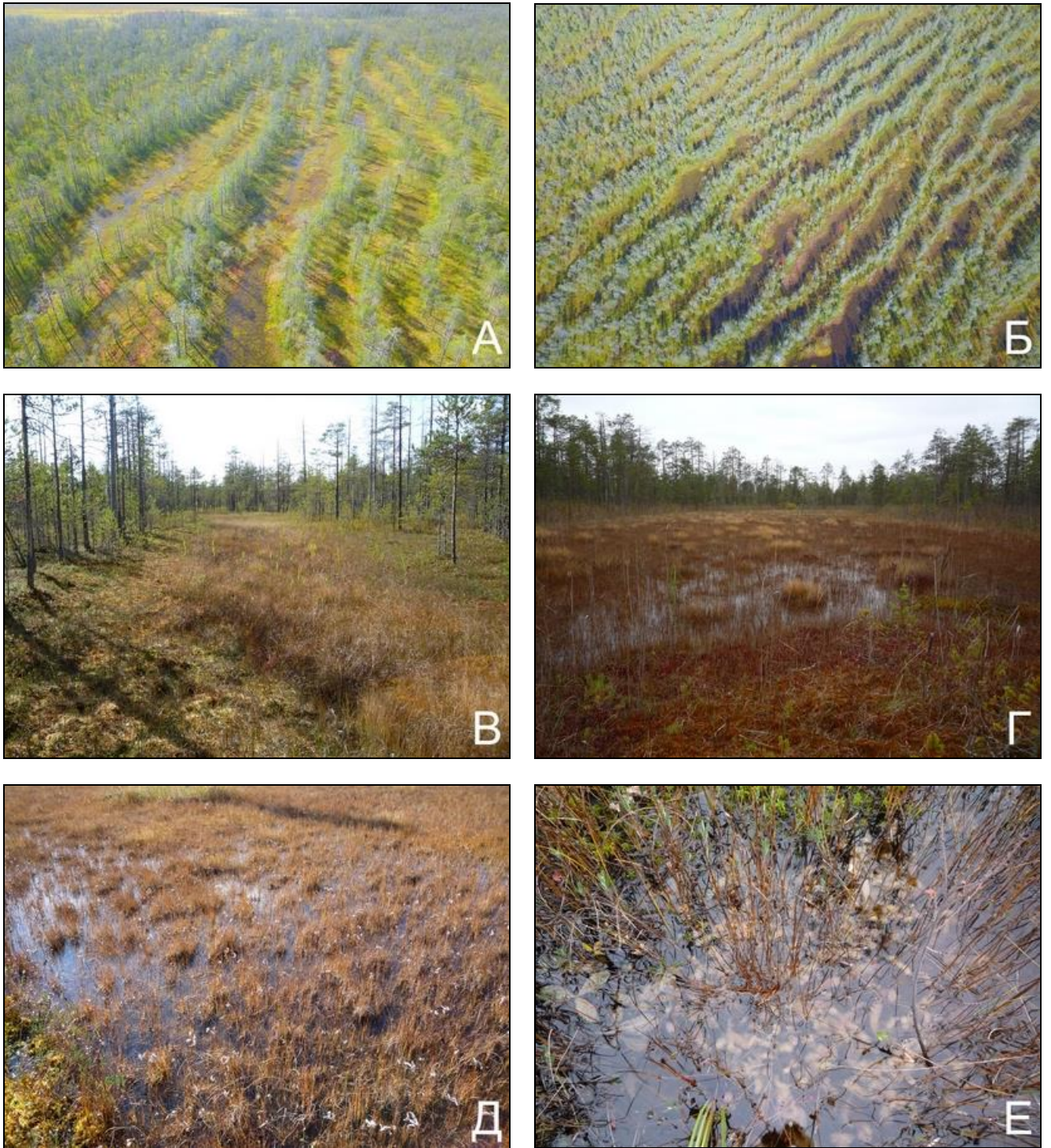
## 4.2. Смешанные водные объекты на болоте

### 4.2.1. Травяные мочажины

Травяные мочажины могут иметь разный генезис и трофность. Преимущественно они формируются в виде вымочек в ковровом микрорельефе или существуют изначально и уже в процессе развития болота среди них начинают возникать гряды.

Травяные мочажины нами специально не изучались, однако, всё же мы имеем некоторый объём материала для первичного ознакомления с их спецификой. Основное внимание в данном разделе будет уделено анализу травяных мочажин аапа участков бол. Пиявочное (Рисунок 4.7, А–Е) (Kutenkov, Philipov, 2019a) и планктону травяных мочажин бол. Столупинское (Зайцева, Филиппов, 2016).

История формирования. Глубина залежи на бол. Пиявочное снижается от краев к центральной оси массива, где достигает глубины 1,9–6,6 м, сложена торфами низинного, преимущественно топяного типа со средней степенью разложения 25–35%. Основные торфообразователи – осоки (*Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. chordorhiza* и др.), *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum* spp. и бриевые мхи (*Scorpidium* spp., *Meesia triquetra*, *Calliergon* spp.). В меньшей степени евтрофные сфагны, *Menyanthes trifoliata* и другие виды (Рисунок 4.8, Рисунок 4.9).



**Рисунок 4.7. Травяные мочажины**

*Примечание.* А, Б – общий вид на аапа комплексы с высоты 30 и 100 м (бол. Пявочное, Вытегорский р-н, 2020), В, Г – травяные мочажины грядово-мочажинного комплекса аапа болота (там же, 2015, 2016), Д – обводнённая вахтово-осоковая мочажина (там же, 2015), Е – *Juncus stygius* и *Utricularia intermedia* (там же, 2016) (© Д.А. Филиппов).

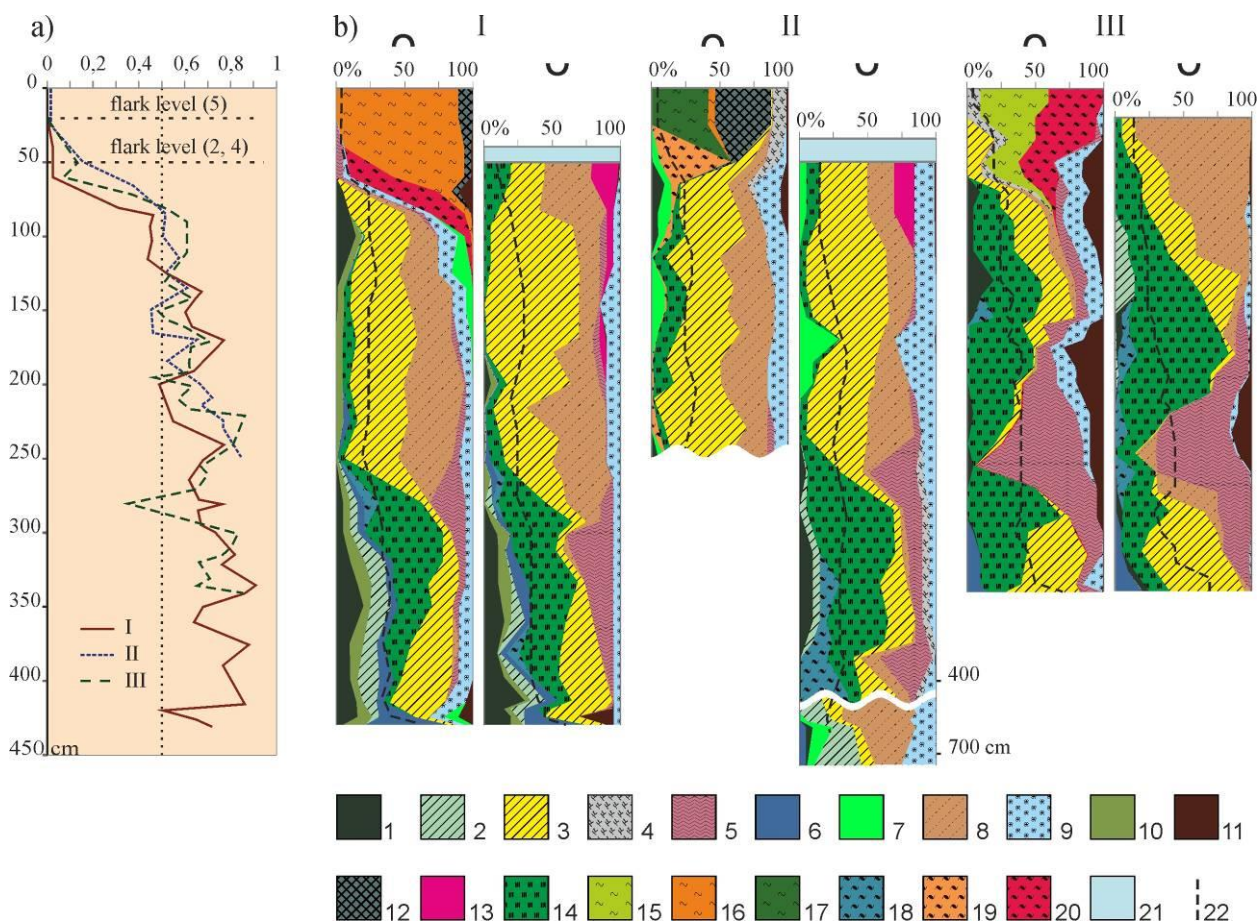


Рисунок 4.8. Состав торфообразователей гряд и травяных мочажин бол. Пиявочное (по: Kutentkov, Philippov, 2019a)

*Примечание.* Сходство (индекс Съеренсена-Чекановского) макрофосильного состава торфяных залежей гряд (“^”) и мочажин (“∪”) на трёх пробных площадях (I, II, III). Условные сокращения. Макроостатки (1–20): 1 – *Betula*; 2 – *Carex rostrata*; 3 – *Carex* spp. (*C. lasiocarpa* + *C. limosa*, *C. chordorrhiza*, *C. omskiana*); 4 – кустарнички; 5 – *Eriophorum*; 6 – *Equisetum*; 7 – травы; 8 – гипновые мхи; 9 – *Menyanthes*; 10 – *Phragmites*; 11 – *Pinus*; 12 – *Polytrichum* + *Aulacomium*; 13 – *Rhynchospora* + *Baeothryon*; 14 – *Scheuchzeria*; 15 – *Sphagnum angustifolium*; 16 – *S. fuscum*; 17 – *S. russowii*; 18 – *S. centrale* + *S. sect. Subsecunda*; 19 – *S. teres*; 20 – *S. warnstorffii*. Иное (21–22): 21 – уровень болотных вод; 22 – степень разложения.

Базальные слои на разных участках бол. Пиявочное отличаются, отражая разные начальные стадии заболачивания (Рисунок 4.8). В наиболее глубоком месте (Рисунок 4.8, II) торфяная залежь подстилается слоем жидкой глины с высоким содержанием остатков болотных растений, включая семена осок. Нижний слой торфяной залежи соответствует осоково-вахтово-гипновому ценозу и практически не содержит древесных остатков (см. также Рисунок 4.9, стадия I). На другом участке (Рисунок 4.8, I) заболачивание началось с лесной стадии. В базальном слое торфа содержится много остатков сосны, берёзы, хвоща и других, характерных для заболоченных лесов, видов. Слой содержит частицы угля и в 10–15 см от минерального дна он резко сменяется берёзово-осоковым (*Carex lasiocarpa*). В дальнейшем берёза постепенно выпадает из сообществ, возрастает доля топяных торфообразователей. На южном участке болота (Рисунок 4.8,

III) болотообразование началось с открытых осоково-шейхцириевых топей (для их торфов здесь характерна высокая степень разложения и обилие семян осок).

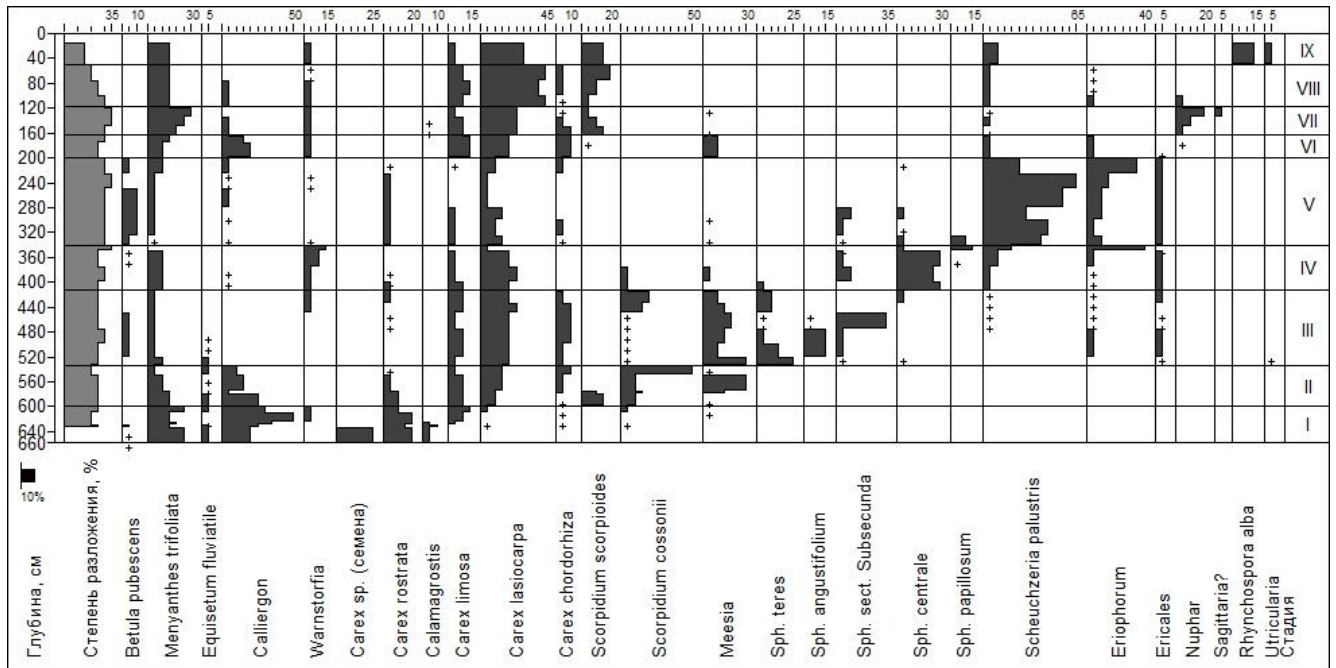


Рисунок 4.9. Динамика торфонакопления в травяных мочажинах  
(аналитик Н.В. Стойкина)

Последующий ход развития болота на всех участках сопровождался периодическими сменами основных торфообразователей при сохранении общего топяного низинного характера растительности. Одна из наиболее существенных смен отмечается на глубине 200–210 см от поверхности (Рисунок 4.9, стадии V/VI), где происходит резкий сдвиг в соотношении торфообразователей с шейхцирии и пушицы на осоки, вахту и гипны. Подобные изменения отражают варьирование проточности и могут быть обусловлены процессами развития карста [болото находится в районе карстообразования], в целом изменяющими гидрологическую обстановку на прилегающих территориях. В ряде случаев обводнение достигало такой степени, что в сообществах стали появляться водные травы (*Nuphar*, *Sagittaria*), чьи остатки (наряду с осоками и вахтой) фиксируются на глубине 100–175 см (Рисунок 4.9, стадии VI–VIII). В настоящее время данные макрофиты отсутствуют в изученной части болота, однако являются весьма обычными и часто обильными видами в различных водных объектах Вологодской обл.

Следующая существенная смена происходит в приповерхностном горизонте и отражает собственно формирование грядово-мочажинных комплексов (Рисунок 4.9, стадия IX). Толщина плохо сформировавшегося слоя торфа низкой степени разложения (5–15%) из олиготрофных сфагнов (*S. fuscum*, *S. russowii*, *S. angustifolium*) составляет на гря-

дах лишь 25–40 см. Глубже залегают несколько более разложившиеся (10–25%) низинные сфагновые торфа (*S. warnstorffii*, *S. teres*). В мочажинах мощность слоёв, соответствующих современной растительности, составляет ~40 см (Kutenkov, Philipov, 2019a).

Параллельное бурение гряд и мочажин показало выраженные отличия верхних слоев при идентичном строении основной толщи залежи под ними, что свидетельствует о молодости комплексной структуры микрорельефа. Коэффициент Съеренсена-Чекановского для равнозалегающих слоёв торфа мочажин и гряд глубже 0,8 м от поверхности последних варьирует в пределах 0,5–0,9 (Рисунок 4.8). Мы связываем эти колебания с микродинамикой растительных синузид на участках и субъективными ошибками аналитика, глазомерно оценивающего соотношение макроостатков в образце. Изредка происходят возвратные колебания индекса в пределах 0,4–0,5, что говорит о формировании мозаики растительных ценозов. Однако на глубине ~0,8 м начинается резкое снижение индекса сходства, свидетельствующее о развитии выраженной гетерогенности растительного покрова. Поверхностные слои торфа гряды и мочажины имеют абсолютные различия по составу макроостатков (Kutenkov, Philipov, 2019a).

Структура растительного покрова. Современный растительный покров бол. Пиявочное имеет чётко выраженную грядово-мочажинную структуру болотных комплексов (Kutenkov, Philipov, 2019a). Мочажины заняты гидрофильной травяно-гипновой растительностью. Среди трав существенное покрытие имеют *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata* (характерны для всех микроформ), *Rhynchospora alba*, *Baeothryon alpinum*, *Scheuchzeria palustris*, под водой обильны *Utricularia intermedia* и *U. minor*. В отличие от гряд и ковров мхи здесь не формируют сплошного покрова, доминантом данного яруса выступает в основном погружённый в воду *Scorpidium scorpioides*.

Сообщества близки асс. *Carex lasiocarpa*–*Scorpidium scorpioides* (Кузнецов, 2005, 2006), объединяющей осоково-гипновые сообщества с моховым ярусом из *Scorpidium scorpioides*, приуроченные к транзитным топям и мочажинам евтрофных аапа болот. В рамках эколого-флористической классификации сообщества сходны с асс. *Menyantho*–*Rhynchosporetum albae* Smagin 1999, более характерной для западных аапа болот (Смагин, 1999б), однако по составу мохового яруса стоит ближе к асс. *Comaro palustris*–*Caricetum lasiocarpae* Smagin 2012, широко распространённой на богатых ключевых и аапа болотах по всей таёжной зоне Европейской России (Смагин, 2012б).

На бол. Пиявочное несколько снижена роль *Eriophorum angustifolium*, *Carex rostrata*. При этом здесь обычны *Eriophorum gracile*, *Juncus stygius*, *Hammarbia paludosa*, *Pedicularis palustris*, *Baeothryon alpinum*, *Utricularia minor*, *Aneura pinguis*, *Campylium stellatum*, *Sphagnum contortum*, *Warnstorfia exannulata*, что также свидетельствует о более богатых условиях питания. В мочажинах ещё не достигших стадии полной изоляции, а также в топиях по краям аапа-комплексов обильны *Cinclidium stygium* Sw., *Calliergon giganteum*, *Hamatacaulus vernicosus*, *Meesia triquetra*.

Обилие *Rhynchospora alba* (наблюдающееся на бол. Пиявочное) является характерной чертой западных (и отчасти восточных) аапа болот, при этом её отмечали как на бедных, так и на богатых аапа болотах, на грядах и в мочажинах (Юрковская, 1992; Антипин, Бойчук, 2004; Кутенков, 2006; Гончарова, 2007; Smagin, 2012). Обилие *Scorpidium scorpioides* в мочажинах бол. Пиявочное является интересным фактом. Это обычный для евтрофных мочажин аапа болот вид отмечался массово ранее чуть севернее – на болотах юга Архангельской обл. (Кузнецов *и др.*, 2013; Smagin, 2012). Однако он не был встречен на самых южных аапа болотах (Гончарова, 2007; Смагин *и др.*, 2013; Botch, 1990).

Общее число видов во флоре травяных мочажин – 52 [всего на болоте зарегистрировано 112], что ниже, нежели для данной ассоциации в Карелии (Кузнецов, 2005, 2006), но всё же достаточно высоко, учитывая малое число описаний. 21 вид является высококонстантным. Насыщенность описаний – 26 видов [намного выше, чем в Карелии (15)] (Kutenkov, Philippov, 2019a).

На аапа участках бол. Пиявочное было зафиксировано 17 видов, включённых в современную редакцию Красной книги Вологодской обл. (Постановление ..., 2022), причём, именно в травяных мочажинах – наибольшее количество охраняемых и редких растений (14): 1/CR/I – *Juncus stygius*, *Liparis loeselii*; 2/EN/I – *Hammarbya paludosa*; 2/VU/II – *Carex omskiana*; 3/NT/II – *Utricularia minor*; 3/NT/III – *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Baeothryon alpinum*; 4/DD/II – *Calliergon richardsonii*; виды научного мониторинга – *Dactylorhiza incarnata*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum contortum*, *S. jensenii*, *S. subsecundum*.

Планктонные биоценозы. Данных о зоопланктоне травяных мочажин болот (не связанных с поемным процессом!) весьма не много. Например, имеются материалы карельских гидробиологов (Филимонова, Юрковская, 1964; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Козлова, 1974). Наши сведения ограничены рекогносцировочными

исследованиями на бол. Столупинское (Зайцева, Филиппов, 2016). Данное болото представляет собой крупную болотную систему (>450 км<sup>2</sup>), расположенную в подзоне южной тайги на территории трёх муниципальных районов (Белозерского, Кирилловского, Череповецкого). В 1989 г. белозерская часть бол. Столупинское выделена под охрану (Постановление ..., 1989). На болоте развиты облесённые сосной грядово-мочажинные олиготрофные болотные комплексы, открытые мезо- и мезоолиготрофные травяно-сфагновые и облесённые евтрофные напорного грунтового питания болотные участки.

Пробы были отобраны в июле 2015 г. в трёх пунктах болота (Зайцева, Филиппов, 2016), в том числе в евтрофном напорного грунтового питания болотном участке (59°43'19" с.ш., 37°57'53" в.д.) в сообществах асс. *Carex lasiocarpa*–*Utricularia intermedia*–*Sphagnum contortum* (уровень вод +10...+20 см; pH=5,2, t=20,1°C). Из 32 видов зоопланктёров, зафиксированных на данном болоте, в травяных мочажинах было обнаружено 18: Rotifera – 7 [*Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Euchlanis incisa* Carlin, 1939, *Euchlanis* sp., *Lecane* (M.) *scutata* (Harring et Myers, 1926), *Monommata longiseta* (Müller, 1786), *Notommata cyrtopus* Gosse, 1886, *Testudinella emarginula* (Stenroos, 1898), *Trichocerca* (s. str.) *elongata* (Schrank, 1802)], Cladocera – 7 [*Alona affinis* (Leydig, 1860), *A. guttata* Sars, 1862, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Ceriodaphnia* sp., *Eurycercus* (E.) *lamellatus* Baird, 1843, *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776)], Copepoda – 4 [*Cyclops strenuus* Fischer, 1851; *Cyclops* sp.; *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857); *Paracyclops affinis* (Sars, 1863)] (Зайцева, Филиппов, 2016).

Коловратки представлены в основном обитателями мелководных зарастающих и болотных водоёмов, состав видов ветвистоусых ракообразных типичен для большинства водных объектов таёжной зоны (*Alona affinis*, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus*), а веслоногие раки представлены исключительно мелкими мейобентическими формами (*Diacyclops* spp., *Paracyclops affinis*). В целом в планктонных сообществах травяных мочажин и межкочий присутствовали в основном зарослевые, палеарктические виды (*Trichocerca elongata*, *Alona affinis*, *Scapholeberis mucronata*, *Eurycercus lamellatus*, *Diacyclops bicuspidatus*). Численность зоопланктона составляла 348,75 тыс.экз./м<sup>3</sup>, тогда как средняя величина биомассы – 10,45 г/м<sup>3</sup>. Высокие показатели биомассы (в пределах бол. Столупинское) объясняются развитием *Eurycercus lamellatus*, имеющего крупные размеры. Основу численности (234,0 тыс.экз./м<sup>3</sup> – 67,1%) и биомассы (10,20 г/м<sup>3</sup> –



97,6%) составляли клadoцеры. По величинам численности единственным доминирующим видом был стайный ветвистоусый рачок *Polyphemus pediculus*.

При сравнении с другими станциями данного болота получились несколько иные результаты. В шейхцеригово-клюквенно-сфагновых олиготрофных мочажинах зафиксировано 16 видов (Rotifera – 5, Cladocera – 7, Copepoda – 4). Специфическими обитателями данных мочажин оказались коловратки *Notommata cyrtopus* и *Ploesoma truncatum*, а так же такие болотные виды как *Lecane stichaea*, *Streblocerus serricaudatus*, *Diacyclops languidus*. Показатели развития зоопланктона составили 269,13 тыс.экз./м<sup>3</sup> и 1,80 г/м<sup>3</sup>. Основу численности (74,9%) и биомассы (93%) формируют клadoцеры. Особенностью данного биотопа является широкий спектр видов доминирующего комплекса (*Alona guttata*, *Chydorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus*), в том числе специфичных болотных таксонов (*Trichotria truncata*, *Scapholeberis microcephala*, *Streblocerus serricaudatus*). Столько же видов – 16 (Rotifera – 7, Cladocera – 5, Copepoda – 4) – было обнаружено и в шейхцеригово-вахтово-сфагновых мочажинах. Только в этом биотопе встретились *Euchlanis meneta*, *Cephalodella gibba*, *Alonella nana*. Показатели развития зоопланктона составили 1037,60 тыс.экз./м<sup>3</sup> и 1,92 г/м<sup>3</sup>. На долю копепоид приходилось 67,1% численности (за счёт доминирования *Ectocyclops phaleratus* и *Paracyclops affinis*) и 63,1% биомассы сообщества. В меньшей степени были представлены клadoцеры (21,1% и 32,8%) и коловратки (11,8% и 4,2%).

В целом, травяные мочажины несмотря на близкие значения видового богатства зоопланктона (16–18 видов) имеют низкое фаунистическое сходство с олиготрофными моховыми ( $K_{sc}=0,17–0,36$ ). Для всех трёх исследуемых биотопов были отмечены общие виды, часто встречаемые во всех типах водных объектов Вологодской обл. – *Alona guttata* и *Paracyclops affinis*, а так же эврибионтный рачок *Chydorus sphaericus*. Для двух изученных моховых мочажин общими, как правило, являлись болотные виды (*Trichotria truncata*, *Alonella excisa*, *Scapholeberis microcephala*, *Ectocyclops phaleratus*); как в моховых, так и в травяных мочажинах зафиксированы несколько ракообразных (*Polyphemus pediculus*, *Cyclops* ssp.) и коловраток (*Conochilus unicornis*, *Euchlanis incisa*, *Lecane scutata*, *Monommata longiseta*, *Testudinella emarginula*). В доминирующем комплексе зоопланктонных сообществ на бол. Столупинское число таксонов уменьшается при переходе от олиготрофных моховых биотопов к евтрофным травяным (от 7 к 1).

Таким образом, травяные мочажины представляют собой широко распространённые мелководные непроточные средне и сильно зарастающие болотные водные объекты, на гидробиоценозы которых оказывают влияние относительно малые объёмы вод, грунтовое питание (его объёмы и состав), а также степень и характер зарослей макрофитов.

#### 4.2.2. Моховые мочажины

Мочажины – замкнутые между положительными формами микрорельефа (грядами, кочками) обводнённые понижения на болотах – являются неотъемлемым компонентом верховых болот и входят в состав кочковато-мочажинных, грядово-мочажинных и грядово-мочажинно-озерковых комплексов. Мочажины сфагновых болот вторичны по своему происхождению. Они могут иметь различные размеры, конфигурацию, особенности растительного покрова, уровень болотно-грунтовых вод и, как правило, не имеют значительных участков открытой воды. Моховые мочажины, в особенности, сфагновые, являются одними из наиболее излюбленных объектов изучения болотоведов (см. раздел 1.2.1). Ниже рассмотрены результаты исследования гидробиоценоза моховой мочажины на бол. Шиченгское (Рисунок 4.10, А–Б).

*История формирования.* Нами было сделано несколько торфяных скважин в моховых мочажинах бол. Шиченгское. Радиоуглеродные датировки были сделаны для самой глубокой (5,90 м) скважины, где возраст придонных слоёв торфа в этой части болота (под грядово-мочажинным комплексом) составил  $9366 \pm 200$  лет (ИМКЭС-14С2131).

На начальных этапах развития анализируемого болотного участка (Рисунок 4.11) ценозы были облесены сосной и отчасти елью и берёзой, в травяно-моховом ярусе доминировали типичные виды болотного разнотравья (*Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*).

Вторая стадия началась  $7900 \pm 180$  лет (ИМКЭС-14С2135), где из состава облесённых сообществ полностью выпал блок минеротрофных травянистых растений и мхов (в том числе *Warnstorfia fluitans*, *Tomentypnum nitens*, *Sphagnum centrale*). Им на смену пришли *Eriophorum vaginatum*, эриковые кустарнички, сфагновые мхи. Торфонакопление идёт медленно.

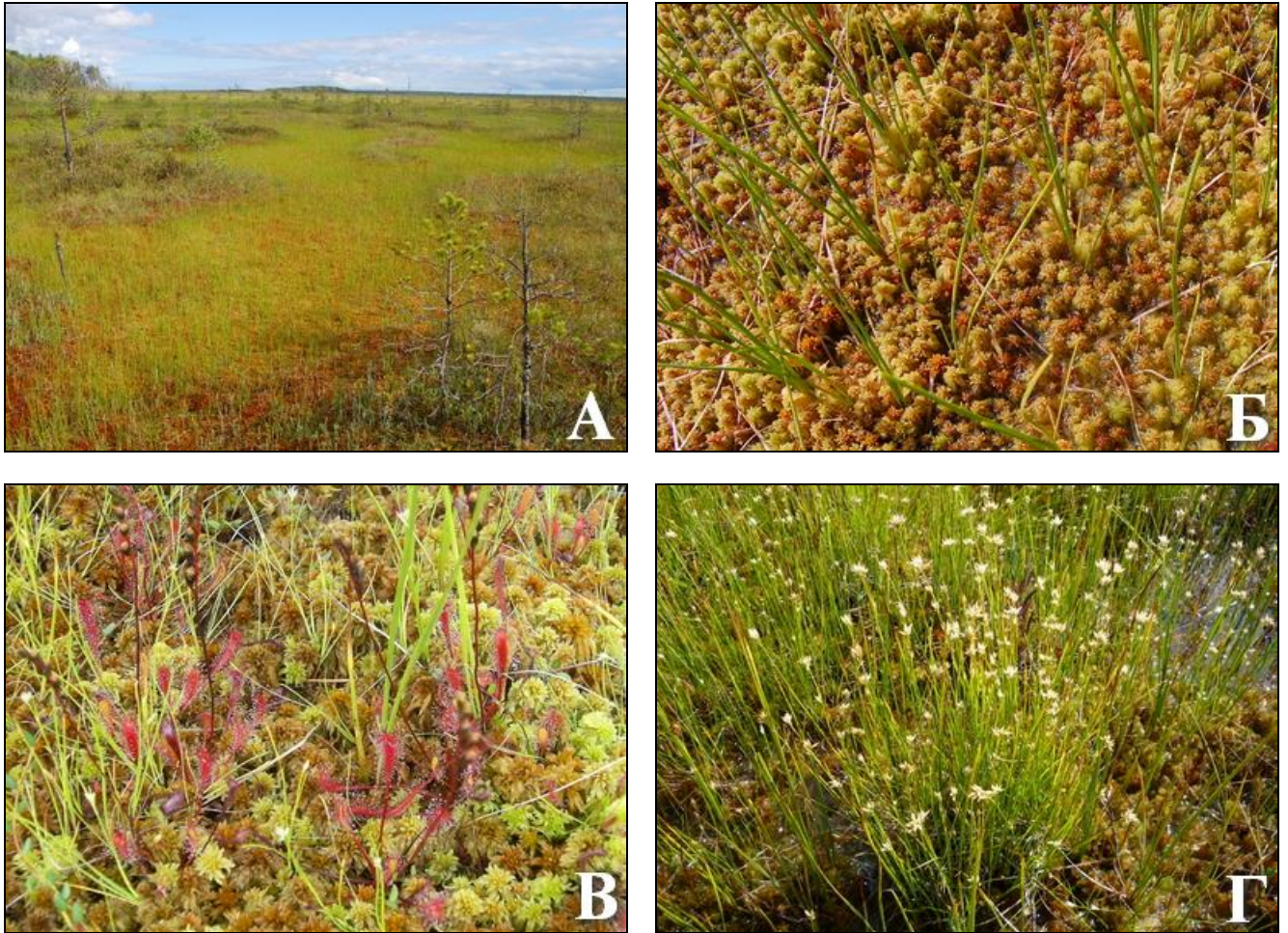


Рисунок 4.10. **Сфагновые мочажины**

*Примечание.* А – грядово-мочажинный комплекс (бол. Шиченгское, 2015), Б – шейхцериево-сфагновые (*Sphagnum cuspidatum*) сообщества (там же, 2015), В – *Drosera anglica* в сообществах сфагновых мочажин (бол. Алексеевское-1, 2006), Г – *Rhynchospora alba* – ценозообразователь очеретниково-сфагновых мочажин (бол. Шиченгское, 2015) (© Д.А. Филиппов).

На третьей стадии (радиоуглеродный возраст –  $4480 \pm 120$  лет (ИМКЭС-14С2138)) сообщества становятся более открытыми (уменьшается обилие *Pinus sylvestris*) пушицево-сфагновыми. На четвёртой стадии ( $1964 \pm 70$  лет назад (ИМКЭС-14С21223)) происходила дифференциация микрорельефа. В мочажинах стало задерживаться больше болотных вод и на смену пушице влагалищной приходит *Scheuchzeria palustris*, а также мочажинные сфагновые мхи, роль которых постепенно начинает увеличиваться и на последней выделенной нами стадии (V) наиболее активны *Sphagnum majus*, *S. cuspidatum*, отчасти *S. balticum*. В это же время на положительных формах микрорельефа развиваются кустарничково-пушицево-сфагновые ценозы, причём на начальных этапах на кочках и грядах доминирует *Sphagnum divinum*, а позднее его сменяет активный ценозообразователь – *S. fuscum*. При этом на грядах могут встречаться и болотные формы *Pinus sylvestris*.

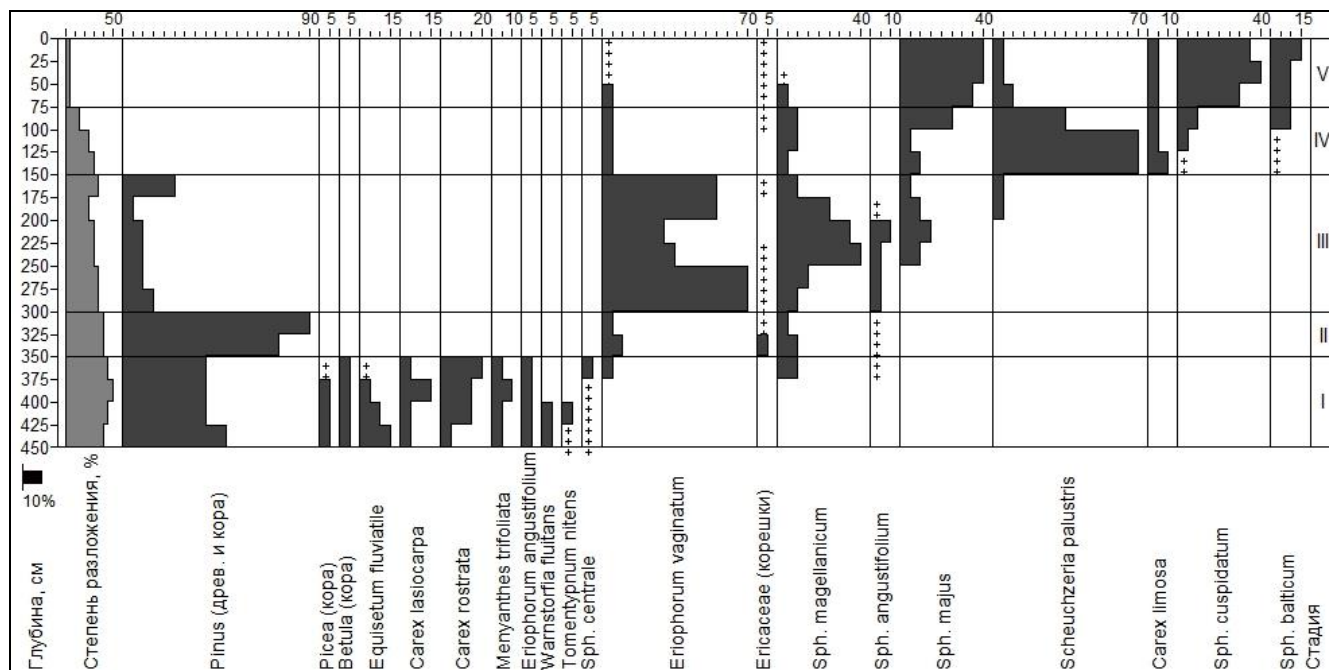


Рисунок 4.11. Динамика торфонакопления в моховых мочажинах

(аналитик В.П. Денисенков)

Структура растительного покрова. Современный растительный покров грядово-мочажинных и кочковато-мочажинных комплексов бол. Шиченгское достаточно типичен для верховых болот среднетаёжной подзоны Европейской России.

На грядах древесный ярус представлен исключительно болотными формами *Pinus sylvestris* (f. *willkommii* и f. *litwinowii*), имеющий низкую сомкнутость (не превышает 0,1–0,2) и относительно небольшой возраст (по данным дендрохронологического анализа – 70–80 лет). Травяно-кустарничковый ярус слагают различные сочетания одревесневающих (*Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*, *Охуцoccus palustris* и крайне редко *O. microcarpus*) и травянистых (*Eriophorum vaginatum*, *Carex pauciflora*, *Drosera rotundifolia*, *Melampyrum pratense*) растений. В моховом ярусе основную роль играют сфагновые мхи и прежде всего *Sphagnum fuscum*; менее обильны в ценозах *Sphagnum divinum*, *S. angustifolium*, *S. rubellum*, *Polytrichum strictum*, *Pleurozium schreberi*, малообильны – *Straminergon stramineum*, *Pohlia nutans*, *Dicranum undulatum*, *Mylia anomala*. Лишайники встречаются на кочках и грядах крайне редко и малообильно, представлены всего несколькими видами (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cl. rangiferina* (L.) F.H. Wigg., *Cl. stygia* (Fr.) Ruoss, *Cetraria islandica* (L.) Ach.). На грядах среди дернинок *Polytrichum strictum* были обнаружены *Cephalozia connivens* и *Cephaloziella rubella*, а у стволов сосны (преимущественно среди дернинок *Sphagnum* spp. и на гнилой древесине) зафиксированы

*Calypogeia sphagnicola*, *C. muelleriana*, *Cephalozia bicuspidata*, *C. loitlesbergerii*, *Lophocolea heterophylla*, *Mylia anomala* (Дулин, Филиппов, 2010б; Филиппов, Дулин, 2015в).

Флора мочажин бол. Шиченгское крайне бедна, в её состав входит 18 видов высших растений. Среди сосудистых растений наиболее типичны кустарнички (*Охусoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*) и травянистые растения (*Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera anglica*, *D. × obovata*, крайне редко и малообильно – *D. rotundifolia*). Среди мохообразных доминируют 6 видов сфагновых мхов (*Sphagnum cuspidatum*, *S. balticum*, *S. angustifolium*, реже *S. fallax*, *S. majus*, *S. divinum*), менее обильно представлены *Warnstorfia fluitans* и *Cladopodiella fluitans* (Филиппов, 2015ж; Филиппов, Бойчук, 2015; Филиппов, Дулин, 2015в). Именно эти виды формируют шейхцерицево-сфагновые, шейхцерицево-топяноосоково-сфагновые, очеретниково-осоково-сфагновые и шейхцерицево-очеретниково-сфагновые ценозы, преобладающие в растительном покрове мочажин модельного болота.

В анализируемой нами мочажине преобладают ценозы асс. *Scheuchzeria palustris*–*Sphagnum majus*, которая включает гипергидрофильные шейхцерицево-сфагновые мочажин олиготрофных болот, в которых даже в летнее время уровень болотно-грунтовых вод опускается всего на 5–7 см ниже поверхности, часто моховой покров в них является плавающим (Кузнецов, 2005). Сфагновые мхи играют ценозообразующую роль (проективное покрытие до 95%). Наиболее обильны *Sphagnum cuspidatum*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. majus* и отчасти (по краям и в менее обводнённых участках) – *S. angustifolium*, *S. divinum*. Бриевые мхи и печёночники представлены *Warnstorfia fluitans* и *Cladopodiella fluitans*. Травяной ярус редкий (проективное покрытие до 20%): доминирует *Scheuchzeria palustris*; постоянно встречается, но с низким обилием *Carex limosa*; довольно часто встречаются отдельные кочки *Eriophorum vaginatum*, а также пятна – *Rhynchospora alba*, малообильны *Drosera anglica*, *D. × obovata*. Кустарничковый ярус не выражен (единичные особи *Охусoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*). Всего во флоре ассоциации зафиксировано 18 видов высших растений (9 – сосудистые, 7 – мхи, 2 – печёночники). Сфагновые мочажин служат основным биотопом для двух редких в Вологодской обл. растений: *Drosera anglica* и *Rhynchospora alba* (потенциально уязвимые виды – 3/NT/III) (Постановление ..., 2022) (Рисунок 4.10, В–Г).

Болотные воды и грунты. В сравнении с другими типами водных объектов данного болота (ручей, проточная топь, краевое и центральное болотные озёра) воды мочажин

значительно лучше прогреваются и характеризуются низкими значениям цветности, кислотности, общей минерализации, содержания карбонатов, марганца, общего железа, фосфатов. Колебания большинства гидрохимических показателей в течение вегетационного сезона и ряда лет наблюдений в мочажинах несколько меньше таковых в других болотных водоёмах и водотоках. Это во многом связано со спецификой мочажин, как водных объектов, прежде всего с их небольшими размерами и уровнем стояния болотных вод, активным влиянием сфагновых мхов, покрывающих до 90–95% их поверхности. Ниже приведены основные физико-химические параметры болотных вод изученной шейхцеригово-сфагновой мочажины по материалам 2012–2014 гг. (Филиппов, 2014а; Philiprov, Yurchenko, 2020) (Таблица 4.10).

Таблица 4.10 – Гидрохимическая характеристика моховой мочажины (по: Philiprov, Yurchenko, 2020)

Параметры	Год отбора	май	июнь	июль	август	сентябрь
Температура, °С	2012	14	18	22	16	11
	2013	16	–	23	–	13
	2014	23	–	24	–	13
Цветность, градусы	2012	89	121	124	127	115
	2013	75	–	118	–	102
	2014	111	–	139	–	90
Минерализация, мг/л	2012	94,4	104,0	143,6	162,0	86,3
	2013	84,5	–	242,3	–	214,9
	2014	107,1	–	159,6	–	198,5
рН	2012	4,3	4,1	4,1	4,0	4,0
	2013	4,6	–	4,4	–	4,9
	2014	4,3	–	4,1	–	3,9
Перманганатная окисляемость, мгО/л	2012	32,0	39,2	60,0	68,8	45,6
	2013	19,6	–	22,8	–	88,0
	2014	47,0	–	89,6	–	38,0
Карбонаты, мг/л	2012	6,0	3,0	6,0	12,0	3,0
	2013	18,0	–	30,0	–	24,0
	2014	<6,0	–	<6,0	–	12,0
<i>Содержание ионов, мг/л</i>						
Марганец	2012	<0,01	<0,01	0,03	0,027	0,017
	2013	0,02	–	0,02	–	0,029
	2014	0,023	–	0,036	–	0,012
Железо общее	2012	0,117	0,19	0,20	0,13	0,08
	2013	0,045	–	0,22	–	<0,1
	2014	0,19	–	0,21	–	0,23
Нитрат-ион	2012	0,2	0,5	0,3	1,1	0,3
	2013	0,4	–	0,4	–	0,6
	2014	0,3	–	0,44	–	0,1
Фосфаты	2012	<0,05	0,11	0,07	<0,05	0,07
	2013	<0,05	–	<0,05	–	<0,05
	2014	0,19	–	0,06	–	<0,05
Хлориды	2012	<10	–	<10	–	<10
Сульфаты	2014	17,5	–	<10	–	<10

Примечание. Прочерк (–) означает, что анализ в данный период не проводился.

В сфагновых мочажинах грядово-мочажинных комплексов бол. Шиченгское верхние горизонты сложены шейхцериено-сфагновыми и сфагновыми мочажинными верховыми торфами. По физико-химическому составу (рН=4,0; степень разложения 5%; степень насыщенности основаниями 47) они являются типично торфяно-болотными верховыми грунтами. Влияние подстилающих пород и грунтовых вод на них минимально, водно-минеральное питание происходит исключительно за счёт атмосферного переноса осадков и пыли (Романис, Филиппов, 2015).

Планктонные биоценозы. В сфагновых мочажинах создаются благоприятные условия для развития альгоценозов. Так, на бол. Шиченгское содержание хлорофилла “а” в течение вегетационного сезона колебалось от 1 до 136 мкг/л, что существенно больше, нежели в типичных водных объектах на болотах (озёра, ручей) и чуть ниже, чем в других типах смешанных водных объектов (топь). По данному показателю шейхцериено-сфагновые мочажинны соответствуют евтрофному статусу. Наши исследования на других болотах Вологодской обл. показали также высокие значения хлорофилла “а” и что средние концентрации пигментов возрастают по мере уменьшения обводнённости мочажин. При этом альгофлора моховых мочажин бедна (нами зафиксировано 25 видов) (см. раздел 3.6.1 наст. диссертации).

В сфагновых мочажинах севера европейской России обнаружено 35 видов гетеротрофных жгутиконосцев (Прокина и др., 2016), из них 18 – в мочажинах бол. Шиченгское. Состав комплексов жгутиконосцев достаточно однороден [большинство изученных мочажин имеет коэффициент фаунистического сходства Брея-Кёртиса  $\geq 50\%$ ] и мало зависит от флористического состава и ценотических характеристик растительных сообществ самих мочажин. В то же самое время уровень обводнения сфагновых мочажин в большей мере определяет видовое богатство комплексов жгутиконосцев. Разнообразие последних уменьшается от более обводнённых микробиот (6 видов) к менее обводнённым (13). Вероятно, это может быть связано с тем, что все обнаруженные виды являются бентосными организмами, связанными с субстратом (в случае болот это торф или частички дернинок *Sphagnum*) – ползающие (27 видов) и прикрепленные (7) формы, и могут быть обнаружены в планктоне лишь на непродолжительной расселительной стадии жизненного цикла (Прокина и др., 2016). Схожая по отношению к степени увлажнения мочажин тенденция отмечена нами и для раковинных амёб (Филиппов, Леонов, 2017).

В сфагновой мочажине бактериальные параметры в течение сезона имели достаточно существенные значения и они были подвержены меньшим колебаниям (нежели в других типах болотных водных объектов) (Стройнов, Филиппов, 2017a, с доп. и уточн.) (см. также раздел 3.6.2 настоящей работы). Так, в 2014 г. на бол. Шиченгское средняя за сезон общая численность бактерий в мочажине составляла  $17,1 \times 10^6$  кл./мл (май –  $15,0 \times 10^6$ ; июль –  $20,1 \times 10^6$ ; сентябрь –  $16,2 \times 10^6$ ), а биомасса –  $539 \text{ мгС/м}^3$  (май – 484; июль – 724, сентябрь – 409). Схожие тенденции отмечались и в 2012 и 2013 гг. Вероятно, подобные высокие значения и относительно небольшая амплитуда колебаний основных параметров бактериальных сообществ связан с достаточно стабильным в течение сезона гидрохимическим составом, постоянной степенью зарастания и относительно небольшими колебаниями уровня болотных вод. Возможно также наличие взаимосвязи численности и биомассы бактерий с обводнённостью мочажины (например, очень низкая для мочажины численность бактерий в  $1,6 \times 10^6$  кл./мл в мае 2013 г совпала с высокой её обводнённостью). Как и в ручье, в основном бактериопланктон был представлен одноклеточными клетками (75–92% численности и 62–91% биомассы). Однако, распределение других групп бактерий было несколько более разнообразным. Палочки составляли всего от 0,5 до 9% численности бактерий, при этом их биомасса в отдельные периоды достигала существенных значений (особенно это было заметно в 2014 г., где на их долю приходилось 19–23% всей бактериальной биомассы). Бактерии, ассоциированные с детритом, составляли значимую долю в общей численности в июле 2013 г (19%), а в биомассе – в сентябре 2012 г. (10%), мае и июле 2013 г. (11 и 22%). Микроколонии и нити, как и в остальных внутриболотных водных объектах, были минорным компонентом. Вирусы не оказывали существенного прямого влияния на бактериопланктон, лизируя  $\leq 7,8\%$  бактериальной продукции (Стройнов, Филиппов, 2017a).

Зоопланктон мочажин описан ниже на основании нашей статьи (Зайцева *и др.*, 2016). В планктоне сфагновых мочажин бол. Шиченгское обнаружено 36 видов гидробионтов<sup>43</sup> (Rotifera – 14, Cladocera – 13, Copepoda – 9) (список видов см. Philippov *et al.*, 2021). В отдельные сезоны было зафиксировано от 25 до 33 видов, хотя в целом их набор был достаточно постоянен: так  $\frac{2}{3}$  выявленных организмов (10 видов коловраток и

<sup>43</sup> В планктонных пробах, отобранных в мочажине, было зафиксировано также 3 вида водяных клещей: наиболее массовыми были *Porolohmannella violacea* (Kramer, 1879) и *Homocaligus* sp., единожды [август 2012 г.] встречен *Arrenurus (Truncaturus) truncatellus* (O.F. Müller 1776) (Philippov *et al.*, 2021). При анализе фауны зоопланктона данные виды не учитывались. Помимо этого сфагновые мочажины служат биотопом для целого ряда артропод [они подробно описаны выше (раздел 3.8.5.3) и охарактеризованы в отдельных статьях (Сажнев, Филиппов, 2017, 2018; Minor *et al.*, 2016, 2019, 2023)].



14 – ракообразных) встречались в течение всех трёх лет наблюдений. Наиболее часто в составе зоопланктона встречаются коловратки (*Cephalodella gibba*, *Conochilus unicornis*, *Lecane scutata*, *Monommata longiseta*, *Testudinella emarginula*). Среди ракообразных высокие показатели встречаемости ( $\leq 70\%$ ) характерны лишь для четырёх эврибионтных видов (*Alona rectangula*, *Kurzia latissima*, *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*).

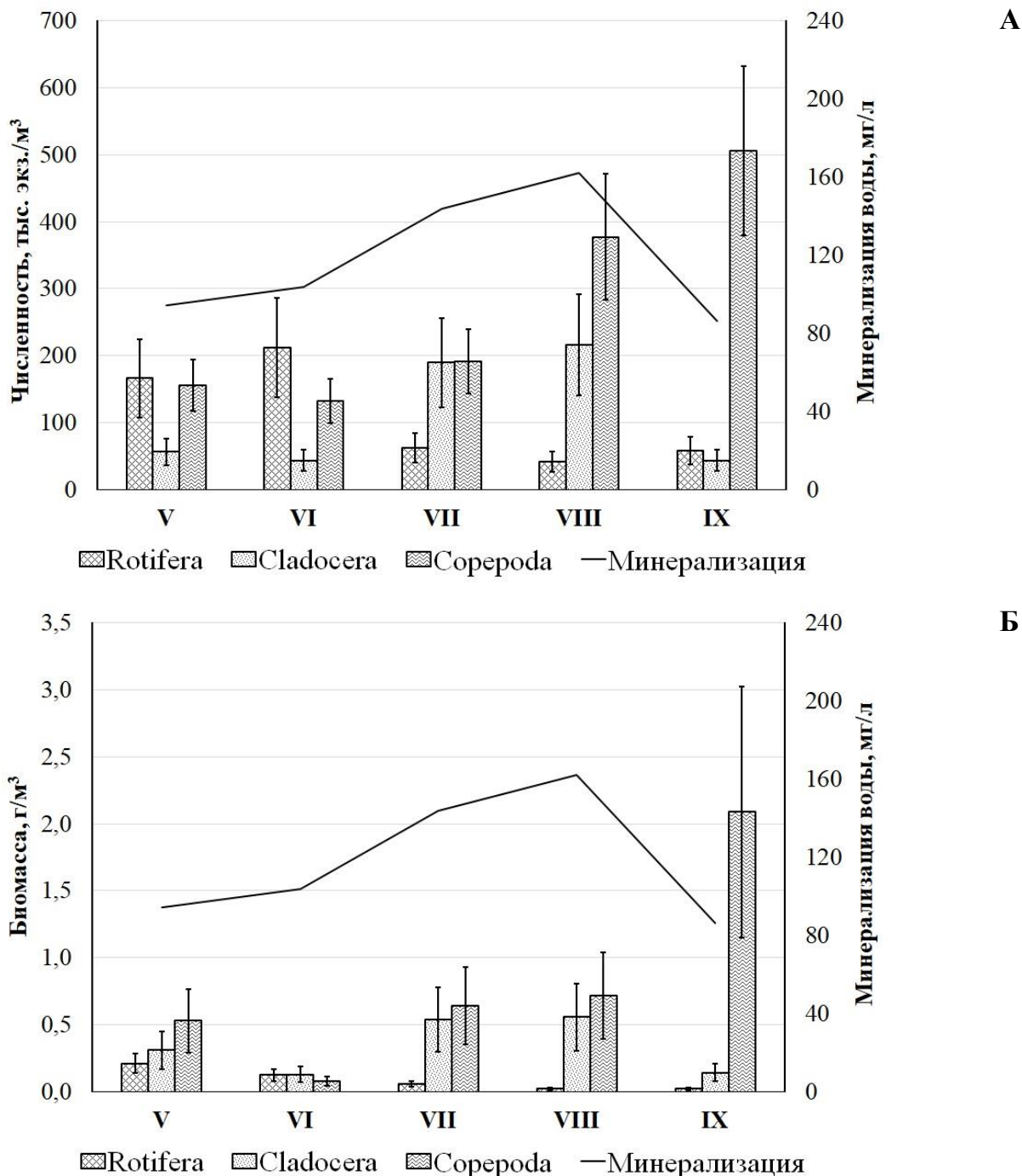


Рисунок 4.12. Сезонная динамика средних численности (А) и биомассы (Б) зоопланктона сфагновой мочажины в 2012 г.

Примечание. Планки погрешностей обозначают величину стандартного отклонения.

Видовое богатство зоопланктона в моховых мочажинах меняется на протяжении

вегетационного сезона. Наибольшее число видов (24) отмечено весной, когда в составе сообщества интенсивно развиваются коловратки. К концу лета разнообразие коловраток и кладоцер несколько снижается, а число видов обнаруженных циклопов возрастает.

Зоопланктон мочажины характеризуется высоким видовым разнообразием (средние за период наблюдений значения индекса Шеннона, рассчитанные по численности зоопланктона, составляют  $3,4 \pm 0,05$  бит, по биомассе –  $2,9 \pm 0,07$  бит). При этом значения индекса в разные сезоны и годы исследований достоверно не различаются. Относительная выравненность сообщества зоопланктона мочажины подтверждается и средними значениями индекса доминирования Симпсона ( $0,13 \pm 0,01$  по численности,  $0,19 \pm 0,01$ ).

За весь период наблюдения средние показатели численности зоопланктона составляли  $736 \pm 72$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, а биомассы  $1,53 \pm 0,15$  г/м<sup>3</sup>. Исследования 2012 г. показали, что средние значения величин численности и биомассы планктона в сентябре достоверно выше, чем в начале лета (Рисунок 4.12). Максимальные значения этих показателей отмечены в августе ( $636 \pm 254$  тыс.экз./м<sup>3</sup>,  $1,29 \pm 0,71$  г/м<sup>3</sup>). В весенний период в сфагновой мочажине по величинам численности доминируют коловратки (50% от общей численности, 25% от биомассы), а в середине лета их сменяют ракообразные (90% и 97%, соответственно) (Рисунок 4.12). Осенью доминантами являются веслоногие ракообразные, составляя 83% общей численности и 92% биомассы зоопланктона.

Рост численности и биомассы зоопланктона в осенний период, не характерный для большинства водных объектов таёжной зоны, по всей видимости, во многом связан со специфическими абиотическими условиями мочажин. Благодаря низкой теплоотдаче сфагновых мхов и верхних горизонтов торфяных залежей, а также происходящим в них процессам органического окисления, температура воды в мочажинах снижается медленнее (по сравнению с другими типам болотных водных объектов). В результате в этих водоёмах формируются благоприятные для водных организмов термические условия обитания, что особенно проявляется в осенний период. При этом многие планктонные животные позднее переходят в стадию покоя, что и вызывает общее увеличение численности и биомассы зоопланктона. Подобные особенности зоопланктона отмечались и ранее в мочажинах другого верхового болота (Лобуничева, Филиппов, 2010).

В течение трёхлетнего периода исследований средние значения численности и биомассы зоопланктона моховых мочажин достоверно не различались. Коэффициенты вариации обоих показателей за весь период наблюдений практически равны и составля-

ют для численности 56%, для биомассы – 57%. При этом достаточно стабилен состав видов-доминантов планктона мочажины. Основу доминирующего комплекса составляли веслоногие ракообразные (*Diacyclops bicuspidatus*, *D. nanus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops affinis*). Среди коловраток высокая численность была характерна для *Conochilus unicornis*, *Lecane scutata*, *Monommata longiseta*, *Testudinella emarginula*, кладоцер – *Alona rectangularis* и *Kurzia latissima*.

Минимальная численность планктонных животных мочажины была отмечена в 2012 г. (476,9 тыс.экз./м<sup>3</sup>). В 2013 г. и 2014 г. она составляла 1023,8 тыс.экз./м<sup>3</sup> и 854,9 тыс.экз./м<sup>3</sup>, соответственно. Средние значения биомассы зоопланктеров изменялись аналогично. Наиболее высокие величины биомассы были зафиксированы в 2013 г (1,9 г/м<sup>3</sup>). Выявленные изменения численности и биомассы зоопланктона вероятно связаны с межгодовыми колебаниями уровня болотно-грунтовых вод (например, майский значения: 2012 г. +2...0 см, 2013 г. – +5...0 см, 2014 г. – 0...–2 см; в течение сезона уровень также колебался: 2012 г. – +2...–12 см, 2013 г. – +5...–10 см, 2014 г. – 0...–7 см), что отражалось как на количественных характеристиках сообщества, так и на их структуре. Например, в маловодный 2013 г. в составе зоопланктона мочажин в течение всего сезона отмечалась повышенная плотность факультативных планктонных организмов (*Paracyclops affinis*).

По сравнению с другими водными объектами бол. Шиченгское зоопланктон сфагновых мочажин характеризуется меньшим видовым богатством (по результатам гидробиологической съёмки 2012 г. в болотном оз. Шиченгское зафиксировано 45 видов, проточной топи – 42, болотном ручье – 37, мочажине – 33). Данные результаты соответствуют выявленной ранее [на примере мочажин нескольких болот Респ. Карелии (Филимонова, Белоусова, 1973; Филимонова, Козлова, 1974) и верхового бол. Алексеевское-1 в Вологодской обл. (Лобуничева, Филиппов, 2009)] закономерности об обеднении состава планктонных сообществ болотных водных объектов с увеличением их зарастания и изменением физико-химических свойств болотных вод.

В составе зоопланктона сфагновых мочажин бол. Шиченгское преобладают виды, распространённые и в других типах водных объектов Вологодской обл. (*Conochilus unicornis*, *Trichotria truncata*, *Alonella nana*, *Chydorus sphaericus*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Paracyclops affinis*), что является проявлением зональности при формировании сообществ болотных водоёмов. Однако, в отличие от большинства вод-

ных объектов региона неболотного происхождения, среди зоопланктеров мочажин отсутствуют многие эврибионтные и эвритопные организмы, часто встречаемые в кислотных озёрах (Пидгайко, 1984; Лазарева, 1992), например, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Holopedium gibberum*, *Bosmina longispina* морфотип «*obtusirostris*». По-видимому, интенсивное развитие сфагновых мхов и, как следствие, малый объём воды в олиготрофных мочажинах неблагоприятны для перечисленных видов. При этом данные (и сходные с ними по экологическим требованиям) виды встречаются в болотных водоёмах мезоев- и мезоолиготрофных болот (Филимонова, Козлова, 1974).

Часть обнаруженных планктонных животных исследованного водного объекта – типичные обитатели сфагновых болот и прибрежных зарослей (*Keratella paludosa*, *Lecane lunaris*, *Chydorus ovalis*, *Kurzia latissima*, *Streblocerus serricaudatus*, *Diacyclops nanus*, *Ectocyclops phaleratus*). В отличие от мочажин бол. Алексеевское-1 (Лобуничева, Филиппов, 2009), высокой встречаемостью в мочажине бол. Шиченгское характеризовались преимущественно болотные и зарослевые виды коловраток (*Cephalodella gibba*, *Conochilus unicornis*, *Lecane scutata*, *Monommata longiseta*, *Testudinella emarginula*) и ракообразных (*Alona rectangula*, *Kurzia latissima*, *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*). Характерной чертой сообществ данного типа водных объектов является доминирование организмов мелких размеров (например, *Alona rectangula*, *Alonella exigua*) и постоянное присутствие представителей мейобентоса (*Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*).

Исследования водоёмов на нескольких болотах севера Респ. Карелия (Филимонова, Козлова, 1974) выявили значительное сходство состава зоопланктонных сообществ в мочажинах близкорасположенных болотных массивов одного трофического статуса. Кроме того, было показано, что наименьшие видовое богатство и количественные характеристики планктона свойственны мочажинам именно олиготрофных болот.

Таксономическое сходство зоопланктона мочажин бол. Шиченгское и бол. Алексеевское-1, несмотря на сходство их трофического статуса, незначительно (подтверждается величиной  $K_{sc}=0,32$ ). Возможно, это связано со значительной территориальной разобщённостью изученных болотных массивов (70 км между объектами) и некоторыми различиями в их генезисе.

Фауна мочажин верховых болот Вологодской обл. значительно богаче сходных вторичных водоёмов Карелии, выше и количественные показатели развития зоопланктеров.

Среднесезонные величины численности и биомассы зоопланктона в мочажинах бол. Шиченгское ( $491,0$  тыс.экз./м<sup>3</sup>,  $1,2$  г/м<sup>3</sup>) превышают таковые в мочажинах бол. Алексеевское-1 ( $120,3$  тыс.экз./м<sup>3</sup>,  $0,4$  г/м<sup>3</sup>), более чем в три раза. В сфагновых мочажинах Карелии гидрофауна исчисляется единичными экземплярами. По величинам численности и биомассы зоопланктон олиготрофных мочажин Вологодской обл. сходен с водоёмами ев- и мезотрофных болот Карелии (Филимонова, Белоусова, 1973).

Таким образом, состав и структура зоопланктона сфагновых мочажин связаны с абиотическими условиями и особенностями данного типа водных объектов болот. К таковым можно отнести небольшой объём воды при значительных колебаниях её уровня в течение вегетационного сезона, интенсивный рост и развитие растений [прежде всего, гидро- и гигрофильных сфагновых мхов], особые физико-химические характеристики болотных вод [низкие значения цветности, кислотности, общей минерализации, содержания карбонатов, фосфатов и ряда ионов]. В подобных условиях формируются специфические сообщества, в составе которых развиваются как эврибионтные, так и адаптированные к болотным местообитаниям организмы, имеющие преимущественно мелкие размеры. Структура зоопланктона мочажин может значительно различаться и зависит, прежде всего, от степени их обводнённости. Однако характер сезонной динамики развития отдельных групп зоопланктеров и их вклад в величины общих численности и биомассы сходны в изученных сфагновых мочажинах региона. Весной наибольшей численности достигают коловратки, в летний период в составе сообщества преобладают ракообразные, осенью с развитием второй генерации ярко выражено доминирование циклопов. Подобные закономерности выявлены для большинства таёжных водоёмов (Андроникова, 1996). Отличительной особенностью зоопланктона моховых мочажин является сравнительно высокие величины численности и биомассы осенью. Это связано с более благоприятным для организмов тепловым режимом, который формируется благодаря высокой теплоёмкости торфов.

В целом, моховые мочажины представляют собой один из типов смешанных водных объектов на болоте, формирующийся на последних этапах развития верховых болот в результате дифференциации болотного участка на положительные и отрицательные формы микрорельефа. При наличии замкнутых контуров в мочажинах создаются особые условия как места обитания: относительно небольшие размеры, застойность, мелководность, высокая степень зарастания, активное влияние гидрофильных сфагновых мхов,

характерный физико-химический состав болотных вод (высокая кислотность, низкие значения цветности, общей минерализации, содержания карбонатов, марганца, общего железа, фосфатов). Именно эти экологические условия в значительной степени определяют видовой состав, структуру и динамику водных сообществ мочажин.

### 4.2.3. Проточные топи

Топи являются самым специфическим типом водных объектов, характерным исключительно для болот. С гидробиологических позиций топи изучены недостаточно (см. раздел 1.2.1). Ниже, на примере бол. Шиченгское (Рисунок 4.13, А–Г), приведён анализ структуры и биоценозов топи за минеральными островами (группа проточных топей) – одной из наиболее слабо изученной группы топей (Романова, 1953).

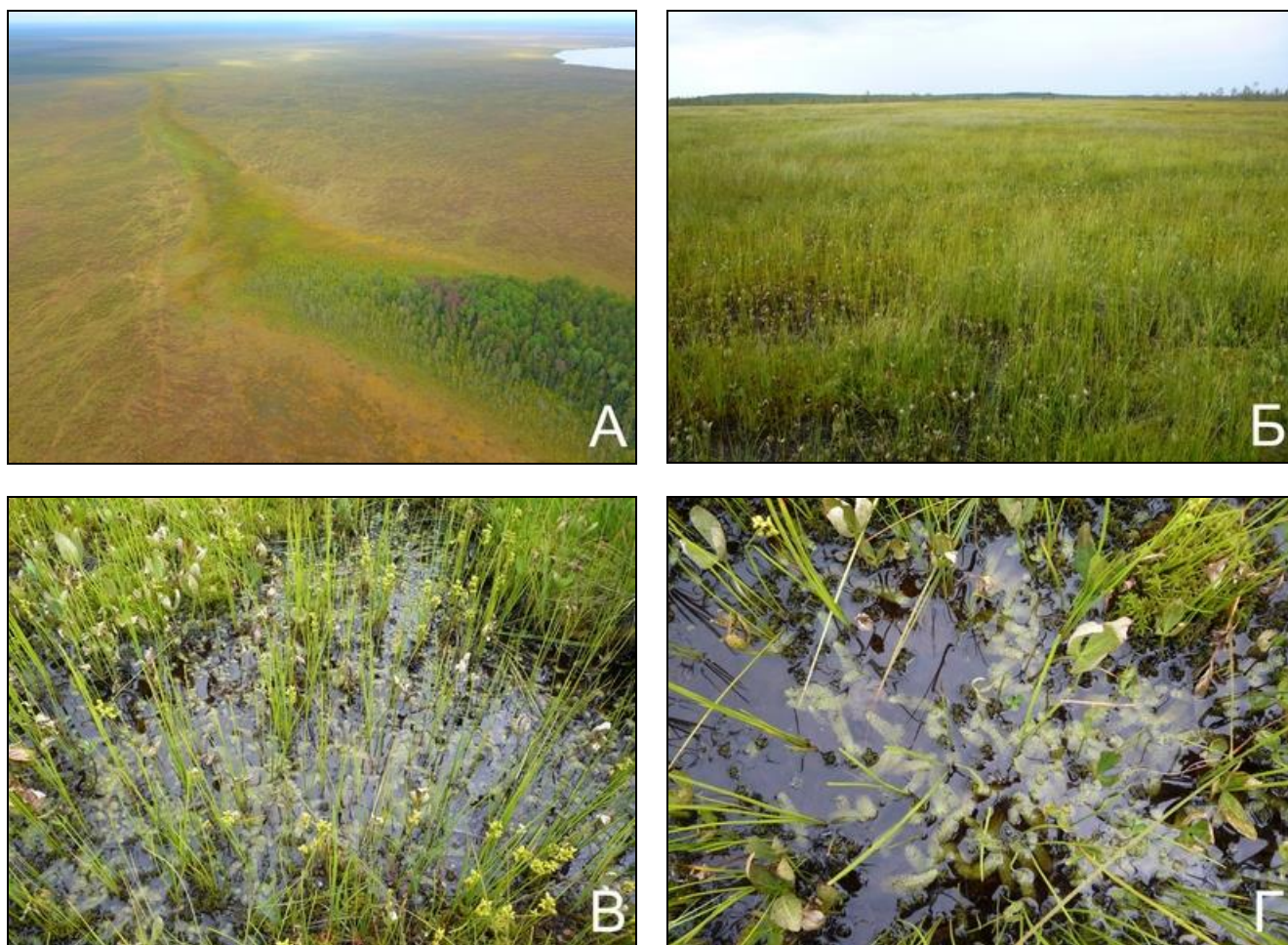


Рисунок 4.13. Проточная топь

*Примечание.* А – общий вид на проточную топь с высоты 100 м (бол. Шиченгское, Сямженский р-н, 2019), Б – проточная открытая топь (там же, 2015), В – травяно-пузырчатковые сообщества (там же, 2015), Г – обводнённые межкочья с *Utricularia intermedia* (там же, 2015) (© Д.А. Филиппов).

*История формирования.* Анализируемый болотный участок располагается близ внутриволотного минерального острова – урочища Берёзов Остров. Именно наличие

минерального острова и ложбины стока определяют как характер, так и направление развития растительного покрова проточной топи. Радиоуглеродный возраст придонных слоёв торфа на данном участке болота составляет  $7531 \pm 130$  лет (ИМКЭС-14С2130).

На начальном этапе (Рисунок 4.14, стадия I) этот участок формировали вахтово-осоково-хвощёвые ценозы с единичными деревьями *Pinus sylvestris* L. и *Picea* spp. По всей видимости, он представлял собой водоток со слабо развитой поймой [подобный характер ценозов был описан нами ранее в Вытегорском р-не (Филиппов, 2007г, 2008г)]. На второй стадии происходило уменьшение степени обводнённости топяного участка бол. Шиченгское, что привело к уменьшению роли хвоща, к увеличению – древесных пород (сосны, а также ели и берёзы). В травяном ярусе наиболее обильны *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*. Мхи малообильны (зафиксированы *Sphagnum centrale* и *S. obtusum*). На следующей стадии (III) в ценозы начинают внедряться олиготрофные виды (*Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum* и *S. majus*).



Рисунок 4.14. Динамика торфонакопления в проточной топи

(аналитик В.П. Денисенков)

Далее ( $4961 \pm 85$  лет назад (ИМКЭС-14С2124)) происходила смена растительности: облесённые евтрофные/отчасти мезоевтрофные осоково-болотнотравяные фитоценозы замещались мезо- и мезоолиготрофными. Так топь становится пущево-сфагнуовой ( $2300 \pm 170$  лет назад (ИМКЭС-14С2144)), но пока ещё сохраняются вахта и осоки (стадия IV), потом усиливается роль сфагнов (*Sphagnum divinum* и *S. majus*) и выпадают виды

болотного разнотравья (стадия V). Позднее продолжается формирование и развитие микрорельефа, участки становятся открытыми (древесный ярус отсутствует). На последней выделенной нами стадии (VI) сообщества начали формировать относительно недавно – 240±110 лет назад (ИМКЭС-14С2120), они имеют уже выраженную кочковато-топяную и реже кочковато-ковровую структуру.

Структура растительного покрова. В проточных топях складываются условия для формирования слабо выраженного микрорельефа. Местами его можно охарактеризовать как кочковато-топяной. Сходство между кочками, коврами, межкочьями и мочажинами внутри топи относительно невысокое ( $K_{sc}=0,62$ ). На кочках могут единично встречаться древесные растения (*Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*), редко – кустарники (*Salix myrsinifolia*), вполне типичны – кустарнички (*Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Empetrum hermaphroditum*) и травянистые растения (*Baeothryon alpinum*, *Carex chordorrhiza*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Epilobium palustre*, *Phragmites australis*, *Comarum palustre*, *Scheuchzeria palustris*), а также мхи (*Polypodium strictum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum* и ряд др.). В понижениях проточной топи произрастают, как правило, более влаголюбивые виды. В отличие от кочек здесь встречаются *Carex irrigua*, *C. limosa*, *Calla palustris*, *Eriophorum angustifolium*, *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica*, *D. × obovata*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Hammarbya paludosa*, *Pedicularis palustris*, *Galium palustre*, а также гидрофильные мхи (*Sphagnum flexuosum*, *S. fallax*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. subsecundum*, *S. cuspidatum*, *Warnstorfia fluitans*) (Филиппов, Бойчук, 2015; Филиппов, 2015ж).

В целом, современные ценозы безлесных участков топи слагают виды евтрофного болотного разнотравья (*Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Carex irrigua*, *Utricularia intermedia*), виды широкой экологической амплитуды (*Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Chamaedaphne calyculata*), а также виды, характерные для олиготрофных болотных участков (*Rhynchospora alba*, *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Drosera anglica*, *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*). Как правило, в межкочьях и мочажинах проточной топи формируются и имеют широкое распространение очеретниковые, болотнотравяные, болотнотравяно-сфагновые, осоково-сфагновые и пузырчатковые сообщества.

Болотные воды и грунты. Болотные воды проточной топи бол. Шиченгское по своим физико-химическим характеристикам находятся между болотным ручьём и сфаг-



новой мочажинной. Как правило, воды слабокислые (в среднем  $pH=5,4$ ), ультраполигу-  
мозные (средние значения цветности  $273^\circ$ ), маломинерализованные (в среднем  $157$   
мг/л), прогреваются несколько сильнее, чем в ручье и слабее, нежели в мочажине (в ана-  
логичные периоды на  $1-2^\circ C$ ). Для топи характерно высокое (по сравнению с другими  
типами водных объектов болота) содержание ионов марганца и железа, а также нитрат-  
иона. Как и для всех остальных болотных водных объектов в воде практически нет хло-  
ридов и сульфатов ( $<10$  мг/л). Относительно высокие средние значения перманганатной  
окисляемости ( $65$  мгО/л) свидетельствуют о более интенсивных продукционных про-  
цессах внутри проточной топи, нежели в ручье или мочажине (Филиппов, 2014а). Кон-  
кретные значения основных гидрохимических характеристик топи представлены ниже  
(Таблица 4.11).

Таблица 4.11 – Гидрохимическая характеристика топи (по: Philippov, Yurchenko, 2020)

Параметры	Год отбора	май	июнь	июль	август	сентябрь
Температура, °C	2012	13	16	18	13	9
	2013	15	–	19	–	12
	2014	21	–	18	–	11
Цветность, градусы	2012	269	210	286	310	173
	2013	162	–	328	–	153
	2014	387	–	403	–	292
Минерализация, мг/л	2012	76,8	114,0	170,7	205,0	118,4
	2013	90,5	–	314,8	–	183,5
	2014	132,4	–	182,7	–	139,5
pH	2012	4,9	5,5	5,3	5,2	5,1
	2013	5,6	–	5,7	–	5,8
	2014	5,7	–	5,6	–	5,2
Перманганатная окисляемость, мгО/л	2012	45,6	46,4	64,8	96,8	45,2
	2013	27,2	–	72,8	–	84,0
	2014	77,0	–	74,0	–	80,0
Карбонаты, мг/л	2012	9,0	6,0	12,0	18,0	9,0
	2013	12,0	–	78,0	–	42,0
	2014	18,0	–	78,0	–	68,0
<i>Содержание ионов, мг/л</i>						
Марганец	2012	0,21	0,34	0,49	0,29	0,24
	2013	0,32	–	0,48	–	0,40
	2014	0,79	–	0,25	–	0,16
Железо общее	2012	5,35	4,20	9,70	2,50	1,40
	2013	1,38	–	16,90	–	2,81
	2014	12,14	–	12,97	–	7,73
Нитрат-ион	2012	0,2	0,9	0,4	1,1	0,3
	2013	0,5	–	0,4	–	0,45
	2014	0,2	–	0,35	–	0,5
Фосфаты	2012	0,14	<0,05	0,39	1,51	0,23
	2013	<0,05	–	<0,05	–	<0,05
	2014	0,07	–	0,06	–	0,15
Хлориды	2012	<10	–	<10	–	<10
Сульфаты	2014	<10	–	<10	–	<10

*Примечание.* Прочерк (–) означает, что анализ в данный период не проводился.

Верхние горизонты залежей проточной топи сложены пушицевыми переходными, пушицево-сфагновыми, сфагновыми и комплексными верховыми торфами. Торфа характеризуются как переходные грунты, так как с одной стороны значения рН (4,5), степень разложения (5–10%) и высокая ёмкость поглощения характерны для верховых почв, с другой – содержание подвижных металлов (Cu=2,34 мг/кг, Mn=233,13 мг/кг, Fe=356,63 мг/кг) свойственно низинным торфам (Романис, Филиппов, 2015).

Планктонные биоценозы. Проточная топь бол. Шиченгское характеризуется высокими значениями фотосинтетических пигментов в воде. Так содержание хлорофилла “a” варьировало в широком диапазоне (3–165 мкг/л), что обусловлено существенными колебаниями уровня болотно-грунтовых вод и их физико-химическим составом. Топь может быть охарактеризована как евтрофный водный объект. В составе фитопланктона топи данного болота нами зафиксировано 62 вида с внутривидовыми таксонами (Стерлягова и др., 2016; Philippov *et al.*, 2021). Доминирующий комплекс альгоценозов топи был сходен с таковым сфагновых мочажин и состоял из *Eunotia paludosa*, *E. nymanniana*, *Cocconeis lineata*, *Frustulia saxonica*, *Kobayasiella parasubtilissima*, *Spirogyra* sp., *Closterium striolatum*. Биомасса водорослей в топи в июле 2015 г. составила 14,8 г/л и формировалась в основном за счёт Streptophyta.

Бактериальные параметры топи были выше (но в целом близки), чем в ручье и ниже, нежели в мочажинах. Так в 2013 и 2014 гг. на бол. Шиченгское средняя за сезон численность бактерий в топи составляла  $7,2 \times 10^6$  кл./мл, а биомасса – 289 мгС/м<sup>3</sup>. Наименьшие значения общей численности и биомассы были весной ( $1,3–1,4 \times 10^6$  кл./мл и 28–42 мгС/м<sup>3</sup>), в июле они достигали наибольших величин ( $11,7–12,9 \times 10^6$  и 513–680), а к осени снижались ( $6,8–9,1 \times 10^6$  и 190–281). Подобную динамику показателей развития бактериальных сообществ мы связываем с существенным колебанием уровня болотных вод в топи и снижением объёма воды (=обводнённости) в данных водных объектах в середине и второй половине лета. В основном бактериопланктон был представлен одноклеточными клетками (77–95% численности и 65–92% биомассы). Палочки достигали относительно высокой численности в июле 2013 г. (12%) и 2014 г. (10%), а биомассы – в июне 2012 г. (16%), мае и июле 2013 г. (10 и 26%), а также в 2014 г. (10–18%). Бактерии, ассоциированные с детритом, составляли значимую долю общей численности в июне 2012 г. (12%), сентябре 2013 г. (14%) и 2014 г. (11%), а в биомассе – в июне 2012 г.

(13%). Нити были минорным компонентом (за исключением мая 2014 г, когда они составляли 14% общей биомассы). Микроколонии не вносили в численность и биомассу микробного сообщества существенного вклада. Вирусы не оказывали существенного прямого влияния на бактериопланктон, лизируя  $\leq 7,8\%$  бактериальной продукции (Стройнов, Филиппов, 2017a, с доп. и уточн.) (см. также раздел 3.6.2 настоящей работы).

В составе зоопланктона проточной топи бол. Шиченгское зафиксирован 51 вид гидробионтов (Rotifera – 24, Cladocera – 17, Copepoda – 10) (Philippov *et al.*, 2021). В отдельные сезоны было обнаружено от 30 до 42 видов планктонных организмов. Видовое богатство зоопланктона в проточных топях меняется на протяжении вегетационного сезона: весной преобладают коловратки, в середине вегетационного сезона – ветвистоусые, осенью – веслоногие ракообразные. Наибольшее количество видов в сообществе отмечено весной, среднее число видов в единичной пробе в этот период составляет  $19 \pm 2$ . В летне-осенний период данный показатель изменялся с  $14 \pm 1$  до  $16 \pm 1$ .

Зоопланктон проточной топи характеризуется высоким видовым разнообразием. Средние за период наблюдений значения индекса Шеннона, рассчитанные по численности, составляют  $3,4 \pm 0,08$  бит/экз., по биомассе –  $3,0 \pm 0,07$  бит/г. При этом значения индекса в разные сезоны и годы исследований достоверно не различались. Относительная выравненность сообщества зоопланктона топи подтверждается и средними значениями индекса доминирования Симпсона ( $0,16 \pm 0,01$  по численности,  $0,20 \pm 0,01$  по биомассе).

Наибольшими показателями встречаемости в составе зоопланктона топи характеризовались коловратки (*Conochilus unicornis*, *Dissotrocha aculeata*, *Lecane scutata*, *Testudinella emarginula*). Среди ракообразных высокая встречаемость ( $\geq 70\%$ ) была свойственна лишь трём видам (*Alona guttata*, *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*). Целый ряд организмов был обнаружен лишь однажды. Большинство из них отмечаются часто и в водных объектах неболотного генезиса (*Asplanchna priodonta*, *Trichocerca brachyura*, *Acroperus harpae*, *Sida crystallina*, *Eudiaptomus gracilis*). Сходная встречаемость в составе планктона топи свойственна болотным, преимущественно ацидофильным, видам (*Lecane stichaea*, *Trichotria truncata*, *Chydorus ovalis*, *Streblocerus serricaudatus*), обитателям зарослей (*Lepadella ovalis*, *Monommata longiseta*, *Cyclops strenuus*) и эврибионтам в водоёмах таёжной зоны (*Testudinella patina*, *Trichotria pocillum*, *Chydorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus*, *Mesocyclops leuckarti*).

Таксономическая структура сообщества топи бол. Шиченгское схожа с таковой в

обводнённых мочажинах мезоолиготрофных болот Респ. Карелия (Белоусова, Филимонова, 1973; Филимонова, Козлова, 1974). Общими для сравниваемых водных объектов являлись преимущественно болотные виды (сем. Notommatidae, *Alonella excisa*, *Acantholeberis curvirostris*, *Scapholeberis microcephala*, *Diacyclops nanus*).

За трёхлетний период наблюдения средние величины численности зоопланктона топи составляли  $834 \pm 97$  тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $3,09 \pm 0,44$  г/м<sup>3</sup>. Близкие по значениям среднесезонные показатели плотности гидробионтов в болотных водоёмах (при схожей таксономической структуре микрофауны) были ранее отмечены в сильнообводнённых мочажинах евтрофно-мезотрофных болот Карелии (Белоусова, Филимонова, 1973; Филимонова, Козлова, 1974). В 2012 и 2013 гг. средневегетационные значения количественных показателей достоверно не различались. В 2014 г. численность и биомасса зоопланктеров достоверно увеличивались, составляя  $1402 \pm 132$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $4,57 \pm 0,64$  г/м<sup>3</sup>, соответственно (Рисунок 4.15). Вероятно, подобные межгодовые изменения показателей развития планктона связаны в значительной степени с колебаниями уровня болотно-грунтовых вод в течение сезона (2012 г. – +20...–5 см, 2013 г. – +25... – 5 см, 2014 г. – +10...–8 см).

Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона в 2012 г. и 2014 г. характеризовалась одним весенним максимумом. В 2013 г. уровень развития зоопланктона в мае был сравнительно низкий, что связано с малым количеством талой воды. В летне-осенний период численность и биомасса организмов топи меняется незначительно. Лишь в августе отмечается достоверное снижение количественных показателей зоопланктона до  $251 \pm 109$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $0,39 \pm 0,12$  г/м<sup>3</sup> (Рисунок 4.15).

Подобная сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона в целом не характерна для водоёмов/водотоков таёжной зоны (Андроникова, 1996) и, вероятно, связана с особенностями гидрологического режима топей. В летний период для этих водных объектов характерно замедление стока воды и снижение её уровня и объёма, что определяет уменьшение жизненного пространства гидробионтов. В таких условиях увеличивается плотность организмов в единице объёма воды, что ранее отмечалось нами и в других типах водных объектов болот (Лобуничева, Филиппов, 2009; Зайцева и др., 2016; Lobunicheva, Philiprov, 2011). Однако, в проточной топи существенное влияние на структуру и уровень развития гидробионтов оказывает пузырьчатка средняя (см. раздел 3.8.5.2 наст. работы). В середине лета плотность побегов *Utricularia intermedia* наиболь-

шая, а численность жертв в ловчих пузырьках максимальная за весь вегетационный сезон что обуславливает значительное сокращение количества организмов в водоёме (Зайцева и др., 2014).

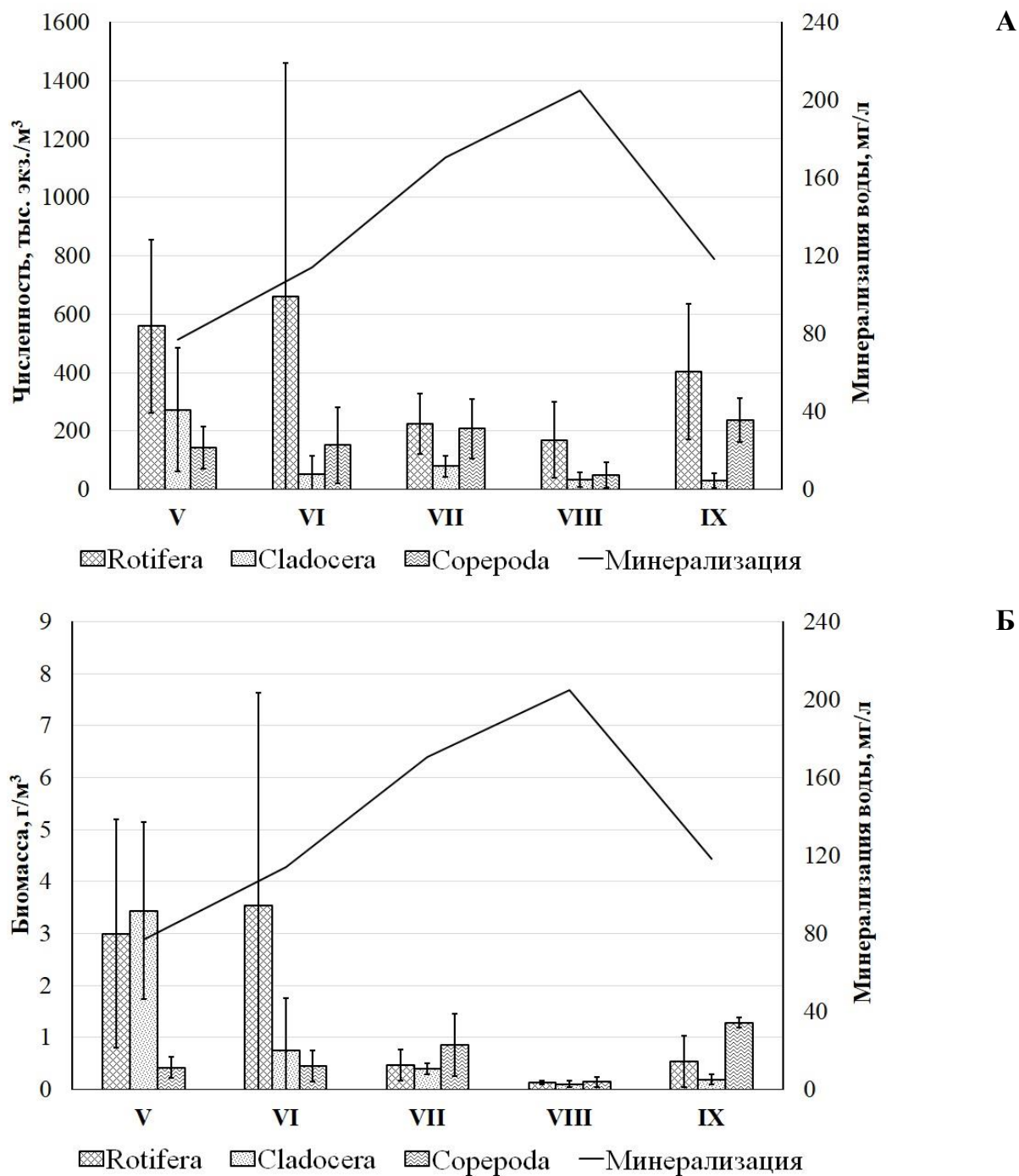


Рисунок 4.15. Сезонная динамика средних численности (А) и биомассы (Б) зоопланктона проточной топи в 2012 г.

Примечание. Планки погрешностей обозначают величину стандартного отклонения.

Несмотря на различия количественных показателей в разные годы наблюдений, соотношение разных групп зоопланктёров было сходно (Рисунок 4.15). Коловратки составляли основу численности на протяжении всего вегетационного сезона. В июле и

сентябре в сообществе увеличивалась роль циклопов, что совпадает с периодом появления особей первой и второй генераций этих ракообразных. Комплекс доминирующих видов зоопланктона проточной топи бол. Шиченгское был постоянен и состоял из типичных болотных организмов (*Conochilus unicornis*, *Dissotrocha aculeata*, *Testudinella emarginula*, *Alona guttata*, *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*).

Таким образом, зоопланктон проточной топи бол. Шиченгское характеризуется высокими значениями видового богатства (51 вид) и количественными показателями. Средняя за весь период исследований численность гидробионтов топи составила  $834 \pm 97$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, при биомассе  $3,09 \pm 0,44$  г/м<sup>3</sup>. Сезонная динамика зоопланктона топи характеризуется максимумом численности и биомассы в весенний период и уменьшением этих характеристик в конце лета. Коловратки составляли основу сообществ на протяжении всего сезона, тогда как в июле и сентябре повышалась роль циклопов. Комплекс доминирующих видов зоопланктона топи был постоянен и состоял из типичных болотных организмов. В отличие от других типов болотных водных объектов, где особенности динамики водных сообществ определяются преимущественно гидрологическими и микроклиматическими условиями, в проточной топи прослеживается влияние на структуру зоопланктона хищного растения *Utricularia intermedia*, выражающееся в выедании беспозвоночных. Роль пузырчатки усиливается во второй половине лета, когда само растение активно развивается: благодаря фотосинтезу набирает фитомассу, а за счёт понижения общего уровня болотно-грунтовых вод в топи имеет возможность более активно потреблять «сконцентрированный» в межкочьях зоопланктон.

Водные макробеспозвоночные. В проточной топи бол. Шиченгское зафиксировано 43 вида макробеспозвоночных (13–27 видов за сезон (в среднем – 19)) (Ивичева, Филиппов, 2017). В топи отмечено наибольшее число видов насекомых (35), из которых 19 – хирономиды и 10 – других видов Diptera. Пиявки для этого типа водного объекта не характерны. Только здесь встречаются представители двукрылых сем. Dolichopodidae, Tabanidae, Muscidae, а также лимонииды *Antocha vitripennis* (Meigen) и *Pilaria* sp. Сообщества топей имеют низкую биомассу при высокой численности (связано с преобладанием в составе бентоса небольших по размерам видов). Более 70% численности составляют двукрылые, представленные преимущественно хирономидами и мокрецами. В 2012 и 2013 гг. весной и летом доминировали хирономиды *Tanytarsus* sp., осенью – *Polypedilum scalaenum* (Schrank). В 2014 г. весной преобладали представители подсе-

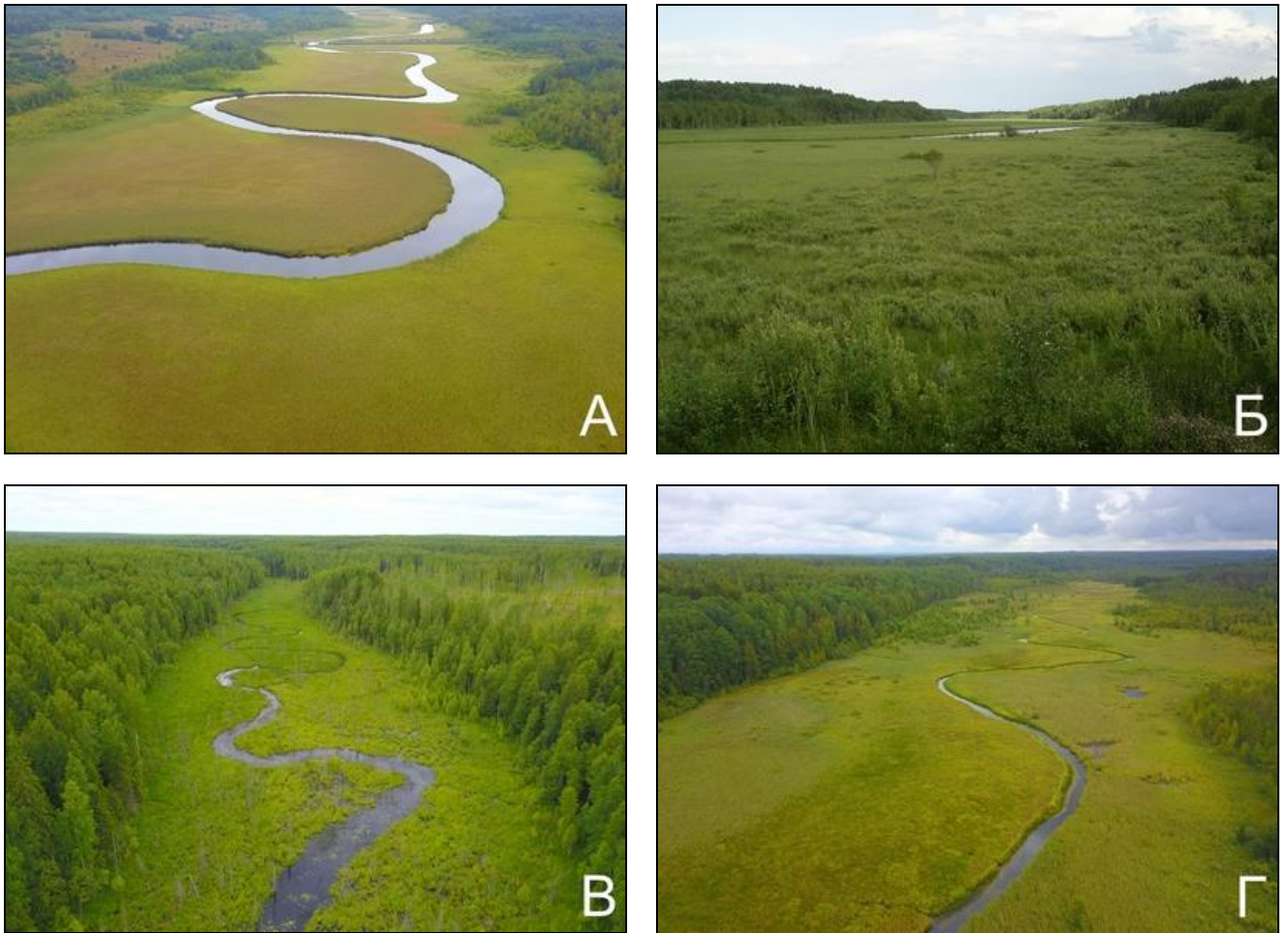
мейства Tanypodinae, в остальные периоды – подсемейства Orthocladinae. Олигохеты составляли >40% биомассы (преобладал крупный вид *Lumbriculus variegatus* (Müller)) (см. раздел 3.7 наст. работы).

Таким образом, топи представляют собой отдельный тип из группы смешанных водных объектов на болотах, формирующихся в ложбинах стока в ходе эволюции собственно болотных массивов (следовательно, они вторичны по происхождению). На современном этапе проточная топь имеет комплексность (кочковато-топяной и кочковато-ковровую структуру) и минеротрофный (преимущественно мезотрофный) характер. Важнейшими абиотическими условиями, определяющими структуру и динамику гидробиоценозов топи, являются относительно небольшие размеры межкочечных пространств, содержащих малые объёмы свободной воды, выраженные сезонные колебания уровня болотно-грунтовых вод, а также их физико-химический состав (слабокислые, ультраполигумозные, маломинерализованные воды). Топи, по сравнению с типичными водными объектами, имеют более высокую степень зарастания и в них начинает проявляться средообразующая роль ряда ключевых видов растений: одни оказывают косвенное влияние на водные ценозы (сфагновые мхи закисляют среду), а другие – прямое (пузырчатка «поедает» беспозвоночных).

#### **4.2.4. Заливаемые поймы**

В данном случае речь идёт о заливаемых поймах в болотном ландшафте (Мазинг, 1994). Пойменные болота, несмотря на широкое географическое распространение, можно уверенно назвать одним из наиболее слабо изученных типов болотных массивов (см. раздел 1.2.1). Ниже изложены результаты исследований заливаемых пойм южной части бассейна Онежского озера и некоторых других частей Вологодской обл. (Рисунок 4.16).

*История формирования.* Начало развития торфяных болот в поймах рек на северо-западе Вологодской обл. началось в середине подстадии потепления бореала и продолжилось в атлантике. Наши исследования показали, что радиоуглеродный возраст придонных слоёв для пойменных участков бол. Тимховское (пойма р. Палая) составляет  $9721 \pm 230$  лет (ИМКЭС-14С2132), бол. Илекса (пойма р. Илекса) –  $7730 \pm 140$  лет (ИМКЭС-14С2133), бол. Крестенское (пойма р. Андома) –  $6678 \pm 250$  лет (ИМКЭС-14С2128).



**Рисунок 4.16. Заливаемые поймы (в болотном ландшафте)**

*Примечание.* А, Б – болото в пойме р. Илекса (Вытегорский р-н, 2019 и 2006), Б – болото в пойме р. Сиеньга (Вожегодский р-н, 2019), В – болото в пойме р. Поврека (Вытегорский р-н, 2019) © Д.А. Филиппов).

Вертикальная структура почвенного профиля [отражает пространственную структуру экосистемного уровня (Мазинг, 1994)] заливаемых участков болотных ландшафтов характеризуется постоянным осадконакоплением (преимущественно торф, а также глина и песок) (Рисунок 4.17, Рисунок 4.18).

На пойменных болотах вологодского Прионежья (на основе включённых в анализ 605 торфяных образцов) выявлено 39 видов торфа. Основными торфообразователями выступают *Phragmites australis*, *Carex cespitosa*, *C. lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Betula*, реже *Carex rostrata*, *C. acuta*, *Drepanocladus* (*Warnstorfia*), *Calliergon*, *Sphagnum* sect. *Subsecunda* и некоторые др.



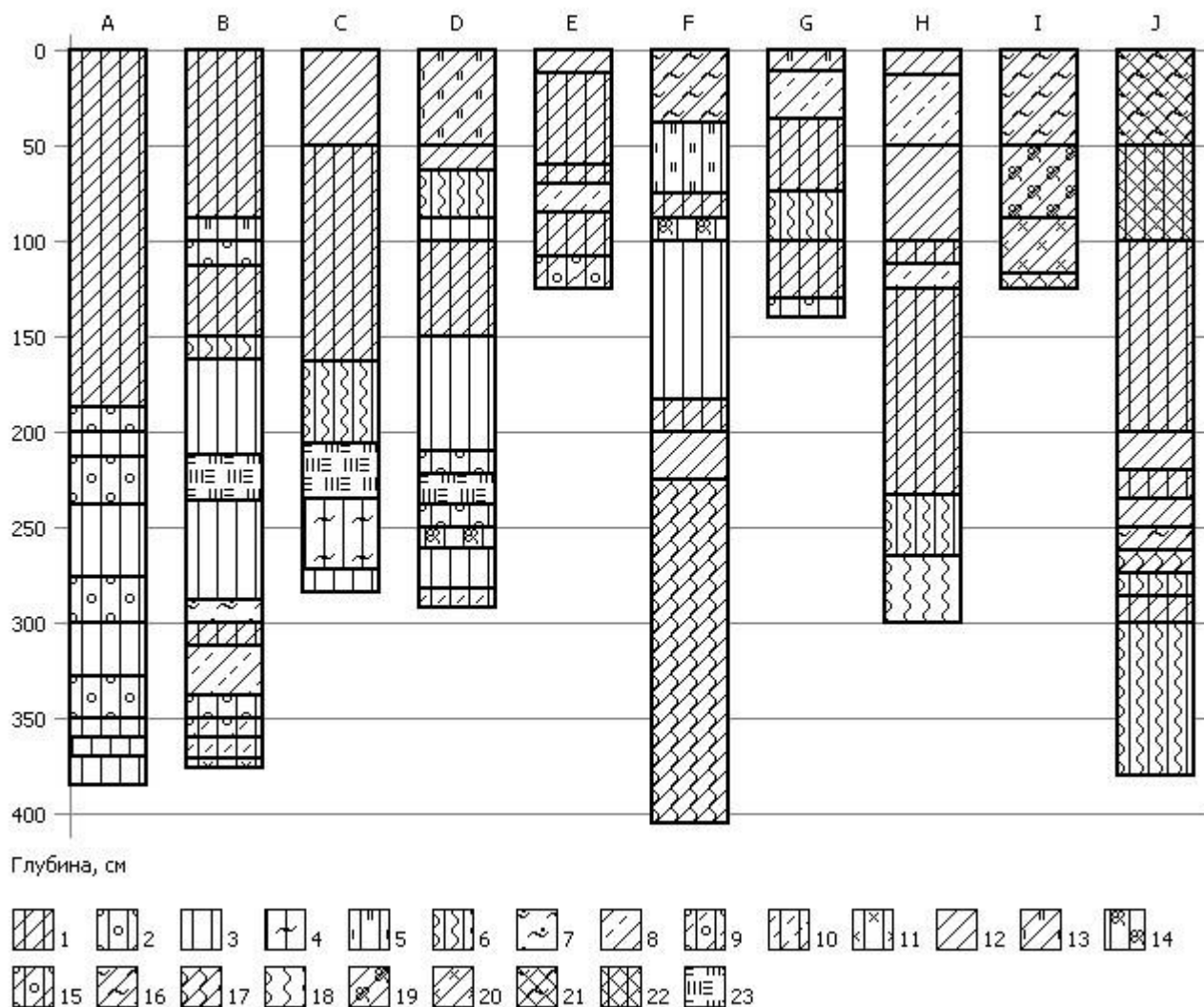


Рисунок 4.17. Отдельные стратиграфические колонки пойменных болот

*Условные обозначения.* Низинные виды торфа (1–20): 1 – древесно-осоковый, 2 – берёзовый, 3 – древесный, 4 – древесно-сфагновый, 5 – древесно-травяной, 6 – древесно-тростниковый, 7 – тересовый, 8 – осоково-гипновый, 9 – берёзово-гипновый, 10 – древесно-гипновый, 11 – древесно-хвощёвый, 12 – осоковый, 13 – осоково-травяной, 14 – древесно-вахтовый, 15 – берёзово-осоковый, 16 – осоково-сфагновый, 17 – осоково-тростниковый, 18 – тростниковый, 19 – осоково-вахтовый, 20 – осоково-хвощёвый. Переходные виды торфа (21–22): 21 – осоково-сфагновый, 22 – древесно-осоковый. Другое: 23 – глина.

Торфа низинного типа распределились по группам следующим образом: древесная группа (76 образцов, 4 вида), древесно-травяная (267, 15), древесно-моховая (7, 2), травяная (144, 9), травяно-моховая (60, 8). Обращает внимание слабая представленность древесно-моховой и травяно-моховой групп, а также отсутствие в структуре залежей торфов моховой группы. В десятку ведущих видов торфов (59,6% анализируемых образцов) вошли: древесно-тростниковый (8,9%), древесно-осоковый и осоковый (8,6%), осоково-тростниковый (8,3%), древесно-осоково-тростниковый (5,7%), берёзово-сосновый (4,7%), берёзово-тростниковый (4,1%), осоково-гипновый (4,0%), берёзовый (3,8%), древесный (3,0%). Торфа переходного типа не характерны для пойменных болот и встречаются крайне редко.

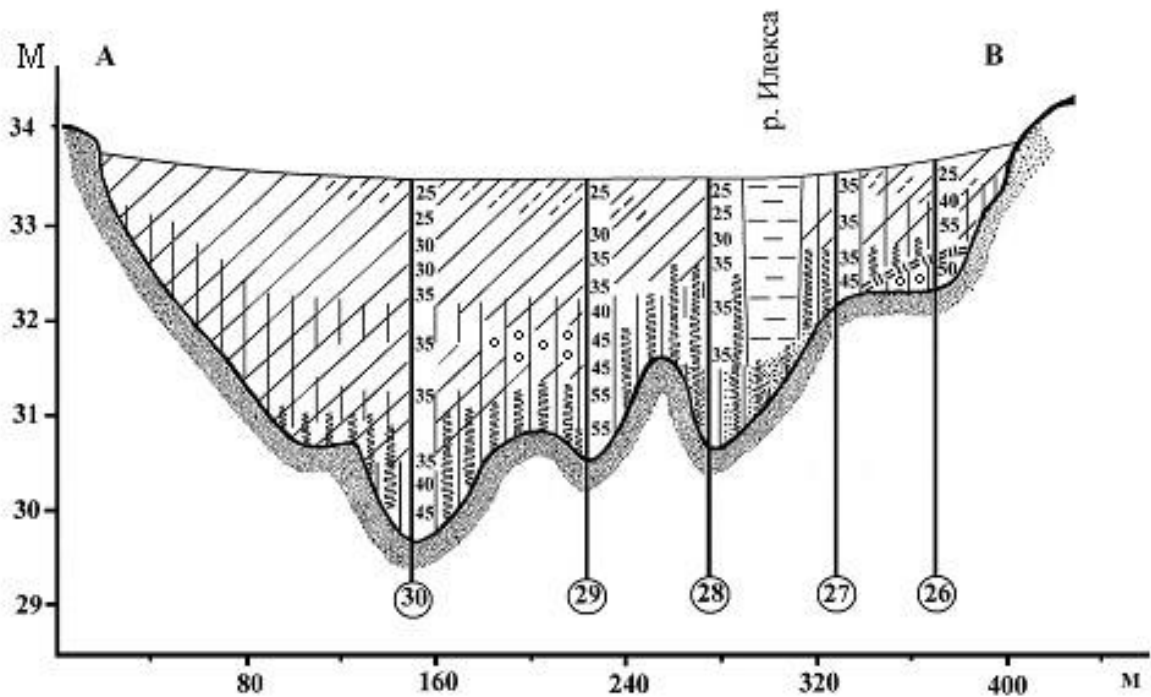
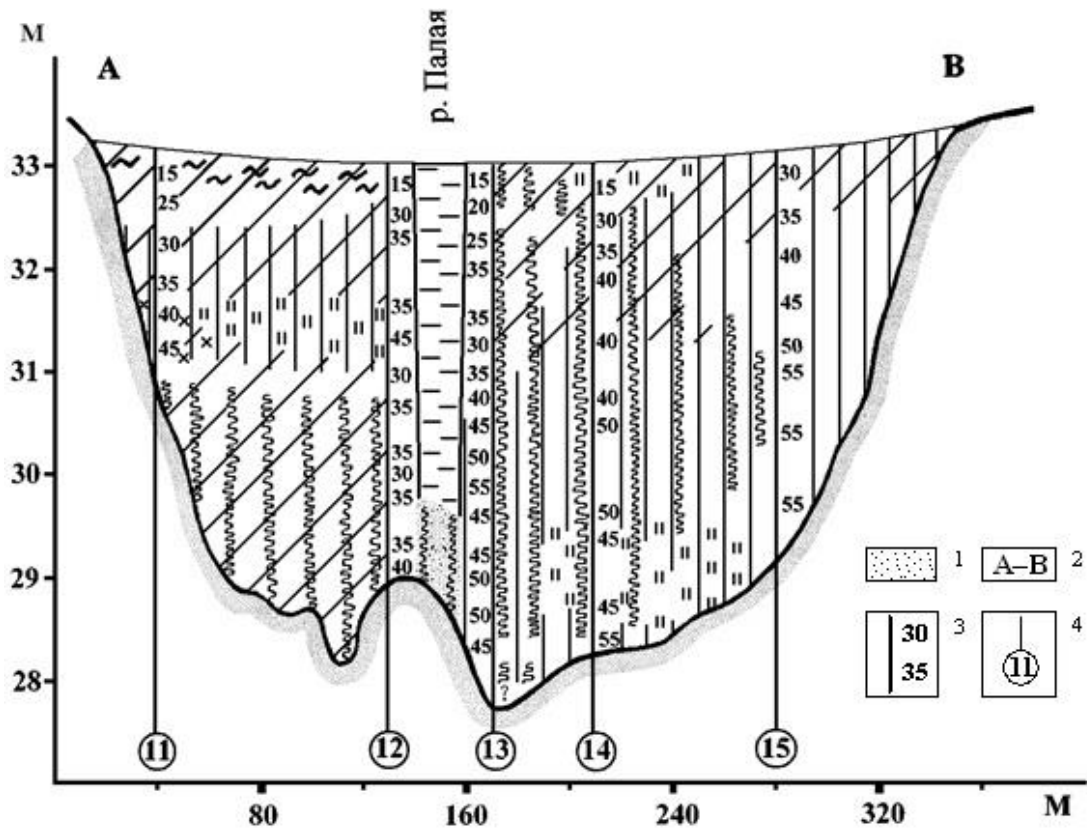


Рисунок 4.18. Стратиграфический профиль бол. Тимховское (1) и бол. Илекса (2)

*Примечание.* Обозначения видов торфа приведены выше (см. примечание к Рисунку 4.17). Условные обозначения: 1 – песок; 2 – направление профиля; 3 – степень разложения; 4 – номер скважины.

Наиболее разложившимися являются торфа древесной (в среднем 46%) и древесно-моховой (44%) групп низинного типа, а наименьшие – травяно-моховой группы (25,5%), которые приурочены к верхним горизонтам залежи. Средняя видовая насыщенность

конкретных видов торфа колеблется в пределах 8–18 таксонов, причём наименьшие (9–10) показатели у древесных и древесно-травяных торфов. У древесно-моховых, травяных и травяно-моховых среднее видовое богатство торфов чуть более 13 таксонов.

Торфяные залежи пойменных болот относятся к низинному типу и представлены, в основном, следующими видами: древесный, древесно-осоковый, древесно-тростниковый, осоково-травяно-сфагновый.

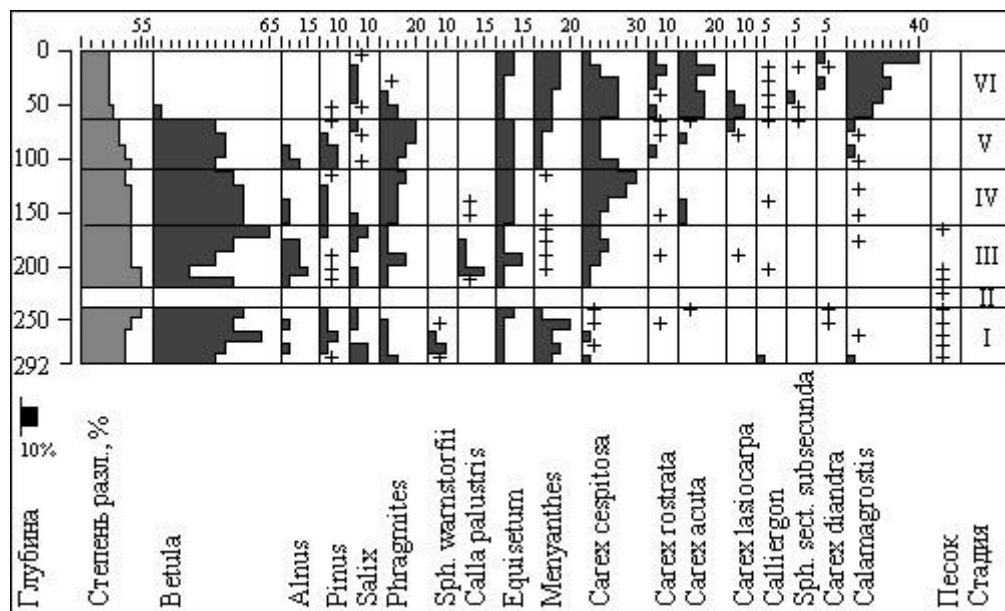


Рисунок 4.19. Динамика осадконакопления на болоте в пойме р. Чунд-ручей (аналитик Н.В. Стойкина)

На болотах смены фитоценозов в процессе развития сопровождаются сменой пластов торфяной залежи. Интересной особенностью пойменных болот является наличие постоянного осадконакопления с участием минеральных примесей, которое хорошо выражено, например, на болоте в пойме р. Чунд-ручей (Рисунок 4.19). Развитие данного участка характеризуется 6 стадиями. На I стадии формируются сообщества с доминированием *Betula* и *Menyanthes*. Далее следует перерыв в торфонакоплении, который замещается стадией активного отложения глины, слой которой составляет на данном болоте 15–25 см (II). Её сменяет древесная (III) стадия (в основном *Betula*, достаточно обильна *Alnus*) из травянистых растений отмечаются *Carex cespitosa*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*. Почти все горизонты I и III стадий связаны с влиянием аллювиальных процессов, что подтверждается наличием минеральных частиц (песка) в образцах. На следующем этапе среди торфообразователей доминируют *Betula* и *Carex cespitosa* (IV), а несколько позднее (V стадия) начинает уменьшаться роль *C. cespitosa* и увеличивается доля *Phragmites*. На последнем (VI) этапе древесные породы почти не представлены в

торфе, в сообществе доминируют травянистые растения (*Calamagrostis*, *Carex acuta*, *C. cespitosa*, *Menyanthes*, *Equisetum*).

Таким образом, наблюдается не только прерывистость в торфонакоплении, но и достаточно чётко выраженная закономерность «недавнего» перехода пойменных болот в травяную и травяно-моховую стадии. Однако, есть и другие варианты формирования пойменных болот (Филиппов, 2010а). Например, на территории Кирилловского ландшафтного р-на (НП «Русский Север») болота образуются в озеровидных поймах и поэтому для них характерен ряд лимногенных стадий, что отражается в наличии сапропелевидных торфов с повышенной долей участия гидрофитов (Рисунок 4.20).

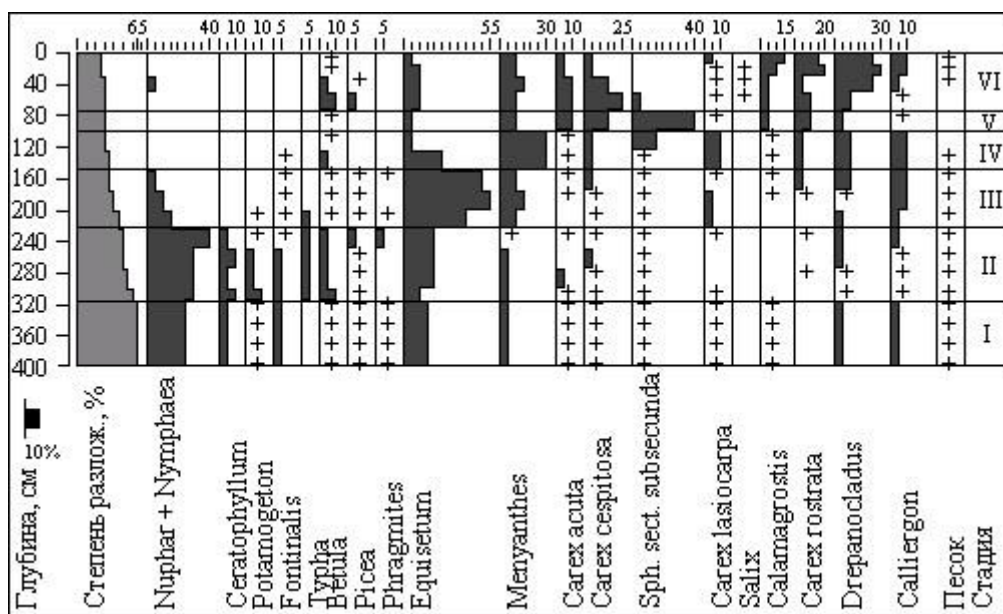


Рисунок 4.20. Лимногенный вариант динамики болота в пойме р. Малая Ухтомица (аналитик Н.В. Стойкина)

Для выяснения основных направлений развития и смен торфов на пойменных болотах вологодского Прионежья были использованы данные, отобранные автором в ходе собственных исследований. Всего было выявлено 230 смен видов торфов, из которых только 25 видов смен повторились более двух раз. Глубина скважин от 0,9 до 5,0 м (в среднем составляла 3,1 м). Результаты анализа представлены в обобщённой схеме последовательности смен видов торфов (Рисунок 4.21).

Анализ показал, что на заливаемых болотах Прионежья в подавляющем большинстве случаев процесс развития, хотя бы на одном из этапов, был связан с наличием древесной стадии. Развитие идёт в направлении от древесных и древесно-травяных сообществ через древесно-тростниковые и древесно-осоковые к осоковым и осоково-тростниковым и лишь на последних стадиях идёт замещение осоково-травяными, осоко-

во-травяно-моховыми ценозами. Смена «древесных» стадий «травяными» может объясняться похолоданием, увеличением влажности, повышением базиса эрозии (Елина и др., 2000), и хозяйственной деятельностью (вырубки, сенокошение, гари) (Юрковская, 1992). Одной из тенденций является переход отдельных участков, слабо подверженных влиянию полых вод, в мезотрофную стадию, отражающийся в формировании в верхнем горизонте переходных торфов с участием сфагновых мхов.

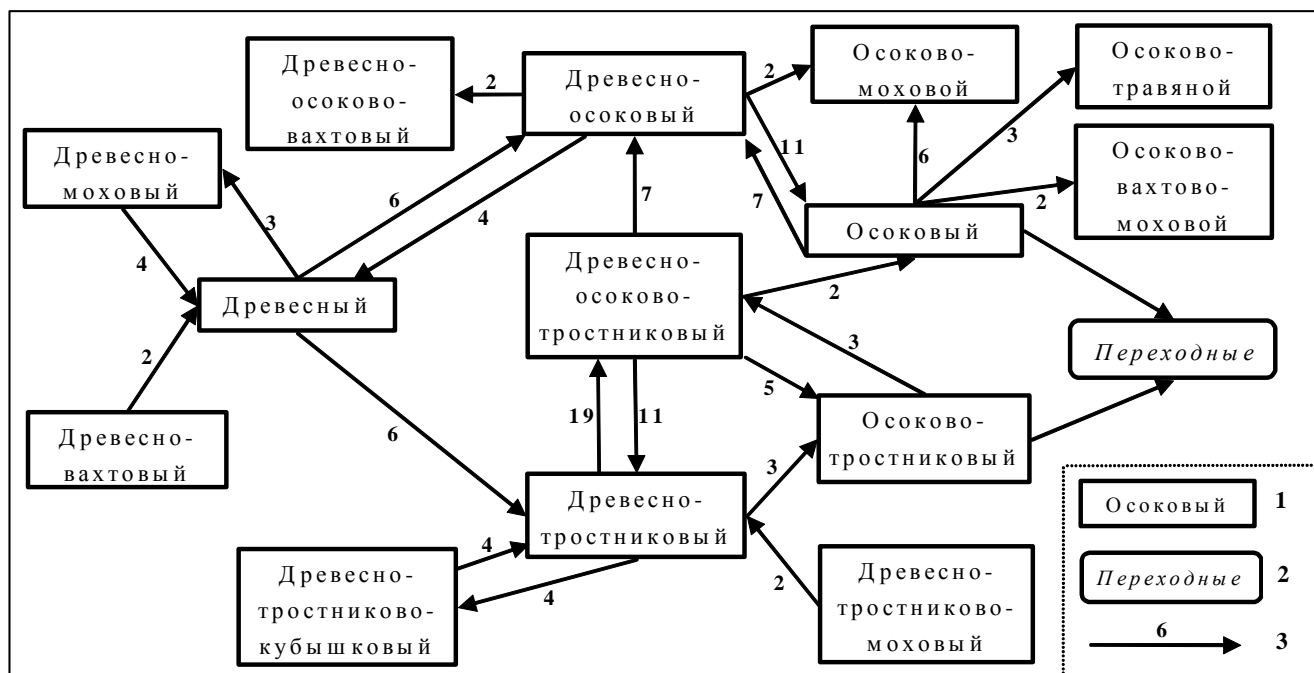


Рисунок 4.21. Основные направления смен видов торфов пойменных болот

Примечание. 1 – низинные торфа; 2 – переходные торфа; 3 – направление и количество отмеченных смен.

*Структура растительного покрова.* Для болот пойм малых и отчасти средних рек характерно сочетание признаков пойменных экотопов (пойменное положение в рельефе, аллювиальные и поемные процессы) и болот (обильное увлажнение, влаголюбивая растительность и торфонакопление). По классификации Б.М. Миркина (1974) изученные пойменные болота относятся к типу торфянистых неразвитых равнинных пойм; по классификационной схеме растительного покрова болотных массивов Т.К. Юрковской (1992) – к типу бореальных осоковых и гипново-осоковых мезоевтрофных восточноевропейских болот.

В отличие от пойм сегментно-гивистого класса [располагающихся в основном в поймах крупных рек, занимающих большие площади, характеризующихся сформированными, вследствие энергично протекающей аккумуляции аллювия, экологогенетическими зонами] на неразвитых поймах пространственная дифференциация выражена слабо и поэтому материалы дистанционных съёмок травяных пойменных земель

почти не поддаются дешифровке. Пространственную структуру [под которой понимается закономерное размещение сообществ и их элементов в горизонтальном и вертикальном направлениях] неразвитых пойменных болот можно проследить исключительно на уровне растительного покрова, по направлению от русла реки к окрайке болота.

На пойменных болотах повышенная влажность прирусловой части способствует формированию неширокой (0,5–3(5) м) прибрежно-водной полосы. На северо-западе Вологодской обл. она сформирована 6 ассоциациями: *Carex acuta*–*Equisetum fluviatile*; *Carex lasiocarpa*–*Menyanthes trifoliata*; *Equisetum fluviatile*–*Comarum palustre*; *Iris pseudacorus*–*Equisetum fluviatile*; *Phragmites australis*–*Carex acuta*; *Typha angustifolia*–*Phragmites australis*, в которых велика роль видов прибрежной, прибрежно-болотной, водно-болотной фитоценологических групп. Именно в этих сообществах хорошо прослеживается ярусное строение. Высокорослые гелофиты *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Phragmites australis* формируют первый ярус (2–2,5 м), крупные осоки (*Carex acuta*, *C. lasiocarpa*, *C. diandra*) и *Iris pseudacorus* – второй (0,8–1,2 м), остальные осоки и виды болотного разнотравья – третий (0,3–0,7 м). Мхи в прибрежно-болотной полосе не создают самостоятельного яруса и представлены немногими видами с низким проективным покрытием (обычно 3–5%, реже 8–10%).

Далее (по направлению от русла к окрайке) идёт собственно болотная полоса, отличающаяся невысоким видовым богатством, наличием преимущественно облигатных и облигатно-факультативных болотных видов, имеющих либо широкую экологическую амплитуду (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata* Stokes), либо экологический оптимум в евтрофных условиях. Основой растительного покрова служат ассоциации формаций *Utriculariocariceta* и несколько реже *Saliciocariceta*. Ряд водных и водно-болотных свободноплавающих видов (*Ricciocarpos natans* (L.) Corda, *Utricularia* spp., *Lemna* spp.) формируют в западинах и межкочечных пространствах водные синузии.

Окрайковая полоса может быть представлена двумя вариантами. Первый характерен для пойменных болот, являющихся лишь частью более сложных болотных систем (например, бол. Крестенское и Панское), где по сути окрайками являются прилегающие сообщества других болотных массивов, не являющихся при этом пойменными. В нашем случае, такими «окрайками» служат мезоолиго- и олиготрофные сосново-кустарничково-сфагновые болотные участки. Второй вариант окрайковой полосы характерен для простых пойменных болотных массивов (например, болота бассейна оз. Тудо-

зера, рр. Чунд-ручей, Мунгица, М. Ухтомица). Это означает, что весь болотный массив в границах «нулевой» залежи относится к пойменному по своему происхождению и современному состоянию. Окрайки пойменных болот этого варианта очень узкие (обычно 1–10 м), сложены сосново-берёзовыми и (или) ивово-берёзовыми травяными и травяно-моховыми сообществами. В некоторых частях болот (например, в левобережной пойме р. Палая – бол. Тимховское) крайковая полоса вообще не выражена. Непосредственно к осоково-сфагновым евтрофным болотным сообществам подходит хорошо развитый ельник чернично-долгомошный на минеральном грунте.

Пространственная структура пойменных болот усложнена участками выклинивания грунтовых вод из-под береговых склонов по краям долины рек. Нечастые ключевые выходы отмечены на бол. Илекса и Сорожское-Дольное. Участки напорного питания имеют своеобразный растительный покров, характеризующийся высоким количеством видов, требовательных к богатству грунтового питания (*Sphagnum warnstorffii*, *Paludella squarrosa*, *Tomentypnum nitens*, *Bistorta major*, *Epipactis palustris*, *Rumex fontanopaludosus* и др.) и имеют больше черт сходства с болотными сообществами ключевых болот.

Если рассматривать пойменные земли не только с геоморфологических позиций, учитывая выраженность пойменных и аллювиальных процессов, то неотъемлемым кратковременно существующим структурным элементом пойменных болот являются аллювиальные наносы. Они образованы, как правило, отмершими растительными остатками основных ценозообразователей (побегами тростника и некоторых ив, реже остатками вахты, хвоща и ряда осок) с примесью минеральных частиц. Часть биогенного материала вместе с полыми водами мигрирует через реки в озёра, где откладывается в донных осадках. Например, дно оз. Тудозеро на 70% площади покрыто слоем силикатного высокозольного (А=79%) сапропеля, общие запасы которого оцениваются по данным исследований 1999 г. ГПП «Севзапгеология» в >20 млн. тонн (Оценка ..., 2003). Разумеется, часть озёрного ила откладывается благодаря процессам зарастания озера, но по нашему мнению сапропель данных озёр образуется с участием растительных остатков и минеральных частиц с водосбора, преимущественно с пойменных болот. Мы считаем, что именно возможность выноса части осадковых пород и биогенного материала по водотокам в ближайшие водоёмы позволяет пойменным болотам длительное время находиться на низинной (=евтрофной) стадии развития. Этому же мнению придерживаются и

другие исследователи (Боч, Мазинг, 1979), уточняя, что в поймах рек (благодаря постоянно высокому уровню вод или заливанью полыми водами) происходит усиленный водо- и газообмен, а процессы разложения и выноса органических остатков водой (несмотря на высокие темпы прироста травянистых растений – до 20 ц/га в год) не приводят к переходу на следующую фазу. В соответствие со взглядами С.М. Разумовского (1981) экосистема заливаемых болот находится в ситуации рецидивного субклимакса (характерно сезонное изменение уровня реки и режима поемности и как следствие многократное повторение короткого отрезка сукцессии, идущей с нормальной скоростью). Половодья способствуют перераспределению отложений в пределах поймы, вызывая омоложение контурных сообществ путём демутаций и вторичных восстановительных сукцессий (Прокин, Цветков, 2013).

Флористический состав аллювиальных наносов весьма специфичен и представлен часто однолетними, в основном не характерными для болот (факультативными болотными) видами: *Ranunculus reptans* L., *R. sceleratus* L. и др. Необычна высокая концентрация пузырчаток, а также некоторых прибрежных видов (особенно, дербенника). Наличие проростков и молодых особей *Potamogeton gramineus* s.l. в составе наносов свидетельствует о широких возможностях распространения плодов и семян растений (особенно гидрофитов) во время сезонных половодий. Разрушение наносов, путём зарастания, обрастания и частичного разложения происходит в течение одного вегетационного сезона; и поэтому на следующий год эти участки практически не отличаются от типичных. Новые наносы в разные годы формируются в различных местах и имеют иной флористический состав, который зависит от семенной продуктивности гидрохоров (Филиппов, 2008г, 2009в; Baldwin, Derico, 1999; Jutila, 2003; Krylova *et al.*, 2018)).

В целом, формирование состава и структуры растительного покрова, динамика самих болот зависит не столько от внутренних (для болота, как системы) факторов, сколько во многом обусловлена и сопряжена с русловыми (аллювиальными и поемными) процессами. Для неразвитых пойм пространственная дифференциация на ландшафтном уровне не выражена, а вот в структуре растительного покрова (в том числе и болот) – прослеживается. На уровне болотных массивов наблюдается поясность в направлении «русло – центр – окрайка», которая обусловлена сменой и изменением гидрологических условий (Филиппов, 2008г, 2009в).



Болотные воды. Воды заливаемых болот (на основании материалов полевого исследования 2009 г.) по физико-химическому составу характеризуются как нейтральные и слабощелочные (рН 6,6–7,5), мезополигумозные и полигумозные (60–200°), очень мало и реже мало минерализованные (19–106 мг/л) (Таблица 4.12). В отличие от рек в их поймах воды более кислые и в меньшей степени минерализованы, тогда как цветность колеблется около близких значений и не имеет явной общей закономерности.

Таблица 4.12 – **Физико-химические параметры болотных рек и их пойм** (сентябрь 2009 г.) (по: Лобуничева, Филиппов, 2012)

№ п/п	Название объекта	Цветность, градусы		рН		Минерализация, мг/л	
		Б	Р	Б	Р	Б	Р
1	бол. Чунд-ручей и р. Чунд-ручей	160	150	7,5	7,9	92	88
2	бол. Панское и р. Панский ручей	200	150	7,5	7,7	61	67
3	бол. Илекса и р. Илекса	100	170	7,1	7,6	56	84
4	бол. Тимховское и р. Палая	120	150	6,8	7,9	48	67
5	бол. Вербушковое и р. Вербушка	170	130	7,5	7,7	106	107
6	бол. Сорожское-Дольное и р. Поврека	80	50	7,2	7,7	98	125
7	бол. Крестенское и р. Андома	150	200	6,6	7,5	19	53

*Примечание.* Биотопы: **Б** – межкочечные понижения заливаемых болот, **Р** – прибрежные заросли водотоков.

Планктонные биоценозы. Для того, чтобы показать специфику планктонных биоценозов заливаемых болот были взяты как сами пойменные болота, так и формирующие их реки. Исследования проводились на пойменных болотах и реках северо-запада Вологодской обл. Гидробиологический материал был собран в сентябре 2009 г. на участках семи болотно-речных комплексов (Таблица 4.12). Реки (за исключением Андомы), относятся к категории малых рек; темноводные, имеют илистые и торфянисто-илистые грунты, как правило, слабо заросшие (5–7%). Обычно заросли формируют *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton gramineus* s.l., *Myriophyllum verticillatum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Utricularia vulgaris*, *Carex* ssp. В неразвитых поймах этих рек формируются бореальные осоковые и гипново-осоковые мезоевтрофные восточноевропейские болота (подробное описание см. выше). Пробы планктона отбирали в межкочечных понижениях заливаемых болот и прибрежных участках болотных водотоков, протекающих через данные болотные массивы. Раздел написан на основании наших работ (Лобуничева, Филиппов, 2012, 2013).

В болотно-речных системах зафиксировано 65 видов планктонных организмов [полный список см. Лобуничева, Филиппов, 2012] (Rotifera – 16, Cladocera – 33, Copepoda – 16), причём в заливаемых болотах зафиксировано меньше видов (43: Rotifera – 5, Cladocera – 25, Copepoda – 13), нежели в реках (52: Rotifera – 12, Cladocera – 27,

Сорепода – 13). 12 видов уникальны для болотных сообществ (не отмечены в реках) (*Conochilus hippocrepis*, *Enteroplea lacustris*, *Eudactylota eudactylota*, *Trichocerca* sp., *Alona affinis*, *Bythotrephes longimanus*, *Kurzia latissima*, *Picripleuroxus striatus*, *Pleuroxus* sp., *Diacyclops languidoides*, *Megacyclops viridis*, *Paracyclops fimbriatus*).

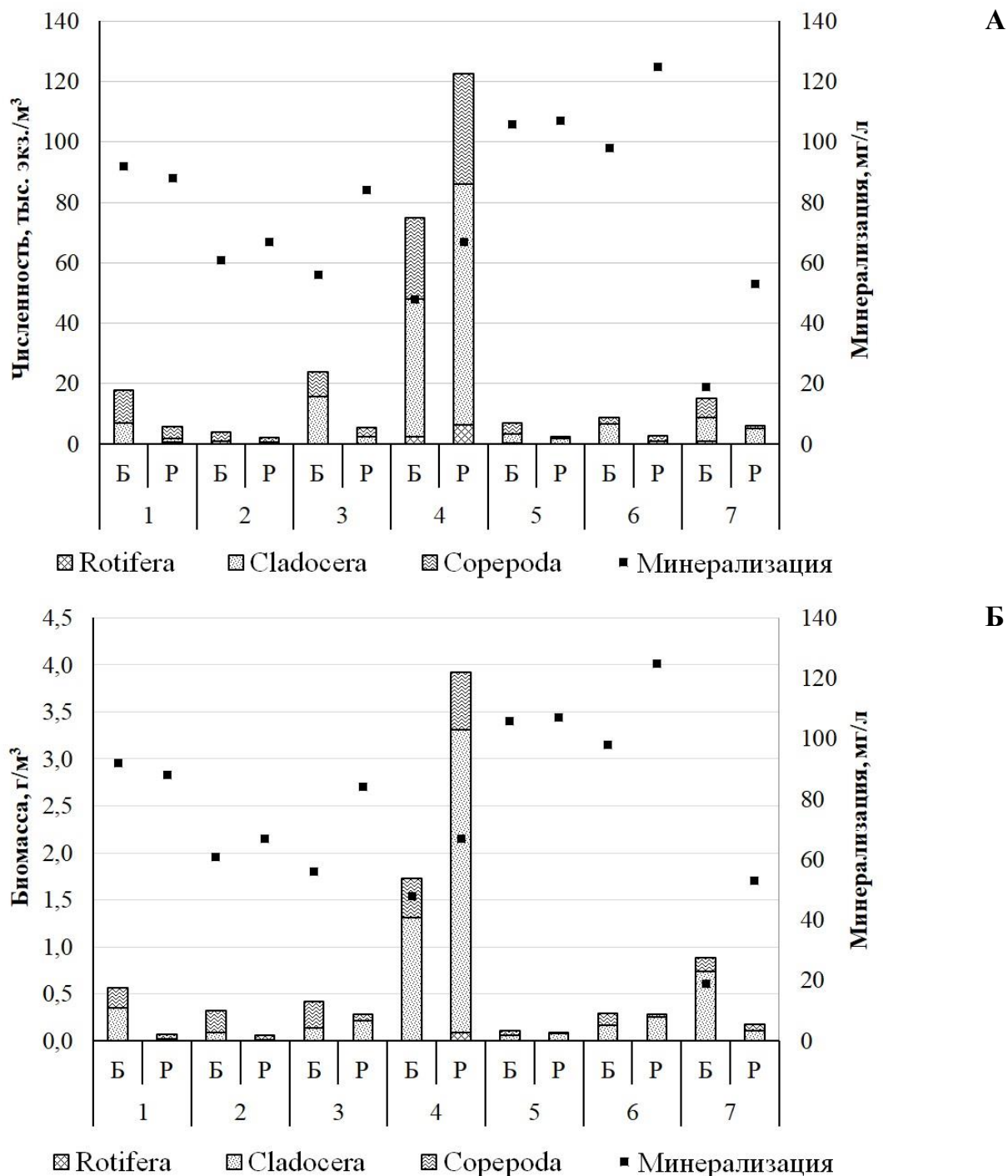


Рисунок 4.22. Средняя численность (А) и биомасса (Б) зоопланктона пойменных болот и рек северо-запада Вологодской обл. (сентябрь 2009 г.)

Примечание. Биотопы: Б – межкочечные понижения заливаемых болот, Р – прибрежные заросли водотоков; №1–7 – болотно-речные комплексы (см. Таблицу 4.12).

Богатство зоопланктона отдельных болотно-речных комплексов колеблется от 13 (болото Сорожское-Дольное и р. Поврека) до 44 (болото Тимховское и р. Палая) видов. Болотно-речной комплекс р. Палая особенно сильно отличается от других изученных водно-болотных объектов по составу зоопланктона: только в его составе выявлены широко распространённые в регионе эврибионтные виды зоопланктеров (например, коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*; клadoцеры *Daphnia cristata*, *D. cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*). Появление данных видов в фауне водотока и его пойме связано, по-видимому, с особенностями мест отбора проб (в эстуарии оз. Тудозеро).

В большинстве изученных водотоков богатство зоопланктона выше (за счёт увеличения разнообразия коловраток), чем в сопряженных с ними болотах. Помимо указанных выше видов, отмеченных в р. Палая, лишь в составе речных сообществ отмечены коловратки *Asplanchna priodonta*, *Platyias quadricornis*, виды родов *Polyarthra*, *Euchlanis*, *Dissotrocha*. Среди ракообразных только в реках были обнаружены *Sida crystallina*, *Bosmina longirostris*, *Graptoleberis testudinaria*, *Picripleuroxus striatus*, виды рода *Daphnia* и *Diacyclops bicuspidatus*. В составе зоопланктона Чунд-ручья отмечены единичные экземпляры *Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata*, *Limnocalanus macrurus*, *Bosmina* cf. *crassicornis* [последние два вида на территории Вологодской обл. достоверно отмечены лишь в водных объектах бассейна оз. Онежское]. Появление этих не характерных для болотных водотоков видов, по-видимому, связано с обратным течением воды из р. Вытегра в р. Чунд-ручей во время шлюзования судов.

Количественные показатели развития зоопланктона болотно-речных комплексов зависят от типа и особенностей водных объектов (Рисунок 4.22, А, Б). Более высокие значения численности и биомассы планктонных беспозвоночных характерны для болот, что закономерно связано с доминированием Cladocera, для которых условия межкочечных болотных понижений более благоприятны. Общая численность зоопланктона в болотах (Рисунок 4.22, А) изменялась от 3,9 тыс.экз/м<sup>3</sup> (бол. Панское) до 74,8 тыс.экз/м<sup>3</sup> (бол. Тимховское), а биомасса (Рисунок 4.22, Б) – от 0,1 г/м<sup>3</sup> (бол. Вербушковое) до 1,7 г/м<sup>3</sup> (бол. Тимховское). Аналогично и распределение водотоков по величинам численности и биомассы зоопланктона (Рисунок 4.22, А, Б). Наименьшие величины этих характеристик отмечались в р. Панский ручей (2,0 тыс.экз/м<sup>3</sup> и 0,1 г/м<sup>3</sup> соответственно), а наибольшие – в р. Палая (122,8 тыс.экз/м<sup>3</sup> и 3,9 г/м<sup>3</sup>).

Помимо сравнительно высоких количественных показателей развития для планктона р. Палая характерна и сложная структура доминирующего комплекса. К числу доминантов в этом водотоке принадлежат такие клadoцеры, как *Ceriodaphnia quadrangula*, *Pleuroxus truncatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus*, а также копепода *Mesocyclops leuckarti*. Структура доминирующего комплекса планктона бол. Тимховское более простая. Основу биомассы (>40%) составляет *Ophryoxus gracilis*, а наибольшей плотности достигают представители сем. Chydoridae (в частности *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae*) и *Mesocyclops leuckarti*. Сходные различия комплекса доминантов характерны и для зоопланктона других анализируемых болотно-речных комплексов.

Планктонные биоценозы заливаемых болот менее богаты видами, по сравнению с реками, которые формируют данные долины (43 вида против 52). Однако, эволюционная сопряжённость данных экосистем позволяет периодически обогащать фауну за счёт заливания полыми водами. При этом гидробиоценозы пойменных болот весьма специфичны – каждый четвёртый вид встречается исключительно в межкочьях и не зафиксирован в реках. В целом, болотно-речные комплексы весьма богаты в видовом отношении (65 видов), но в целом сходны в большей степени с малыми озёрами и реками области (Лобуничева, 2009 и др.), нежели с вторичными водоёмами сфагновых болот (Лобуничева, Филиппов, 2009; Lobunicheva, Philippov, 2011). Зоопланктон межкочечных понижений пойменных болот, как правило, имеет более высокие показатели численности и биомассы по сравнению с прибрежными зарослями водотоков, что связано преимущественно с массовым развитием ветвистоусых ракообразных на фоне сравнительно простой структуры доминирующего комплекса.

Таким образом, заливаемые поймы в болотных ландшафтах представляют собой один из типов смешанных водных объектов на болоте. На них оказывают влияние как болотообразовательный, так и русловой (аллювиальный и поемный) процессы. Для заливаемых пойм характерно длительное нахождение на евтрофной стадии развития, маловидовые травяные (и реже травяно-моховые) фитоценозы, низинные торфяные грунты, нейтральные и слабощелочные, мезополи- и полигумозные, маломинерализованные воды, отсутствие комплексности, обогащение биоты за счёт поемного процесса, формирование менее богатых, простых по структуре, но продуктивных (в сравнении с реками) гидробиоценозов в межкочечных понижениях.

### 4.3. Нетипичные водные объекты на болоте

#### 4.3.1. Сплавины

Одним из возможных вариантов эволюции водно-болотных угодий является зарастание водоёмов путём образования и роста сплавин. Сплавины представляют собой растительный ковёр из живых и отмерших остатков высших растений, лежащих на поверхности воды и обычно связанных с берегом (Рисунок 4.23). Они формируются на водоёмах (малые озёра, озёра-старицы, реже озеровидные расширения малых рек и заливы водохранилищ) с относительно постоянным уровнем воды и при отсутствии волнения. Наши исследования выполнялись в 2005–2012, 2017–2020 гг. Были обследованы сплавины >30 озёр разных районов Вологодской обл. Основное внимание уделялось растительному покрову и отчасти стратиграфии.

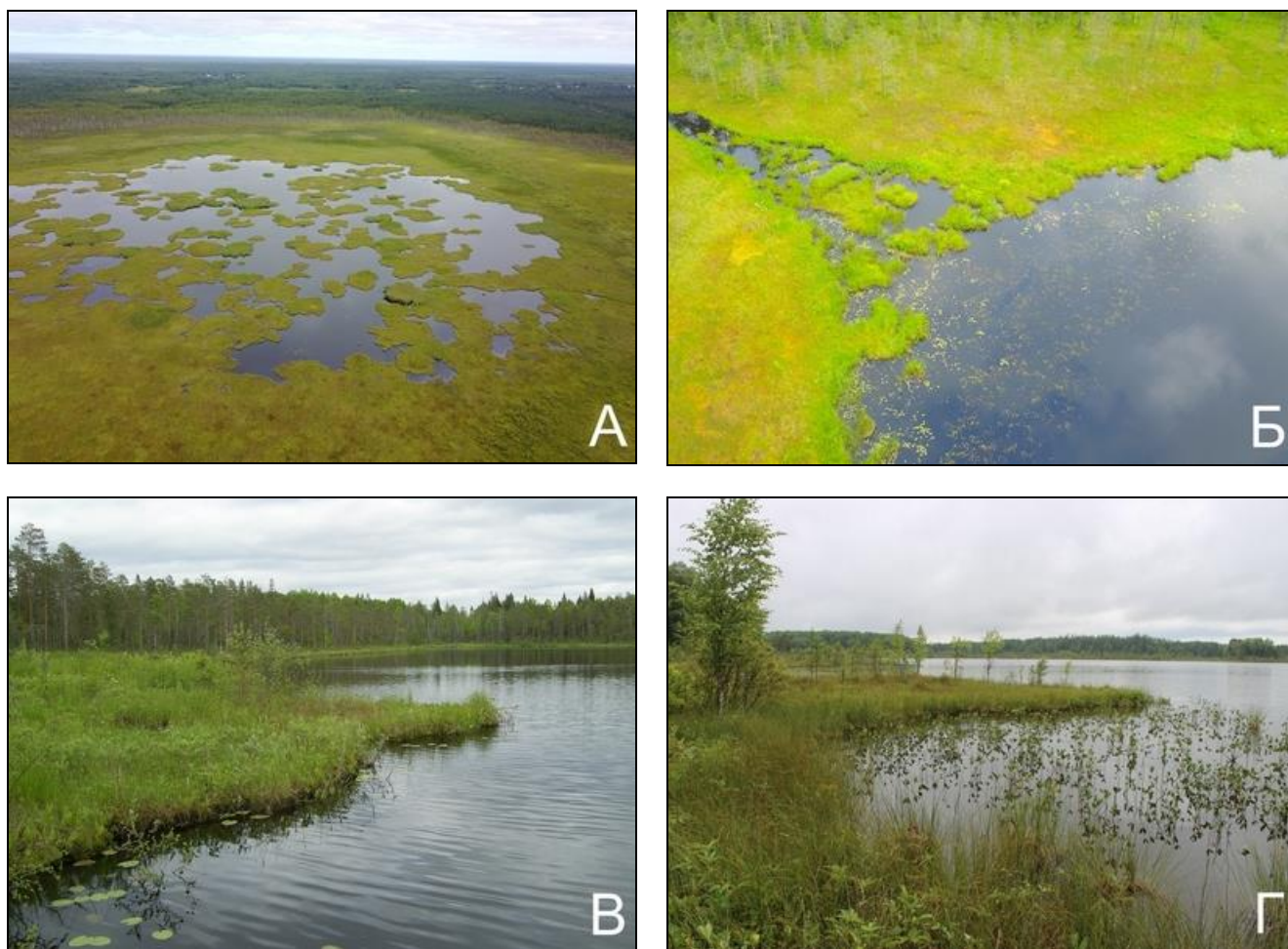


Рисунок 4.23. Сплавины на болотных озёрах

*Примечание.* Объекты: А – оз. Бельское (Череповецкий р-н, 2018), Б – оз. Лаповское (Вожегодский р-н, 2020), В – оз. Чунозеро (там же, 2007), Г – оз. Митворово (Белозерский р-н, 2015) (© Д.А. Филиппов).

*История формирования.* Торфяные залежи сплавин обычно слабо развиты. Лишь в редких случаях они достигают 1,5–2(3) м. На основании изучения ботанического состава

ва торфов можно реконструировать косвенным методом историю развития растительности сплавины. В качестве примера рассмотрим стратиграфию сплавины пойменного озера в долине р. Кокшеньга в окрестностях с. Спасский Погост (Тарногский р-н) (Филиппов, 2013a) (Рисунок 4.24).

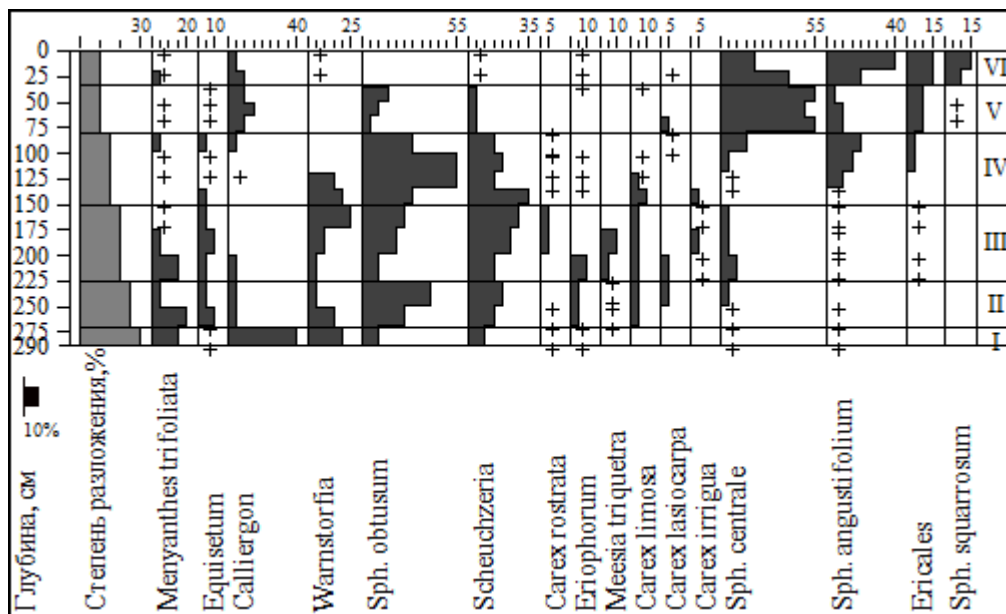


Рисунок 4.24. Диаграмма ботанического состава торфов сплавины близ с. Спасский Погост (аналитик Е.Л. Талбонен)

Формирование растительности сплавины (Рисунок 4.24, стадия I) началось (в только что отшнуровавшемся участке русла р. Кокшеньга) с интенсивного развития вахты, гипновых мхов (*Calliergon*, *Warnstorfia*) и отчасти *Equisetum fluviatile*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex rostrata*. Затем (стадия II и III) происходило увеличение роли шейхцерии, болотного разнотравья (осоки, хвощ) и *Sphagnum obtusum* на фоне уменьшения доли гипновых мхов. На следующем этапе (IV) к доминирующим шейхцерии и *S. obtusum* добавляются вересковые кустарнички и *S. angustifolium*. Далее (конец IV – начало V) произошло значительное повышение уровня воды в водоёме, что повлекло за собой смену мезоолиготрофных шейхцериево-сфагновых ценозов ев- и мезоевтрофными кустарничково-гипново-сфагновыми (*Sphagnum centrale* и *Calliergon* с незначительным участием *S. angustifolium*, *S. obtusum*) сообществами. На последнем этапе (VI) наблюдается уменьшение роли евтрофных гипновых и сфагновых мхов и стойкая динамика к увеличению проективного покрытия вересковых кустарничков (*Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*) и сфагновых мхов (*Sphagnum angustifolium*, а также *S. squarrosum* – в закустаренных ивами и облесённых берёзой и ольхой ценозах). В дальнейшем сплавины становятся частью приозёрных болот или от-

рываются и начинают свободно перемещаться по акватории (как, например, на оз. Катромское или Гагарье).

Структура растительного покрова. На сплавинах водоёмов Вологодской обл. обнаружено 110 видов высших растений (Филиппов, 2013а; Садоков, Филиппов, 2017). Виды принадлежат к 74 родам 47 семействам 9 классам и 6 отделам: Marchantiophyta (2 вида, 2 рода, 2 семейства), Bryophyta (22, 12, 9), Equisetophyta (1, 1, 1), Polypodiophyta (1, 1, 1), Pinophyta (2, 2, 1), Magnoliophyta (82, 56, 33). На каждой отдельной сплавине (или группе сплавин одного участка акватории водоёма) отмечено от 18 до 46 видов. Для флоры сплавин характерно значительное увеличение (по сравнению с другими типами болот) доли гигро- и гидрофитов (за счёт уменьшения доли мезофитов) и увеличение доли видов (до 62%), входящих в состав флороценотического ядра болот.

На сплавинах были зафиксированы популяции 16 видов, внесённых в Красную книгу Вологодской обл. (Постановление ..., 2022): один исчезающий вид – 2/EN/I (*Hammarbya paludosa*), два потенциально уязвимых – 3/NT/III (*Baeothryon alpinum*, *Drosera anglica*), три вида, требующих внимания – 3/LC/III (*Carex pseudocyperus*, *Dactylorhiza traunsteineri* s.l., *Malaxis monophyllos*) и 10 видов, требующих научного мониторинга на территории региона (*Betula humilis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Iris pseudacorus*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton berchtoldii*, *Rumex hydrolapathum*, *Salix lapponum*, *Sparganium natans*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum subsecundum*).

Деревья (*Pinus sylvestris*, *Picea* ssp., *Alnus* ssp., *Betula* ssp.) и кустарники (*Frangula alnus*, *Salix* ssp.) всегда встречаются на сплавинах, однако, наиболее фитоценотически значимыми являются мохообразные (особенно ев- и мезотрофные виды сфагновых и бриевых мхов), травянистые растения (*Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Carex chordorrhiza*, *C. diandra*, *C. irrigua*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum vaginatum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Phragmites australis*, *Ranunculus lingua*, *Scheuchzeria palustris*, *Scolochloa festucacea*, *Thelypteris palustris*, *Thysselinum palustre*, *Utricularia intermedia*) и кустарнички (*Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Охycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*).

Растительность изменяется в направлении от озера к коренному берегу следующим образом (Филиппов, 2013а): 1) пояс плавающих гидрофитов (*Nuphar lutea*, реже *Potamogeton natans*); 2) разреженная (проективное покрытие – 10–50%) травяная спла-

вина из гелофитов-сплавинообразователей (в основном, *Menyanthes trifoliata*); 3) травяно-сфагновая сплавина (осоки и виды болотного разнотравья, *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*, *S. fallax* и ближе к коренному берегу *S. angustifolium*); 4) мезоолиготрофное сосново-кустарничково-сфагновое болото на коренном берегу. Подобный вариант был описан на оз. Лайнозеро (Вытегорский р-н).

Планктонные биоценозы и водные макробеспозвоночные. К настоящему времени материалы про планктон, бентос, зоофитос/перифитон сплавин Вологодской обл. практически отсутствуют. Они немногочисленны и сильно фрагментарны и за пределами региона (см. раздел 1.2.1 наст. работы).

Вероятно, многие закономерности в плане состава, динамики и структуры водных биоценозов сплавин будут сходными с таковыми сфагновых и травяных мочажин и отчасти заливаемых болот (вероятно, во многом находящиеся в зависимости от исходных растительных сообществ данных биотопов и их степени обводнённости).

В целом, сплавины это один из путей в эволюции водно-болотных угодий. С одной стороны, постоянная (механическая и/или функциональная) связь сплавин с типичными водными объектами болот делает их частью последних, с другой, сплавины представляют собой специфические контурные образования, сочетающие в себе свойства и функции, как собственно водоёмов, так и болот, поэтому мы считаем возможным относить их к особой группе – нетипичные водные объекты болот. В гидробиологическом отношении сплавины следует признать интереснейшим и перспективным объектом для исследований.

#### **4.4. Сравнение биоценозов разных типов болотных водных объектов**

В пределах болотного массива/болотной системы одновременно могут существовать и развиваться различные типы болотных водных объектов, каждый из которых характеризуется индивидуальными особенностями саморазвития, схожим происхождением и возрастом, положением в пределах болотного массива, морфометрией, гидрологическим и гидрохимическим режимом, гидробиологическими особенностями и др. Мы убеждены, что объективный сравнительный анализ данных объектов возможен только при получении исходных материалов и сведений в границах одного и того же болота, в одни и те же сроки, на одних и тех же участках/станциях. Так, в границах модельного бол. Шиченгское были описаны гидробиоценозы нескольких разнотипных водных объектов бо-



лот (см. разделы 4.1–4.3 наст. работы), из которых 4 – наиболее полно (Филиппов, 2017). В настоящем разделе проведено сравнение биоценозов двух типичных и двух смешанных водных объектов болот и в обобщённой форме оно представлено в Таблице 4.13.

Таблица 4.13 – Сравнительная характеристика разных типов водных объектов бол. Шиченгское

Характеристики	Ш	П	Р	Т	М
Группа водных объектов	типичные водные объекты болот			смешанные водные объекты болот	
Тип водного объекта	болотное озеро	болотный ручей		проточная топь	моховая мочажина
Происхождение	первичное			вторичное	
Вхождение в состав болотных комплексов	нет			да	
Размер, м <sup>2</sup>	10,2×10 <sup>6</sup>	3,7×10 <sup>4</sup>	3×10 <sup>2</sup>	2×10 <sup>4</sup>	1–3×10 <sup>2</sup>
Средняя глубина, м	1,2–2,7	3,0–7,0	0,1–0,8	0,1–0,2	0,01–0,2
Грунты	ил+сапрпель			торф	
Температура воды, °С	23,5	26	16,3	18,3	23,0
Цветность воды, градусы	114,7	63,4	329,8	339,0	127,1
Минерализация воды, мг/л	124,0	122,9	218,9	222,7	181,8
pH воды	6,8	7,2	6,6	5,5	4,2
Трофический статус	М – Е	О	О – М	М – ГЕ	М – ГЕ
Зарастание, %	1–2	1	2–10	80–90	80–95
Доминирующая группа макрофитов	сосудистые			сосудистые, мхи	мхи (сфагновые)
Всего видов макрофитов (гидрофиты и гигрогидрофиты)	76(14)	46(14)	64(17)	35(9)	18(4)
Содержание хлорофилла “a”, мкг/л	12,0–22,0	0,4	0,1–5,4	3,0–165,0	1,3–123,1
Доминирующая группа фитопланктона (по биомассе)	Bacillariophyta, Streptophyta		Streptophyta	Streptophyta	Bacillariophyta, Chrysophyta
Всего видов фитопланктона	103	–	37	43	17
Численность бактериопланктона, кл./мл	8,6×10 <sup>6</sup>	3,2×10 <sup>6</sup>	9,8×10 <sup>6</sup>	11,7×10 <sup>6</sup>	20,1×10 <sup>6</sup>
Биомасса бактериопланктона, мгС/м <sup>3</sup>	209	72	480	513	724
Доминирующая группа зоопланктона	Rotifera, Cladocera	Cladocera	Copepoda, Cladocera	Copepoda	Copepoda, Cladocera
Всего видов зоопланктона (доминанты по биомассе)	55(4)	41(3)	52(5)	52(8)	36(7)
Доминирующая группа макрозообентоса	Hirudinea, Odonata	Hirudinea, Mollusca	Oligochaeta, Hirudinea	Oligochaeta, Insecta	–
Биомасса зообентоса, г/м <sup>2</sup>	18,11±3,95	22,41±11,1	5,23±1,97	2,22±0,85	–
Всего видов зообентоса	25	46	43	43	–
Число трофических уровней зоопланктона/зообентоса	3/5	3/5	4/4	4/4	3/–
Консументы второго и третьего порядка	рыбы, беспозвоночные		беспозвоночные, рыбы (редко)	беспозвоночные, хищные растения	
Общее количество видов	361		309	319	193

*Примечание.* Водные объекты болот: Ш – оз. Шиченгское (центральное болотное озеро), П – оз. Полянок (краевое болотное озеро), Р – ручей, Т – проточная топь, М – моховая мочажина. Трофический статус: О – олиготрофный, М – мезотрофный, Е – евтрофный, ГЕ – гиперевтрофный. Физико-химические характеристики воды и показатели бактериопланктона приведены как средние для июля значения. Прочерк «–» – данных нет.

Болотные озёра – наиболее древние (остаточные) водные объекты болота. Они первичны по происхождению, имеют центральное или краевое положение, относительно большие размеры и глубины (по сравнению с другими болотными объектами), илистые донные отложения, нейтральные или почти нейтральные маломинерализованные воды (среди изученных озёр ни в одном не наблюдалось кислой реакции среды, хотя «кислые озёра» вполне типичны для данного региона), значительные объёмы свободной воды, что благоприятно отражается на составе и структуре биоценозов (Таблица 4.13). К гидробиологическим особенностям озёр следует отнести невысокую степень зарастания акватории (при активном участии истинно водных и отчасти прибрежно-водных макрофитов); высокие и/или наибольшие значения выявленного таксономического разнообразия почти всех изученных групп гидробионтов; высокие биомассы бентоса и относительно небольшие фито-, бактерио-, зоопланктона; влияние не только беспозвоночных, но и рыб на трофическую структуру биоценозов. Трофический статус болотных озёр может существенно различаться (от евтрофных до олиготрофных), что также связано с характером и структурой их водосборов (Комов, Лазарева, 1994). Различия гидробиоценозов озёр, имеющих краевое и центральное расположение, заключаются в исходных размерах, глубинах, наличии/отсутствии волнения, характеру и влиянию прилегающих участков болота. Являясь остаточными послеледниковыми водоёмами, болотные озёра во многом наследуют их биоту, видоизменяющуюся под влиянием формирующегося и развивающегося болота. Именно биота первичных озёр служит своеобразным первичным «банком» для расселения различных групп организмов по возникающим на болоте водным объектам.

Болотные ручьи (как и озёра) первичны по своему происхождению, их развитие связано с краевым положением в пределах болотного массива и влиянием выходов грунтовых вод из-под прилегающих к болоту моренных и камовых холмов с одной стороны и стоком болотных вод со склонов и участков собственно верхового болота с другой. На состав и структуру биоты ручья в значительной степени влияют проточность, наличие диапазона глубин, слабокислый маломинерализованный и ультраполигумозный характер вод, торфянистые донные отложения, облесённый характер приручьевого долины. Ручьи сильно уступают по размерам другим первичным водоёмам и подвержены значительным сезонным колебаниям уровня вод (уменьшается проточность летом и увеличивается вероятность полного промерзания зимой), что в значительной степени

лимитирует их биоразнообразие и определяет динамику водных ценозов (Таблица 4.13). К гидробиологическим особенностям ручьёв относятся низкая степень зарастания акватории (при участии истинно водных и прибрежно-водных макрофитов); относительно высокие значения выявленного таксономического разнообразия изученных групп гидробионтов (ниже чем в озёрах, но выше, нежели во вторичных объектах); низкие значения биомассы фито-, бактерио-, зоопланктона (в сравнении с топями и ручьями); роль рыб в трофической структуре ручьёв теряется и им на смену приходят беспозвоночные. Трофический статус биоценозов ручьёв оценивается как олиготрофно-мезотрофный, при этом фитоценозы ручья и его долины сложены преимущественно евтрофной растительностью.

Проточные топи вторичны по происхождению, имеют значительные общие размеры, но поверхностные воды сосредоточены лишь в межкочечных и мочажинных пространствах. Топи – уникальные водные объекты, формирующиеся в ложбинах стока в ходе эволюции собственно болотных массивов, сочетающие в себе проточность (преимущественно в толще и верхних горизонтах залежей) с частичной застойностью (на поверхности). Проточно-застойный режим в сочетании со слабокислыми высокоцветными и среднеминерализованными водами, торфяными грунтами, малыми объёмами свободной воды и значительными сезонными колебаниями их уровня обуславливает состав, структуру и динамику гидробиоценозов топей (Таблица 4.13). Для топей характерны высокая степень зарастания (преимущественно сосудистыми растениями, а также мхами; роль гидрофитов резко сокращается; общее количество видов макрофитов резко сокращается); повышается роль фито-, бактерио- и зоопланктона; происходит смена почти всех доминирующих групп гидробионтов; биомасса водных/донных макробеспозвоночных уменьшается, начинают доминировать в ценозах не только олигохеты, но и насекомые (часто не столько водные, сколько амфибиотические); начинает проявляться средообразующая роль ряда ключевых видов растений: одни оказывают косвенное влияние на водные ценозы (сфагновые мхи закисляют среду), а другие – прямое (пузырчатка «поедает» беспозвоночных). На современном этапе болотные участки топи входят в состав болотных комплексов (кочковато-топяную/кочковато-ковровую структуру), имеют минеротрофный (преимущественно мезотрофный) характер растительности. Трофический статус биоценозов топи оценивается как мезотрофно-гиперевтрофный.

Моховые (сфагновые) мочажины грядово-мочажинных комплексов также вторич-

ны по своему происхождению, представляют собой один из типов смешанных водных объектов на болотах, сформировавшихся на последних этапах развития верховых болот в результате дифференциации болотного участка на положительные и отрицательные формы микрорельефа. Для мочажин характерны замкнутые контуры, относительно небольшие размеры, застойность, мелководность, наилучшая прогреваемость летом, промерзание зимой, торфяно-болотные верховые грунты, кислый маломинерализованный полугумозный характер вод (Таблица 4.13). Подобные условия отражаются как на общем таксономическом богатстве (самые низкие значения – 193 вида), так и на составе, структуре и динамике отдельных групп гидробионтов. Для моховых мочажин характерны высокая степень зарастания (почти нет гидрофильных макрофитов; основная роль отводится сфагновым мхам; в зарастании участвует крайне ограниченное количество видов – 18); наибольшие значения биомассы фито-, бактерио- и зоопланктона; наименьшие величины таксономического богатства всех изученных групп гидробионтов; сокращение доли эвритопных видов за счёт повышения количества таксонов, адаптированных к кислым и маломинерализованным водам и активному ежегодному нарастанию сфагновой дернины; регуляторную функцию в гидробиоценозах играют беспозвоночные и хищные растения (*Drosera* spp., *Utricularia minor*). Трофический статус биоценозов мочажин схож с таковым для топей – мезотрофно-гиперевтрофный, при этом грядово-мочажинные фитоценозы, как правило, сложены преимущественно олиготрофной растительностью и имеют верховой тип торфяных залежей.

Таким образом, гидробиоценозы болот меняются в ходе эволюции болот, дополняя первичные водные объекты новыми – вторичными. Каждый тип гидрографических объектов обладает собственным спектром экологических условий, что, ожидаемо, отражается на составе гидробионтов, структуре и количественных показателях водных сообществ. Основные тенденции, происходящие в гидробиоценозах в ряду типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты, заключаются в уменьшении общего таксономического разнообразия и доли эвритопных видов, увеличении доли специфических для болот таксонов, смене доминирующих групп/комплексов, увеличении показателей количественного развития планктонных сообществ и уменьшении таковых для бентосных ценозов, повышении трофического статуса водных объектов. В целом, можно утверждать, что структурно-функциональная организация гидробиоценозов болот не является единой для всего болота, а определяется принадлежностью к кон-

кретному типу болотного водного объекта и его особенностями.

#### 4.5. Сравнение биоценозов водных объектов болотного и неболотного генезиса

Водные объекты болотного генезиса – совокупность объектов, связанных своим происхождением и/или развитием с болотами. В основном речь идёт о собственно естественных болотах и связанных с ними элементах гидрологической сети. Также в эту группу необходимо включать трансформированные (человеком или животными) и находящиеся на разных этапах восстановления торфяники. Не связанные с болотами объекты имеют «неболотный» генезис. В данном разделе приводится сравнение группы (а не отдельные их типы) «болотных» и «неболотных» водных объектов между собой.

Для анализа использованы собственные материалы и личные наблюдения, а также опубликованные сведения (в основном по «неболотным» водоёмам/водотокам) (Бобровский, 1957; Филенко, 1966; Экзерцев, 1967; Слепухина, 1977; Слепухина, Фадеева, 1978; Озёрные ресурсы ..., 1981; Жаков, 1984; Распопов, 1985; Кузьмичев, Краснова, 1989, 2001; Орлова, 1993; Папченков, Козловская, 1998; Краснова, 1999в; Лазарева *и др.*, 2001; Папченков, 2001, 2013; Баканов, 2002; Крылов, 2005; Лазарева, 2009; Лобуничева, 2009; Щербина, 2009; Ривьер, 2012; Филиппов, Чхобадзе, 2013; Стройнов, 2014; Ивичева, Филоненко, 2015; Корнева, 2015; Филиппов, 2015в; Ивичева, 2016; Копылов *и др.*, 2016; Косолапов *и др.*, 2016; Philippov, Komarova, 2021; Philippov *et al.*, 2022; и некоторые др.).

Для понимания процессов влияния болот на биоту и другие компоненты водных объектов полезным оказалось знакомство с опубликованными материалами (Скадовский, 1936; Мануйлова, 1949; Мельянцев, 1949; Жадин, 1950; Киселёв, 1950; Уломский, 1952; Попов, 1954; Ботвинник, 1955; Герд, 1961; Куликова, 1961; Абросов, 1963; Салазкин, 1966, 1976; Салазкин *и др.*, 1968; Смоляницкий, 1979; Семин, Фрейндлинг, 1983; Калининичева, 1987; Кудина, 1987; Глебов, 1988; Лазарева, 1995, 1998; Лазарева *и др.*, 1998; Моисеенко, 2003; Иванова, 2005; Курбатова, 2005; Прокин, 2005, 2017; Черевичко, 2011, 2017; Гришуткин *и др.*, 2018 и др.), а также общение/консультации с коллегами.

Прежде всего, необходимо остановить внимание на том, что болотные водные объекты являются достаточно «разношёрстной» группой разных типов, отличающихся порой почти диаметрально по своим характеристикам и свойствам (например, глубоководное слабозаросшее остаточное озеро и мелководная сильнозаросшая вторичная сфагновая/травяная мочажина или болотная река и проточная топь и т.п.). Однако, если

сосредоточиться на основном процессе болотных экосистем – аккумуляция органического вещества – то это позволит более объективно подойти к сравнительно-оценочным суждениям. Закономерная аккумуляция торфа на определённом участке земной поверхности вызывает развитие болота, сопровождающееся формированием торфяных отложений, структуры и саморегуляции стока, образование внутриболотных водных объектов. То есть, по сути, нужно сравнивать не сами водные объекты между собой, а оценивать влияние роста и развития болота в результате образования и накопления торфа. Именно развитие «болотных» водных объектов в условиях закономерной аккумуляции торфа и отличает их от «неболотных» водоёмов/водотоков. Разберём последовательно некоторые процессы, которые проявляются при развитии болота, и их влияние на биоценозы.

Изменение морфометрии объекта. Лимногенный способ болотообразования подразумевает зарастание исходного водного объекта (Сукачёв, 1926(1973)), сопровождающееся уменьшением площади водного зеркала, заторфовыванием чаши озера, уменьшением объёма воды в целом, и свободной воды в частности. То есть в результате роста торфяного болота происходит уменьшение объёмов жизненного пространства. При образовании болотом вторичных водоёмов также происходит формирование относительно небольших по размерам водных объектов, которые в значительной степени подвергаются влиянию экстремальных факторов среды. Например, сезонные пересыхания или промерзания в достаточной степени определяют состав, структуру и динамику планктонных и бентосных сообществ (Ивичева, Филиппов, 2017; Прокин, 2017; Стройнов, Филиппов, 2017). В отличие от «неболотных» водных объектов, где морфометрия зависима от исходных ландшафтных особенностей (Воробьев, 1974; Китаев, 2007 и др.), природно-климатических условий данной территории, характера техногенного использования, на морфометрические изменения болотных водных объектов наибольшее влияние оказывают эндогенные процессы, происходящих в самих болотах и связанных с ростом торфяного тела (Панов, 2022).

Изменение роли макрофитов. В гидробиологии водоём часто рассматривают, как одну из стадий формирования болота (Кузьмичев, 2000). Во многом это утверждение верно, учитывая, что рост болота (и как следствие накопление органики) не возможен без активного участия макрофитов. При эволюции болота уменьшается роль водных растений и повышается значение болотных (Филиппов, 2015ж, 2017). В особенности

это относится к сфагновым мхам, которые активно меняют среду и способствуют формированию новых болотных объектов. Именно значительное развитие болотной растительности усиливает заболоченность водосбора, который в свою очередь даёт возможность притоку аллохтонного материала во внутриболотные водоёмы (Дексбах, 1945), меняя их трофический статус и трофическую структуру планктонных и бентосных ценозов (увеличивается доля факультативных хищников и детритофагов) (Прокин, 2005; Ивичева, Филиппов, 2017; Черевичко, 2017). Если в «неболотных» водных объектах роль макрофитов (характер и степень зарастания) может весьма сильно колебаться и во многом зависима от внешних факторов, то в ходе эволюции болот именно макрофиты начинают играть средообразующую функцию, повышая значение эндогенных факторов в развитии болотных водных объектов.

Изменение физико-химического состава вод и грунтов. В процессе эволюции от первичных болотных водных объектов к вторичным происходит значительное изменение их гидрохимического режима. Во многом это связано с формированием торфяного тела (Панов, 2022) и влиянием водосбора (уменьшением объёмов свободной воды, изменением характера водного питания и обмена, уменьшение доли доступного азота и фосфора) (Гончаров, 1996; Сирин *и др.*, 1997; Лазарева, Комов, 1998; Лазарева *и др.*, 2000б; Комулайнен, 2007; Маслов, 2009; Филиппов, 2017; Kellogg, Bridgham, 2003), а также активным развитием сфагновых мхов – ценозообразователей, участвующих в понижении рН и минерализации среды (Мазинг, 1980; Грабовик, 1986, 1994; Максимов, 1991; Гончарова, Беньков, 2004). Отчасти закисление среды происходит и антропогенным путём (Комов, 1999 и др.; Моисеенко, 2003, 2005 и др.). Под влиянием закисления и сопутствующих ему факторов/процессов в экосистеме сокращается биоразнообразие всех структурных элементов (вследствие исчезновения чувствительных к закислению видов), изменяется трофическая структура и сокращаются запасы рыб (Герд, 1961; Моисеенко, 2003). Доказано влияние ацидификации на макрофиты (Чернов, 1949; Семи́н, Фрейндли́нг, 1983), фитопланктон (Корнева, 1994, 1996, 2015), зоопланктон (Салазкин *и др.*, 1968; Лазарева, 1991а, 1994 и др., Вербицкий *и др.*, 1992; Лазарева *и др.*, 2003а; Курбатова, 2005; Muniz, 1990; Karpowicz, Ejsmont-Karabin, 2018), бентос (Лазарева *и др.*, 2003б), рыбное население (Мельянцев, 1949; Герд, 1961; Куликова, 1961; Моисеенко, 2003).

В процессе торфообразования формируются гуминовые кислоты (Савельева, 2003; Ефремова *и др.*, 2014; Селянина *и др.*, 2017), которые также оказывают воздействие на

биоту (например, Харкевич, 1953, 1958; Попова, 1954; Салазкин, 1966; Лазарева, 1996, 1998; Yurchenko, Morozov, 2022). Гуминовые вещества снижают содержание кислорода в воде, влияют на ионные и фазовые равновесия (Miles, Brezonik, 1981), способны изменять токсичность загрязняющих веществ, поступающих в воду (Ong *et al.*, 2017). Кроме того, гумусовые вещества способны напрямую вызывать изменения в организме гидробионтов. Благодаря разнообразию функциональных групп они имеют потенциал к взаимодействию почти со всеми биологическими структурами и вовлечению в различные биохимические реакции (Steinberg *et al.*, 2008).

В отличие от болотных водных объектов, в «неболотных» физико-химический состав воды и грунтов в основном определяется исходными ландшафтными особенностями территории (самого объекта и его водосбора), а также характером его использования.

Изменение состава и структуры биоты. В результате болотообразовательного процесса, в ответ на изменение физических (объём) и химических (рН, минерализация) свойств водных масс, происходит перестройка состава биоты. Общий тренд – уменьшение видового разнообразия всех экологических групп (например, Филиппов, 2017). В ряде случаев происходит не столько резкое уменьшение числа видов, сколько выпадение отдельных таксономических групп (например, во вторичных болотных объектах не встречаются обычные для неболотных и первичных болотных озёр *Daphnia*, *Aulacoseira*, *Melosira*, многие виды *Potamogeton* и т.п.). В результате развития водно-болотной экосистемы повышается специфичность биоты: снижается доля чувствительных к закислению видов и видов-эврибионтов, повышается роль и значение стенобионтов, способных существовать в узком интервале значений основных лимитирующих факторов (прежде всего, низкие значения рН и минерализации). Другими формами адаптации к экстремальным условиям может служить гетеротопия у водных/донных макробеспозвоночных (Прокин, 2005, 2017; Ивичева, Филиппов, 2017), уменьшение размеров планктонных организмов, продолжительности их жизни и репродуктивных возможностей (Салазкин *и др.*, 1968), тканевые и органные трансформации у рыб (Матей *и др.*, 1994; Заботкина, Комов, 1999). Меняется не только состав, но происходит и перестройка структуры сообществ (Филиппов, 2017, 2023a), в частности трофической структуры (Моисеенко, 2003).

Состав и структура биоты естественных «неболотных» водных объектов зависимы в значительной степени от внешних факторов (ландшафтных, природно-климатических,



антропогенных), тогда как биоценозы болотных водоёмов и водотоков начинают всё больше адаптироваться к меняющемуся в ходе эволюции окружающему их болоту, причём эти изменения носят постепенный характер.

Изменение направлений сукцессии. Болота (образованные лимногенным путём) представляют собой итоговый результат исторических сукцессий (лимногенеза) (Абросов, 1982; Одум, 1986), тогда как отдельные стадии их развития [низинная/переходная/верховая (Сукачёв, 1926 и др.) или обводнённая/сфагновая/сенильная (Лопатин, 1997)] служат примером экологических сукцессий. Направление основных изменений болот происходит под влиянием внешних (климат, подстилающие породы, характер водно-минерального питания и т.п.) и/или внутренних (торфообразование) факторов. Замечено, что для водно-болотных экосистем различных природных зон возможно усечение целого ряда возможных/потенциальных сукцессий (Разумовский, 1981; Жерихин, 2003) по механизму «ландшафтных фильтров» (терминология по: Poff, 1997). В этом случае зональные и ландшафтные факторы действуют как лимитирующие (фильтры) при усечении отдельных сукцессионных смен (Прокин *и др.*, 2015), например, почти отсутствие евтрофных болот в тундре и лесотундре или олиготрофных – в степи и лесостепи. Для заливаемых болот и плавней характерно сезонное изменение уровня реки и режима поемности и как следствие «рецидивное» многократное повторение короткого отрезка сукцессии, идущей с нормальной скоростью (Разумовский, 1981). В формировании же вторичных водных объектов на болотах основную роль играют процессы аккумуляции органических веществ, формирование торфяные отложений и саморегулирования стока (Панов, 2017). Таким образом, по мере развития болота роль экзогенного влияния уменьшается, а эндогенного – увеличивается (Прозоров, 1985), а конкретные направления сукцессий во многом зависят от зональных и ландшафтных особенностей территории (Прокин *и др.*, 2015). В это же время «неболотные» водные объекты на всём протяжении своего существования находятся под влиянием, прежде всего, внешних факторов.

В целом, водные объекты болотного происхождения отличаются от «неболотных» влиянием торфяного болота и ростом последнего (в результате закономерной аккумуляции при положительном балансе органического вещества). Именно рост болота: 1) меняет морфометрию (объём, глубины) водных объектов (уменьшая жизненное пространство, способствуя «ужесточению» среды); 2) усиливает роль макрофитов в гидробиоце-

нозах и их влияние на них (в особенности сфагновых мхов); 3) меняет водный обмен и физико-химический состав вод (уменьшая рН, минерализацию, доли доступного азота, фосфора и др.); 4) уменьшает видовое разнообразие гидробионтов (за счёт выпадения чувствительных к ацидификации таксонов), увеличивает долю стенобионтов – видов, адаптировавшихся к водной среде с низкими значениям рН, минерализации и др.; 5) усиливает значение эндогенных процессов в сукцессии биоценозов. Таким образом, болотные водные объекты (в сравнении с «неболотными») более устойчивы к внешним воздействиям, но при этом сильно зависимы от внутренних процессов окружающих их болотных массивов.

#### **Заключение по главе 4**

Глава 4 посвящена анализу типологических особенностей водных объектов разных типов. В качестве базовой гипотезы можно предположить, что тип водного объекта (включая его происхождение, положение в пределах болотного массива, морфометрию и др.) влияет на структурно-функциональную организацию его экосистемы. В первых разделах, опираясь на нашу классификацию водных объектов болот таёжной зоны, рассмотрены биоценозы нескольких основных типов внутриболотных водных объектов, в том числе **типичные водные объекты болот** (*болотные озёра; болотные озерки; болотные ручьи*); **смешанные водные объекты болот** (*травяные мочажины; моховые мочажины; проточные топи; заливаемые поймы*); **нетипичные водные объекты болот** (сплавнины). Объём представляемых сведений в целом характеризует современное состояние изученности гидробиоценозов отдельных типов болотных водных экосистем.

Показано, что структурно-системная организация гидробиоценозов болот не является единой для всего болота, а определяется принадлежностью к конкретному типу болотного водного объекта и его особенностями. Разные типы гидрографических объектов имеют своё происхождение и историю развития, свойства, морфометрические и габитуальные особенности, обладают собственным спектром экологических условий, что отражается на составе гидробионтов, структуре и количественных показателях водных сообществ. Основные тенденции, происходящие в гидробиоценозах в ряду «первичные – вторичные водные объекты», заключаются в уменьшении общего таксономического разнообразия и доли эвритопных видов, увеличении доли специфических для болот таксонов, смене доминирующих групп/комплексов, увеличении показателей количествен-

ного развития планктонных сообществ и уменьшении таковых для бентосных ценозов, повышении трофического статуса водоёмов и водотоков. Различия в структурной организации гидробиоценозов первичных и вторичных водоёмов и водотоков связаны со спецификой и с размерами данных водных объектов, со степенью и характером участия в их функционировании ключевых видов растений и животных.

При сравнении биоценозов разных типов болотных водных объектов в ряду типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты основные тенденции заключаются в уменьшении общего таксономического разнообразия и доли эвритопных видов, увеличении доли специфических для болот таксонов, смене доминирующих групп/комплексов, увеличении показателей количественного развития планктонных сообществ и уменьшении таковых для бентосных ценозов, повышении трофического статуса водных объектов. Можно утверждать, что структурно-функциональная организация гидробиоценозов болот не является единой для всего болота, а определяется принадлежностью к конкретному типу болотного водного объекта и его особенностями.

Основное отличие водных объектов болотного происхождения от объектов «неболотного» генезиса заключается во влиянии торфяного болота. Рост и развитие болота изменяет морфометрию водных объектов (уменьшая жизненное пространство, способствуя «ужесточению» среды), усиливает роль макрофитов в биоценозах и их влияние на них, меняет водный обмен и физико-химический состав вод (уменьшая рН, минерализацию, доли доступного N, P и др.); уменьшает видовое разнообразие гидробионтов (за счёт выпадения чувствительных к ацидификации таксонов), увеличивает долю стенобионтов – видов, адаптировавшихся к водной среде с низкими значениям рН, минерализации и др.; усиливает значение эндогенных процессов в сукцессии биоценозов. В целом, болотные водные объекты (в сравнении с «неболотными») более устойчивы к внешним воздействиям, но при этом сильно зависимы от внутренних процессов окружающих их болотных массивов.

## Глава 5. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРНО-СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ БОЛОТ

### 5.1. Группы факторов, определяющие структурно-системную организацию гидробиоценозов болот

Разнообразие процессов и явлений в окружающей среде приводит к тому, что болота и их гидрографическая сеть могут изменяться в различных направлениях. Общие изменения в структурно-системной организации экосистемы болота в целом непременно сказываются/проявляются в изменениях сопряжённых с ним внутриболотных водных объектов и их биоценозов. Направление и темпы изменений во многом зависят от воздействия преобладающего экологического фактора (или их суммы) и его силы. Смены биоценозов могут происходить различными путями (Сукачёв, 1942; Ниценко, 1961; Ярошенко, 1961; Александрова, 1964; Шенников, 1964; Миркин, 1967; Барсегян, 1978; Миркин, Розенберг, 1978; Разумовский, 1981; Василевич, 1983; Смелянский, 1993; Прокин *и др.*, 2015; Clements, 1916; Tansley, 1946; Connell, Slatyer, 1977; Pickett *et al.*, 1983; и др.). Ниже опишем основные группы факторов, характерные для болот и объектов их гидрографической сети, вызывающие изменения структурно-системной организации их гидробиоценозов.

**Природная/естественная группа факторов.** В значительной мере бóльшая часть болот развивалась (и развивается до сих пор) в результате прохождения серии *эндоэкогенетических (биогеоценологических) смен*, которые связаны с необратимым изменением экотопа в результате развития растительности. Классическим примером (Сукачёв, 1926(1973)) служит нарастание торфа в результате роста торфяного болота (меняется тип почвообразования, микрорельеф, гидрологический режим, что приводит к коренным и необратимым изменениям как самой растительности, так и среды в целом). В этом случае (в зависимости также от характера и степени влияния исходных геоморфологических, эдафических и климатических условий местности) болото может проходить ряд последовательных стадий (низинное, переходное, верховое). Для каждой стадии характерен свой набор внутриболотных водных объектов, гидробиоценозы каждого из которых меняются как раз в значительной степени (совместно с торфяными залежами и водными массами) именно под преобразующим действием растительности. Примерами подобных изменений в гидробиоценозах болот могут служить смены состава и структуры

сообществ макрофитов (Бобров *и др.*, 2017), бактериопланктона (Стройнов, Филиппов, 2017а), фитопланктона (Стерлягова *и др.*, 2016), зоопланктона (Черевичко, 2009в, 2017), бентоса (Прокин, 2005, 2017; Ивичева, Филиппов, 2017), а в наиболее подробной форме естественное направление развития гидробиоценозов болот описано ниже (см. раздел 5.2 наст. диссертации).

Под влиянием внешних для биоценозов болот причин происходят *катастрофические (природные внезапные) и гологенетические смены*. Первые связаны с резким воздействием внешнего фактора, разрушающего биоценоз: либо полностью его уничтожает, либо внезапно и грубо нарушает его структуру и состав, путём истребления важных/основных компонентов экотопа. Их делят на климатогенные, пирогенные (стихийно возникающие пожары), геоморфологические (извержение вулкана, оползни, обвалы), гидрогенные (подтопление, затопление, иссушение), биогенные (инвазии) и др. После воздействия данных факторов, биогеоценозические связи внутри гидробиоценозов полностью нарушаются, и, по сути, начинает формироваться новая линия развития (при отсутствии других внешних противодействующих факторов). Примерами катастрофической динамики болот могут служить резкие изменения климата в голоцене, связанные со сменой эпох (Нейштадт, 1957; Елина *и др.*, 2000), уничтожение болот под воздействием снежных лавин, обвалов, оползней и селевых потоков, описанное для горных болот Кавказа (Барсегян, 1978) и под воздействием вулканической деятельности, известное для Камчатки (Нешатаева, Нешатаев, 2001; Нешатаева, 2006).

Вторая группа – гологенетические смены – обусловлена постепенным/медленным деструктивным влиянием внешних условий на биоценоз. Постепенные изменения не вызывают разрушения биоценоза, но приводят к его постепенным изменениям. Их подразделяют на климатогенные (постепенные изменения климата), эдафогенные (постепенное изменение грунтов), гидрогенные (постепенные изменения условий увлажнения, проточности), биогенные (умеренное регулярное воздействие живых организмов). Развитие болот и их гидрографической сети в пределах отдельных периодов голоцена может служить примером гологенетического направления динамики. Так, для верховых болот побережья Белого моря (Кузнецов, Филимонова, 2011) прирост торфа в разные геологические периоды отличался в 1,5–5 раз (бореал – 0,23–0,91 мм/год, атлантика – 0,43–0,91, суббореал – 0,18–0,75, субатлантика – 0,24–0,80), а внутри периодов сукцес-

сии растительности, как и изменения свойств торфов происходили не резко и не часто (Максимов *и др.*, 1991; Кузнецов, 2006, 2010).

Стоит заметить, что экзогенные изменения биоценозов болот могут возникать не только под воздействием природных факторов, но и в результате воздействия человека.

**Антропогенная группа факторов.** Хозяйственная деятельность вызывает *структурно-механические нарушения* болот, которые направлены на создание благоприятных условий для торфодобычи, для выращивания сельскохозяйственных и/или лесных культур. Данные экзогенные нарушения приводят к снижению общего уровня грунтовых вод, к формированию новых элементов микрорельефа и искусственной гидрографической сети. В зависимости от характера осушения и способа добычи возможно образование копаней: торфяных карьеров и/или искусственных водотоков (серии канав или каналов). В каждом из этих объектов формируется своеобразная структура, которая отчасти наследует имеющуюся до осушения биоту (лимитируется физико-химическими свойствами торфяного горизонта, обнажившегося в результате добычи), отчасти создаёт дополнительные условия для проникновения новых видов. В силу своего искусственного характера, каналы достаточно быстро (без надлежащего ухода или под воздействием строительной деятельности бобра) заторфовываются и превращаются в стоячие водоёмы. Гидрохимический состав копанных торфяных водных объектов во многом зависит от характера грунтов, то есть чем глубже канава, тем ближе к поверхности оказывается материнская порода, и, следовательно, формируются менее кислые, более цветные и минерализованные воды. Например, в Вологодской обл. на бол. Алексеевское-1 естественные водные объекты (мочажины и озёрки) имеют болотные воды со значениями pH 3,7–4,6 и цветности 80–200° (вегетационный сезон 2014 г.), а для канав на осушаемом участке характерны величины 4,7–5,5 и 220–265°, соответственно (Philippov, Yurchenko, 2020). Растительный покров для каждого типа торфяных копаней имеет свои характерные черты. Так, для фрезерных полей свойственны луговая, кустарниковая и евтрофная лугово-болотная растительность; для карьеров элеваторной добычи – олиготрофно-мезотрофная моховая и травяно-моховая болотная; для карьеров гидроторфа – евтрофно-мезотрофная травяно-моховая (Панов, Веселов, 2002; Веселов, Панов, 2005). Если же рассматривать животное население, то, вероятно, во многом оно будет сходно с ручьями (в случае канав) или малыми озёрами (карьеры).

В гидробиологическом плане копани на торфяниках (по сравнению с, например, болотными озёрами) изучены относительно слабо (см. раздел 1.2.1 наст. работы).

Одним из вариантов структурно-механического воздействия на болота является их затопление в ходе создания водохранилищ и формирование новых образований – всплывших торфяников. В нашей стране исследованиями последних активно занимались в 1940–1960-е гг. В основном накоплен материал по растительности и стратиграфии данных объектов (Шмерлинг *и др.*, 1952; Богдановская-Гиенэф, 1959; Калецкая *и др.*, 1959; Оплеснина, 1965; Бирюков, Тарунина, 1967; Молкин, 1968, 1973, 1979; Балашев, 1972; Иванова, Молкин, 1974; Лукина, 1974; Финаров *и др.*, 1977; Колкутин, 1979; Кот, 1980; Денисенков, 1981). В гидробиологическом отношении всплывшие торфяники изучены слабо.

На гидробиоценозы болот значительное влияние оказывают *функциональные нарушения*: мелиорация (Марков, 1958; Булавко, 1961; Кипенварлиц, 1961; Частухин, 1962; Вомперский, 1968; Орлов, 1974, 1991; Иванов, 1976; Гидрологическая ..., 1977; Чесноков, 1977, 1980; Антипина, 1979а, 1979б; Зайдельман, 1981 и др.; Сабо *и др.*, 1981; Балашев *и др.*, 1982; Парфёнов *и др.*, 1985; Нешатаев, 1986; Иванов, 1987; Узенбаев, 1987; Вомперский *и др.*, 1988; Грабовик, 1989, 2005 и др.; Ившин, 2006; Войтехов, 2012), пожары (Мазинг, 1960; Работнов, 1978; Копотева, 1995; Попов, 2000; Зайдельман, Шваров, 2002; Минаева, Сирин, 2002; Буренина, 2006; Вомперский *и др.*, 2007; Гришуткин, 2012, 2015; Малащук, 2014; Медведева *и др.*, 2017; Kučerova *et al.*, 2008; Malashchuk, Philippov, 2021), загрязнение (Карофельд, 1991; Боч, Смагин, 1993; Кузьмина, 1993; Мотекайтите, 1993; Чеботина *и др.*, 1993; Максимова, Юдина, 1999; Панов *и др.*, 2017), рекреационное вытаптывание (Боч, 1981; Зеленкевич *и др.*, 2008; Королькова, Шкурко, 2016).

**Зоогенная группа факторов.** На водно-болотные угодья способны оказывать существенное/структурообразующее влияние гидрофильные и болотные птицы (Нагайцева, 2005а, 2005б; Нагайцева, Милосердов, 2008; Крылов *и др.*, 2012) и крупные млекопитающие (Шилов, 1952; Завьялов, 1999, 2012, 2015, 2017 и др.; Ерофеев, 2005; Завьялов *и др.*, 2005; Николаев, 2006; Панкова, 2014; Rebertus, 1986; Morrison *et al.*, 2014; Westbrook *et al.*, 2017). Это влияние выражается в строительной деятельности (изменение гидрологического режима, создание новых водоёмов), повышении трофности среды (в результате поступления в среду продуктов жизнедеятельности), переносе диаспор (семян) растений и т.п. Особенно велико воздействие на болота таёжной зоны речного бобра, дея-

тельность которого в значительной степени преобразует и гидробиоценозы (Крылов, Завьялов, 1998, 2004; Завьялов *и др.*, 2005 и др.).

Помимо позвоночных на болотные экосистемы могут оказывать существенное воздействие и беспозвоночные, в особенности насекомые-фитофаги. Так, исследования А.А. Маслова (2001а, 2001б) показали, что при вспышке соснового лубоеда (*Tomicus piniperda* L.) происходит сокращение числа живых деревьев на облесённых олиготрофных болотах в три раза, ослабление сосен способствует активизации роста сфагновых мхов и погружение вглубь торфяных залежей корневой шейки и скелетных корней, в почву с отпадом сосен поступает азота в 50–80 раз больше обычной годовой нормы (130 кг/га), что (вкуче с ослаблением конкуренции со стороны хвойных) приводит к внедрению *Betula pubescens* и быстрый рост её подроста.

В обобщённой форме основные группы факторов, характерные для болот и их внутриболотных объектов и вызывающих структурные изменения их биоценозов, приведены ниже (Таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Основные пути изменения структуры биоценозов болот, под влиянием различных групп факторов

Направления изменений	Характер воздействия	Последствия изменений (результат изменений)
<i>1. Природная группа факторов</i>		
эндоэкогенетическая смена	природный внутренний биогеоценотический	необратимые конструктивные (переход объекта в новую стадию развития, приобретение новых свойств)
катастрофическая смена (климатогенные, пирогенные, геоморфологические, гидрогенные, биогенные)	природный внешний внезапный	необратимые деструктивные (полное / частичное уничтожение объекта)
гологенетическая смена (климатогенные, эдафогенные, гидрогенные, биогенные)	природный внешний постепенный	необратимые деструктивные (трансформация объекта, переход в иную стадию развития)
<i>2. Антропогенная группа факторов</i>		
осушение и торфодобыча, затопление	антропогенный внешний структурно-механический	необратимые структурно-механические деструктивные (уничтожение объекта)
мелиорация, загрязнение, рекреационное вытаптывание	антропогенный внешний функциональный	частично обратимые или необратимые функциональные (частичная трансформация объекта без потери основных свойств)
<i>3. Зоогенная группа факторов</i>		
строительная деятельность бобра	зоогенный средообразующий	существенная трансформация объекта вплоть до потери им основных свойств
влияние гидрофильных птиц, влияние насекомых-фитофагов	зоогенный локальный	локальная трансформация объекта



Таким образом, на изменения структурно-системной организации гидробиоценозов болот влияют три основные группы факторов: природные (эндоэкогенетические, катастрофические, гологенетические смены), антропогенные (под влиянием структурно-механических и функциональных нарушений), зоогенные. Сила и продолжительность влияния одного из них или их сочетания придают гидробиоценозам индивидуальность и своеобразие. Структура и динамика техногенных/искусственных болотных водоёмов/водотоков и гидробиоценозов болот, находящихся под влиянием антропогенного пресса и/или ключевых видов животных изучены сравнительно слабо и их разработка и детальный анализ требуют отдельной работы, которая, безусловно, важна как с учётом хозяйственной и экономической значимости данных объектов, так и с научной точки зрения (изучение возможности адаптации гидробионтов к изменяющимся условиям среды).

## **5.2. Особенности структурной организации биоценозов разных типов водных объектов болот**

Вода (вернее, её избыток) – одна из основных причин начала болотообразовательного процесса, а также один из неотъемлемых структурных компонентов (наряду с торфом и влаголюбивой растительностью) болотных экосистем. В ходе эволюции болота преимущественно поверхностные [и лишь отчасти внутризалежные и подземные] воды формируют водные объекты, которые являются основой поверхностной гидрографической сети. В настоящем разделе рассмотрим на примере модельного объекта – бол. Шиченгское – основные аспекты изменения структурной организации болотных водных объектов в ходе естественной эволюции болота от первичного водоёма (остаточные озёра) к специфическим болотным водным образованиям (ручей, топь, мочажина).

### *Формирование и развитие гидрографической сети болота*

Основные контуры гидрографической сети территории сформировались в дочетвертичное время, а неоднократные оледенения и неотектонические движения лишь изменяли её рисунок, направление и объём речного стока и положение водоразделов (Сарсе, 1992; Воробьев, 2007). Современный вид водные объекты приобрели уже в послеледниковое время. В понижениях рельефа (заполненных, в той или иной степени, мореной в ледниковое время и водно-ледниковыми отложениями в межледниковья) начали скапливаться потоки талых ледниковых вод, формируя обширные водоёмы. Максимальный уровень заполнения последних на территории Вологодской обл. составлял

140–150 м (Квасов, 1975; Воробьев, 2007), поэтому можно утверждать, что Шиченгская древнеозёрная котловина с абсолютными высотами 130–150 м н.ур.м. была заполнена водой. По мере спада уровня воды в древнем Шиченгском озере формировалась террасированная озёрно-ледниковая низменность, в центре которой сохранилось до наших дней крупное остаточное оз. Шиченгское (существенно сократившее свои исходные размеры), а на обширных освободившихся мелководьях начались первичные сукцессии и инициировалось болотообразование. На фоне изменений природной среды, именно палеогидрологические факторы во многом влияли на динамику уровня режима палеоводоёмов, а также их зарастание и заторфовывание (Елина, Юрковская, 1992; Елина *и др.*, 1994; Филимонова, Шелехова, 2005; Филимонова, 2010; Лапшина, Заров, 2018; Elina, Kuznetsov, 1996).

В зависимости от уровня воды на обсыхающих и обсохших мелководьях формировались прибрежно-водные и водно-болотные биотопы. Это могли быть евтрофные хвощовые, хвощово-осоковые, хвощово-травяные, а также древесные (например, с доминированием ели, чёрной ольхи, берёзы) и древесно-травяные ценозы. Именно эти растительные сообщества начинали откладывать соответствующие низинные торфа. На этом этапе существования формирующегося болота болотные водные объекты представлены центральным озером с рядом впадающих в него водотоков, а также межкочья евтрофных болотных участков. Последние являются характерным, но наименее специфическим типом болотных водоёмов, так как, по сути, представляют собой лишь небольшие понижения между кочками, постоянно/временно заполненные водой.

По мере роста торфяного тела болота происходит его естественная эволюция, как правило (но не обязательно!), от низинных стадий через переходные к верховым. Если на первых этапах основная роль в развитии болота связана с изменениями климата – это экзогенные процессы, то в дальнейшем начинается изменение поверхности болота в результате торфонакопления – эндогенная динамика (Прозоров, 1985). В процессе развития активно формируется микрорельеф и в пределах болотного участка начинают обособляться кочки и гряды (положительные микроформы), топи, мочажины и озерки (отрицательные микроформы). Этот процесс во многом становится возможен благодаря сфагновым мхам (Смоляницкий, 1977, 1979, 1981; Панов, 1991; 2006б, 2008; Panov, 2012 *и др.*), которые следует рассматривать в качестве ключевых видов для данного типа экосистем. Так, сфагновые мхи отвечают двум основным признакам ключевых видов

(Paine, 1969): 1) их присутствие является решающим в поддержании организации и разнообразия сообществ, 2) они являются по сравнению с другими видами сообщества исключительными по своей важности. Именно сфагновые фитоценозы и болота (по сравнению с лугами и лесами) обладают наибольшей устойчивостью<sup>44</sup> (Куркин, 1994).

Экзо- и эндогенные сукцессии в истории развития болота прослеживаются в последовательной смене различных по ботаническому составу горизонтов торфяных залежей, и, применительно к модельному болоту они приведены на Рисунке 5.1. Каждый тип болотных водных объектов формируется в определённой части болотного массива (или болотной системы) и на определённой стадии его развития: на краевых участках и на евтрофной стадии – болотные ручьи в ложбинах стока; близ минеральных островов и на мезотрофной стадии – проточные топи; в центральных и реже склоновых частях и на мезоолиго- и олиготрофной стадии – мочажины и позднее озёрки.

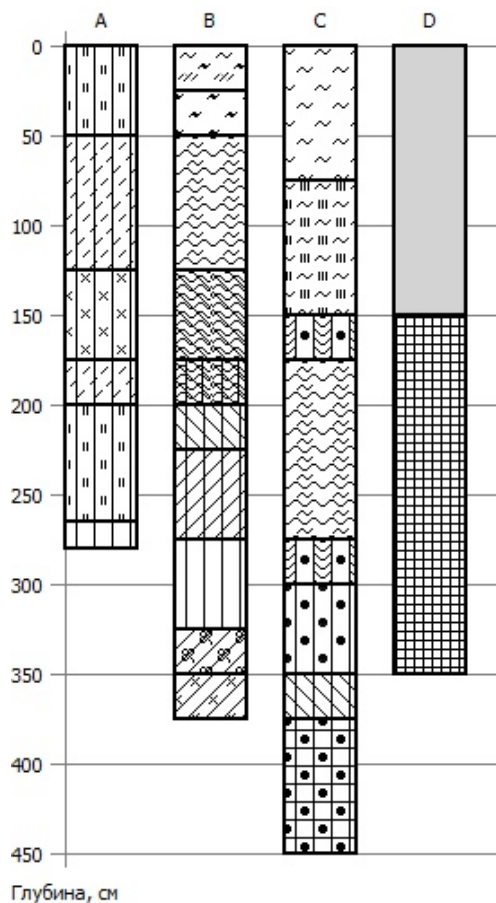


Рисунок 5.1 – Стратиграфические колонки разных типов болотных водоёмов и водотоков бол. Шиченгское

(аналитик В.П. Денисенков)

*Примечание.* Водные объекты: А – ручей, В – проточная топь, С – моховая мочажина, D – озеро.

Условные обозначения:



Низинные виды торфов (1–8): 1 – древесно-травяной, 2 – древесно-гипновый, 3 – древесно-хвощевый, 4 – древесный, 5 – древесно-осоковый, 6 – осоково-вахтовый, 7 – осоково-хвощевый, 8 – сосновый.

Верховые виды торфов (9–15): 9 – сфагновый комплексный, 10 – магелланикум-торф, 11 – пушицево-сфагновый, 12 – сфагновый мочажинный, 13 – шейхцериево-сфагновый, 14 – сосново-пушицевый, 15 – сосновый.

Переходные виды торфов (16–18): 16 – пушицевый, 17 – древесно-пушицевый, 18 – древесный.

Другое (19–20): 19 – вода, 20 – сапрпель.

Оз. Шиченгское имеет центральное положение (генетический центр болота), что характерно для многих остаточных озёр крупных верховых болот (Романова, 1953, 1961). Его развитие связано, прежде всего, с внутренними процессами, происходящими

<sup>44</sup> Устойчивость фитоценозов сводится к сохранению (или демутации) ими исходного флористического состава и режима замкнутости (Куркин, 1994).

собственно в озере. Влияние на него прилегающих болотных участков не столь значительно, что во многом обусловлено весьма крупными размерами озера ( $>10 \text{ км}^2$ ). Болотные реки наследуют наиболее глубокие ложбины стока и в своём развитии и эволюции неразрывно связаны с центральным озером, хотя некоторое влияние на них оказывают и прилегающие минеральные суходолы, в которых они берут начало (кроме р. Шиченга). Краевые озёра (Полянок и Плакуновское) также развиваются вне активного влияния болот, так как имеют значительные глубины и прилегающие болотные участки находятся под активным воздействием грунтовых вод напорного питания. Разнообразие условий внутри болота растёт с увеличением размеров последнего, что положительно сказывается и на разнообразии болотных водных объектов. На современном этапе на ход естественной динамики водно-болотных экосистем может оказывать влияние антропогенный фактор, наиболее ярко проявляющийся при осушении и торфодобыче (см. раздел 5.1 наст. работы).

Таким образом, наличие обширных и слабодренируемых участков рельефа в совокупности с избыточным увлажнением территории и гумидным климатом являются основой для формирования болота и серии первичных водоёмов и водотоков, тогда как рост и развитие торфяного болота сопровождается изменением его поверхности, когда и происходит формирование вторичных болотных водных объектов. Структура и динамика водоёмов/водотоков первичного происхождения и краевого положения во многом зависят от экзогенных факторов, и наоборот, вторичные водные объекты зависимы от происходящих в торфяном болоте эндогенных процессов. Орографические, геоморфологические и климатические условия территории, а также размеры и стадия развития болота определяют разнообразие их водных объектов.

#### *Особенности абиотических условий водных объектов болота*

Болотные водные объекты могут быть весьма разнообразны по своему происхождению, положению в мезорельефе, морфометрическим характеристикам и т.д. В каждом из них создаётся определённый комплекс абиотических условий, лимитирующих существование биоты, её состав и структуру, влияющих на динамику гидробиоценозов.

Во-первых, к этим условиям относятся болотные воды и их физико-химический состав (Филиппов, 2014a; Philippov, Yurchenko, 2020) (см. также Таблицы 3.5 и 3.6 из раздела 3.3 наст. диссертации). На бол. Шиченгское в течение вегетационного сезона в ряду ручей – топь – мочажина увеличивается температура и уменьшается цветность, общая

минерализация, водородный показатель, содержание карбонатов, марганца, общего железа, фосфатов. Высокие величины перманганатной окисляемости болотных вод и крайне низкие значения содержания хлоридов и фосфатов зафиксированы во всех типах водных объектов. Значения физико-химических параметров изменяются в течение вегетационного сезона, достигая, как правило, наибольших величин в июле–августе. Межгодовая динамика гидрохимического состава болотных вод, вероятно, зависит от объёмов водного питания и температуры окружающей среды. Первичные водные объекты болот (озёра, болотные реки и ручьи) имеют большие размеры, глубины и, следовательно, значительные объёмы свободной воды. Они не пересыхают и реже промерзают, имеют постоянно открытые участки воды, поэтому, в отличие от вторичных водоёмов (топи, мочажины), здесь формируются более благоприятные условия для обитания многих гидробионтов (практически не подвержены сезонным колебаниям уровня вод и косвенному влиянию изменчивости погоды).

Во-вторых, большое влияние на особенности водной среды внутриболотных водных объектов оказывают грунты. Болотно-озёрные отложения могут быть представлены сапропелями (озёра) и торфами. Как правило, по мере перехода от первичных болотных объектов ко вторичным происходит уменьшение рН (с 6,8 в оз. Шиченгское и 6,6 в болотных ручьях и до 4,5 в проточных топях и 4,0 в мочажинах) и степени насыщенности основаниями (с 98% в ручьях до 81% в топях и 47% в мочажинах), увеличение массовой доли влаги (86,8% в ручье, 90,5% в топи, 93,9% в мочажинах) и содержания водорастворимых солей (0,25% в ручье, 17,0% в топи, 12,5% в мочажинах). Почти нейтральные грунты озёр и ручьёв наиболее благоприятны для развития наибольшего числа видов биоты (Романис, Филиппов, 2015). Стратиграфические профили разных типов водных объектов болот различаются и по характеру содержания/накопления тяжёлых металлов (Удоденко, Филиппов, 2017).

В-третьих, водные объекты собственно сфагнового болота (а не его краевых частей) во многом зависимы от сезонных колебаний поверхности под влиянием гидрометеорологических факторов (Арефьева, 1963; Метс, 1967). В пределах болотного массива создаются несколько различающиеся микроклиматические условия (ход температур и влажности воздуха имел статистически значимые различия между всеми пробными участками (критерий Колмогорова-Смирнова,  $p < 0,05$ )). Так, в центральной и открытой части болота суточные колебания температуры и влажности воздуха выражены сильнее,

нежели на облесённой окрайке (более подробно см. раздел 3.8.1 наст. работы). По всей видимости, в проточных топях и мочажинах грядово-мочажинных комплексов происходят (по сравнению с краевыми участками) более выраженные изменения микроклиматических условий (и в связи с этим требующие от обитающих в них гидробионтов большего адаптивного потенциала) (Philippov, Yurchenko, 2019).

Таким образом, в процессе развития торфяного болота происходит усложнение гидрографической сети и увеличение степени специфичности её элементов и повышение экстремальности условий среды обитания для гидробионтов. Первичные водные объекты бол. Шиченгское имеют более благоприятные условия для существования гидробионтов (относительно большие размеры и значительные объёмы воды, наличие диапазона глубин, почти нейтральные воды и грунты). Во вторичных объектах состав грунтов определяется стадией развития самого болота, а гидрохимический состав во многом зависит от типа водного объекта. Так водоёмы олиготрофных участков (мочажины) (в отличие от топей) значительно лучше прогреваются и характеризуются низкими значениями рН, цветности, минерализации, содержания карбонатов, фосфатов, марганца и железа.

#### Состав водных биоценозов и его изменения в ходе развития болота

Биологическое разнообразие является частью общего разнообразия в природе, относящегося к живым организмам и биологическим системам надорганизменного уровня (Протасов, 2008). Биоразнообразие следует рассматривать как одну из важнейших и при этом самостоятельных характеристик сообществ, которую можно оценить как на базе количественных показателей (численность, биомасса и др.), так и на основе таксономического разнообразия (Алимов, 1993, 1998, 2006, 2010; Протасов, 2008, 2012 и др.).

Исследования биоразнообразия бол. Шиченгское и его гидрографической сети проводились в 2000–2022 гг. и его итогом стала серия публикаций<sup>45</sup>. В обобщённом ви-

<sup>45</sup> Оригинальные исследования диссертанта и ряда профильных специалистов позволили получить значительный массив современной информации о разнообразии биоты бол. Шиченгское (включая болото и сопряжённых с ним внутриболотных гидрографических объектов): сосудистые растения (Филиппов, 2004а, 2007в, 2013а, 2014б, 2015а, 2015ж и др.; Бобров *и др.*, 2017 и др.), листочечные мхи (Филиппов, Бойчук, 2012, 2015), печёночники (Дулин, Филиппов, 2010а, 2010б, 2011; Филиппов, Дулин, 2011а, 2015а, 2015в), водоросли (Капустин *и др.*, 2016; Стерлягова *и др.*, 2016; Вишняков, Филиппов, 2018; Kapustin *et al.*, 2016), лишайники (Филиппов, 2007в; Чхобадзе, Филиппов, 2015, неопубл.), агарикоидные базидиомицеты (Ширяева, Филиппов, неопубл.), простейшие (Прокина *и др.*, 2016; Филиппов, Леонов, 2017; Прокина, 2020; Prokina *et al.*, 2017; Prokina, Philippov, 2018); животные (Ивичева, Филиппов, 2013, 2015, 2017; Филиппов, Шабунов, 2013, 2014; Зайцева *и др.*, 2014, 2016, 2017а; Филиппов, Пестов, 2014; Филиппов, 2015б, 2015г, 2015д, 2016а, 2023б; Пестов, Филиппов, 2016, 2021; Прокин *и др.*, 2016; Лобуничева, Филиппов, 2017; Сажнев, Филиппов, 2017, 2018; Сажнев *и др.*, 2017, 2019, 2020; Minog *et al.*, 2016, 2019, 2023). Объём представленных материалов и глубина их анализа отражают современное состояние изученности не только отдельных групп организмов, но и биоты всего объекта в целом.

де набор данных включает 5869 наблюдений (в том числе 5611 идентифицированных до вида), из которых более половины наблюдений выполнены на разных типах внутриболотных водных объектов (Philippov *et al.*, 2021). К настоящему моменту на модельном болоте зафиксировано 1250 видов и внутривидовых таксонов (Таблица 5.2), относящихся к 6 крупным таксонам (царствам), используемых GBIF Backbone Taxonomy (GBIF Secretariat, 2021): Animalia – 586, Plantae – 423, Chromista – 118, Protozoa – 63, Fungi – 50, Bacteria – 10. В плане изучения биоразнообразия, бол. Шиченгское следует признать хорошо изученным природным объектом. Полученные материалы (по крайней мере в части высших растений и позвоночных) сопоставимы с другими крупными охраняемыми и при этом достаточно сильно заболоченными территориями как Вологодской обл. [Дарвинский заповедник, национальный парк «Русский Север», охраняемый природный комплекс «Онежский» (Природа ..., 2007; Сохранение ..., 2008)], так и сопредельных регионов [например, комплексные заказники Санкт-Петербурга «Сестрорецкое болото», «Озеро Щучье» и «Юнтоловский» (Юнтоловский ..., 2005; Природа ..., 2011, 2017), ряд болотных заказников Республики Коми (Алексеева, 2009; Кадастр ..., 2014) и др.]. Имеющиеся различия отражают, прежде всего, региональные особенности анализируемой территории, но и указывают на некоторую субъективность суждений [игнорирование и/или фрагментарно-избирательный подход к изучению целого ряда таксономических групп].

Таблица 5.2 – Состав биоты водных объектов бол. Шиченгское

Водный объект	n видов (и внутривидовых таксонов)						
	Animalia	Bacteria	Chromista	Fungi	Plantae	Protozoa	Всего
болото (и его гидрографические объекты)	<b>586</b>	<b>10</b>	<b>118</b>	<b>50</b>	<b>423</b>	<b>63</b>	<b>1250</b>
водные объекты болота (в целом)	<b>365</b>	<b>10</b>	<b>117</b>	<b>2</b>	<b>205</b>	<b>45</b>	<b>744</b>
–центральное болотное озеро	78	4	60	–	75	14	231
–краевые болотные озёра	67	–	–	–	41	–	108
–болотные озёрки	24	1	24	–	21	5	75
–болотные реки	4	–	–	–	44	–	48
–болотные ручьи	69	2	42	–	51	12	176
–моховые мочажины	77	2	15	–	27	11	132
–проточные топи	236	3	36	2	74	20	371
–сплавнины	–	–	–	–	44	–	44

*Примечание.* Под внутривидовыми таксонами понимаются подвиды, вариации, формы. Прочерк («–») – данные отсутствуют.

Таксономический состав биоты болота зависит от градиента экологических (прежде всего, абиотических) условий, который определяется размером объекта, характером и типологией слагающих его болотных участков, разнообразием внутриболотных гидрографических объектов. Во многом это справедливо для высших растений, позвоночных и макробеспозвоночных, тогда как богатство мелкоразмерных групп организмов (водоросли, простейшие, планктонные беспозвоночные и т.п.) в большей степени обусловлено диапазоном микроусловий внутри конкретных биотопов, а также влиянием ключевых видов (например, сфагновых мхов). Состав биоты болота складывается на протяжении всего периода его существования и не является однородным и постоянным для всего объекта, поэтому в разных частях болота доли различных таксономических групп (а также отдельных видов) может сильно меняться (Таблица 5.2).

Важно отметить, что непосредственно водные объекты болот вносят существенный вклад в общее биоразнообразие водно-болотного угодья. Так, 59,5% зафиксированных видов (744) обнаружено именно в составе разных типов водных объектов бол. Шиченгское, что подчёркивает важнейшую роль гидрографической сети болот для поддержания устойчивости водно-болотной экосистемы. Основные различия в составе биоты отдельных типов объектов приведены в Таблице 5.2. Более богатым составом обладают смешанные водные объекты болот (топи, отчасти мочажины), а не типичные водные объекты (озёра, озёрки, реки и ручьи). Ниже рассмотрим состав основных групп организмов некоторых типов водных объектов модельного болота подробнее.

Структурообразующим компонентом болот и их гидрографической сети являются макрофиты. Их состав во многом зависит от свойств верхних горизонтов болотно-озёрных отложений, поэтому может служить индикатором некоторых гидрохимических условий болот (Матюшенко, 1934; Абрамова, 1947, 1951, 1954, 1967 и др.; Лебедева, 1952, 1957, 1959; Боч, 1958, 1972; Романова, 1960, 1961; Викторов, 1967; Брадис, 1972; Мальцюс, 1974; Ефимова, Сокол, 1976; Иванов, 1988; Базанов *и др.*, 2009; Sjors, 1952; Jeglum, 1971; Tahvanainen, 2004 и др.). Так, в процессе развития болота происходит серьёзное изменение абиотических условий (уменьшение содержания минеральных веществ в грунтах и общей минерализации болотных вод, изменение рН с нейтральных значений на кислые), что сказывается на составе макрофитов. В частности, в пределах бол. Шиченгское уменьшается количество видов при переходе от первичных водных объектов к



вторичным: болотные озёра (89) – болотные ручьи (64) – проточные топи (35) – сфагновые мочажины (18).

Изменение видового состава макрофитов приводит, во-первых, к формированию специфических грунтов [так как торфообразование – это биохимический процесс разложения (отмирания и неполного распада) болотных растений в условиях повышенной влажности и недостатке кислорода]. Они приобретают новые свойства [низинные торфа сменяются переходными, а затем – верховыми], что влияет на видовой состав донных макробеспозвоночных (среднее число видов в пробе уменьшается в ряду: краевое озеро (15,3) – центральное озеро (7,6) – проточная топь (5,2) – болотный ручей (4,5)) (Ивичева, Филиппов, 2017). Во-вторых, макрофиты опосредованно влияют и на состав планктонных организмов. В процессе развития болотной экосистемы происходит увеличение разнообразия и проективного покрытия сфагновых мхов (ключевые виды, активные ценозообразователи), которые изменяют физико-химический состав болотных вод (увеличивается прогреваемость и уменьшается рН), что сказывается на составе планктона. Например, видовой состав зоопланктона уменьшается в ряду: болотные озёра (60) – ручей и топь (по 52) – сфагновая мочажина (36); тоже для фитопланктона: болотное озеро (103) – топь (43) – ручей (37) – сфагновая мочажина (17) (Зайцева *и др.*, 2014, 2016, 2017*a*; Стерлягова *и др.*, 2016; Лобуничева, Филиппов, 2017). В-третьих, изменения видового состава макрофитов приводят к изменениям и в макрофауне. Например, уменьшение числа гидрофильных растений (при переходе от первичных водоёмов к вторичным) уменьшает кормовую ценность данных биотопов для водоплавающих птиц, а увеличение доли травянистых гидрофильных растений (особенно на евтрофном и мезотрофном этапе развития болота) создаёт благоприятные условия для «птиц открытых пространств» (ржанкообразных и др.) (см., например, работу Т.А. Воропановой (1959) по питанию куликов). Наши исследования (Филиппов, Шабун, 2013) также это наглядно иллюстрируют.

В целом, видовой состав биоты водных объектов болот весьма разнообразен, прослеживается тенденция в уменьшении количества видов в элементах поверхностной гидрографической сети в процессе развития (от первичных объектов к вторичным). Так, на бол. Шиченгское в остаточных озёрах зафиксирован 231 вид, а в сфагновых мочажинах – почти на 60% меньше (132) [размеры озера много больше, нежели отдельной мочажины, но количество последних и их площадь в пределах грядово-мочажинных ком-

плексов болота делают данные объекты сопоставимыми и пригодными для сравнения]. Состав отдельных групп гидробионтов лимитируют разные факторы. Например, различия в составе макрофитов и позвоночных болот зависят, прежде всего, от разнообразия водных объектов в пределах болотного массива (или болотной системы) (они создают разнообразие и диапазон экологических условий), а также от прилегающих неводных (=болотных или лесо-болотных) биотопов. На видовое богатство планктонной флоры и фауны в большей мере оказывают влияние степень и характер зарастания водных объектов, их гидрохимический режим и особенности водно-минерального питания, а также ключевые виды растений.

#### Формирование специфики видового состава биоты в ходе развития болота

Само по себе количество видов не может в полной мере отражать изменения биоценозов водных объектов болот, поэтому особое внимание необходимо уделить специфике видового состава болотной биоты и её формированию в ходе эволюции поверхностной гидрографической сети болота.

Макрофиты. В процессе развития болота и формирования вторичных болотных водных объектов происходит 1) увеличение степени участия типично болотных видов и уменьшения числа случайных и индифферентных [доля видов болотного флороценотического ядра увеличивается в ряду: ручьи (51,6%) → реки (54,3%) → центральное и краевое болотные озёра (60,5% и 65,2%) → сплавины (75,6%) → топи (97,1%) → моховые мочажины (100%)]; 2) резкое уменьшение доли видов водной эколого-ценотической группы (с 17,4% в озёрах и 10,9% в реках и ручьях до 0% в топах и мочажинах) и увеличение роли таксонов болотной группы (4,7–8,7% – водотоки, 17,4–21,1% – озёра, 62,4% – топи, 77,8% – мочажины); 3) увеличение доли гигрофильных растений (гидрогигро- и гигрофиты) в экологическом спектре (63,0–67,1% – болотные озёра, 65,6% – ручьи, 68,6% – топи, 72,2% – мочажины) (см. раздел 3.5.2 и Таблица 3.12 наст. диссертации).

Зоопланктон. За исключением сфагновых мочажин (36 видов за весь трёхлетний период исследований), в остальных типах болотных водных объектов зафиксированы сходные значения видового богатства (центральное болотное озеро – 55, топь и ручей – по 52) при существенных различиях в таксономической и размерной структуре зоопланктона (см. раздел 3.6.3 и Таблица 3.21 наст. работы). Большинство обнаруженных в составе планктона оз. Шиченгское организмов относятся к группе ветвистоусых ракообразных (встречаются и фитофильные, и пелагические виды), тогда как в болотном ручье

и проточной топи по числу видов преобладают коловратки. Специфической особенностью вторичных болотных водоёмов и водотоков следует считать отсутствие представителей сем. Sididae и Bosminiidae, характерных для подавляющего большинства водных объектов Вологодской обл. (Зайцева *и др.*, 2014, 2016, 2017a; Лобуничева, Филиппов, 2017; с доп.).

По характеру местообитаний в составе зоопланктона преобладают прибрежные и зарослевые виды (их доля увеличивается от первичных озёр к вторичным водоёмам). В озёрах доля этих организмов несколько снижается, а роль пелагических и эвритопных организмов, соответственно, возрастает. Напротив, в мочажинах, где свободных от водных растений участков практически нет, пелагические виды отсутствуют. В топях и ручьях сравнительно высока доля зоопланктеров, ведущих придонный образ жизни (преимущественно виды сем. Chydoridae). Характерной особенностью зоопланктона специфических болотных водных объектов (в отличие от озёр) является присутствие узкоспециализированных болотных видов (например, *Keratella paludosa*, *Lecane lunaris*, *Chydorus ovalis*, *Kurzia latissima*, *Streblocerus serricaudatus*, *Diacyclops nanus*, *Ectocyclops phaleratus*). Доля эвритопных видов уменьшается в ряду болотные озёра – ручей – топь – моховая мочажина (Зайцева *и др.*, 2014, 2016, 2017a; Филиппов *и др.*, 2015; Лобуничева, Филиппов, 2017).

Макробентос. При развитии болота и формировании вторичных болотных водных объектов происходит уменьшение объёмов свободной воды, увеличение степени зарастания водных объектов, смена типов грунтов (с илов на торфа), повышение степени уязвимости водоёма (сезонные промерзания/пересыхания, закисление), что сказывается и на водных макробеспозвоночных (см. раздел 3.7 наст. диссертации). Так, при переходе от первичных водных объектов к вторичным уменьшается общее количество видов (болотные озёра – 63, проточная топь – 43), выпадают из фауны представители одних групп (например, полностью или частично исчезают пиявки, олигохеты, личинки ручейников, подёнок, веснянок) и появляются другие (в топях увеличивается количество видов насекомых), повышается доля гетеротопных организмов, лимнофильные (иногда с чертами реофильности – в водотоках) сообщества макробеспозвоночных сменяются сообществами, представляющими собой промежуточный вариант между бентосом стоячих водоёмов и фауной почв.

Таким образом, в каждом типе водных объектов болот формируется специфический состав биоты, в котором в значительной степени отражаются происхождение и основные черты самих гидрографических объектов.

Особенности количественного развития групп организмов в ходе развития болота

Помимо видового состава, в ходе эволюции поверхностной гидрографической сети происходят изменения количественных показателей (структура сообществ и показатели обилия) гидробиоценозов болот.

Макрофиты. По мере развития болотных водных объектов от первичных к вторичным происходит 1) уменьшение доли мало обильных видов (82,6–90,6% – озёра, реки, ручьи; 22,2–42,9% – топи и мочажины) и увеличение доли средне и очень обильных (6,3–13,0% и 0–4,3% – озёра, реки, ручьи; 42,9% и 14,3% – топи; 44,4% и 33,3% – мочажины, соответственно); 2) увеличение степени зарастания (от <1% в остаточных озёрах до 80–90% в проточных топях и 90–95% в мочажинах); 3) уменьшения доли травянистых растений и увеличение ценотической значимости мохообразных (в особенности сфагновых мхов) при зарастании (от <1 до 95%).

Фитопланктон. Содержание хлорофилла “а” (показатель является важной характеристикой биомассы фитопланктона и отражает наличие фотосинтетически активных клеток) колеблется в водных объектах бол. Шиченгское от 0,1 до 165 мкг/л и увеличивается в ряду: краевое глубокое озеро → болотный ручей → центральное мелководное озеро → проточная топь → сфагновая мочажина. При этом для вторичных водных объектов характерна значительная вариабельность в концентрации пигментов в течение вегетационного сезона (Филиппов *и др.*, 2015, с доп. уточн.).

Также в ходе эволюции болота происходит изменение участия отдельных групп водорослей в альгоценозах. Рассмотрим на примере гидробиологической съёмки июля 2015 г.: 1) в оз. Шиченгское не обнаружены жёлтозелёные и эвгленовые водоросли, основу биомассы формируют Bacillariophyta, Streptophyta, Chlorophyta; 2) в ручье не обнаружены зелёные, жёлтозелёные и эвгленовые водоросли, основу биомассы формируют Streptophyta; 3) в проточной топи не обнаружены синезелёные, жёлтозелёные, динофитовые и эвгленовые водоросли, основу биомассы формируют Streptophyta; 4) в сфагновой мочажине не обнаружены синезелёные, зелёные и динофитовые водоросли, основу биомассы формируют Bacillariophyta и Chrysophyta (Стерлягова *и др.*, 2016).

Бактериопланктон. Бактериальные параметры водных объектов болота характеризуются большой вариабельностью, а общая численность бактерий достигает  $93 \times 10^6$  кл/мл, биомасса –  $3400 \text{ мгС/м}^3$ . В наиболее стабильной по абиотическим условиям моховой мочажине (по сравнению с другими типами) средние значения микробиологических показателей не столь сильно варьируют в течение сезона. В ручье наблюдались самые низкие средние значения численности бактерий, вирусов и вирусной заражённости бактерий. Топь занимала промежуточное положение, однако, уровень инфекции в них оказался самым высоким, а в отдельные периоды биомасса бактериопланктона превышала таковую в мочажине. Определённая унификация наступает в начале лета и осенью. По мере снижения температуры (в начале осени) численность и биомасса бактерий уменьшаются во всех водных объектах бол. Шиченгское. Оз. Шиченгское по общей численности и биомассе бактерий занимало промежуточное положение между ручьём и топью с одной стороны, и мочажиной с другой (Стройнов, Филиппов, 2015, 2016, 2017а, 2017б) (см. раздел 3.6.1 наст. работы).

Зоопланктон. Для зоопланктона водных объектов болот характерны высокие величины численности и биомассы как в летние месяцы, так и в среднем за период вегетации. Анализ средних плотности и биомассы зоопланктона в летний период показал, что наибольшая численность организмов характерна для вторичных объектов (средняя плотность составила в топи  $749,7 \pm 151,8$  и в моховой мочажине –  $727,2 \pm 111,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $2,4 \pm 0,6$  и  $1,5 \pm 0,3$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, соответственно). Более высокие показатели биомассы отмечены для болотного ручья ( $3,8 \pm 1,2 \text{ г/м}^3$ ). Для зоопланктона топи характерны высокие плотность и биомасса коловраток, в частности *Dissotrocha aculeata* и *Testudinella emarginata*. В болотном ручье доминирующей группой среди зоопланктёров в течение всего вегетационного периода являются веслоногие ракообразные (*Cyclops furcifer*, *Eucyclops macruioides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Microcyclops varicans*). Биомассы копепод и кладоцер в водотоке были практически равны. Основу доминирующего комплекса зоопланктона мочажин составляют веслоногие ракообразные (*Diacyclops bicuspidatus*, *D. nanus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops affinis*). Среди коловраток высокая плотность характерна для *Conochilus unicornis*, *Lecane scutata*, *Monommata longiseta*, *Testudinella emarginula*, кладоцер – *Alona rectangula* и *Kurzia latissima*. Средняя за период вегетации численность планктона мочажин составляет  $735,5 \pm 71,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, биомасса –  $1,5 \pm 0,2 \text{ г/м}^3$ . Зоопланктон болотных озёр харак-

теризуется высоким уровнем развития. Средняя плотность планктонных беспозвоночных за два года исследований в оз. Шиченгское составила  $604 \pm 151$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, при биомассе  $10,5 \pm 2,6$  г/м<sup>3</sup>. Доминирующей группой зоопланктеров являлись клadoцеры (>90,0% общей численности) (Зайцева *и др.*, 2014, 2016, 2017а; Лобуничева, Филиппов, 2017).

В планктонных сообществах водных объектов болот существенную (а в отдельные периоды подавляющую) часть биомассы составляли бактерии (Рисунок 5.2). Как правило, наблюдались низкие значения биомассы водорослей по отношению к суммарной биомассе зоопланктона и бактериопланктона, что подтверждает наше предположение о ведущей роли разложения органических остатков и растворённых в воде субстратов в питании планктонного сообщества внутриболотных водоёмов и водотоках. По мере перехода от первичных болотных водных объектов к вторичным суммарная биомасса планктона имеет тенденцию к увеличению. Следует, однако, подчеркнуть, что в суммарной биомассе планктонного сообщества мы не учитывали простейших, которые в подобных условиях могут составлять весомую часть планктона.

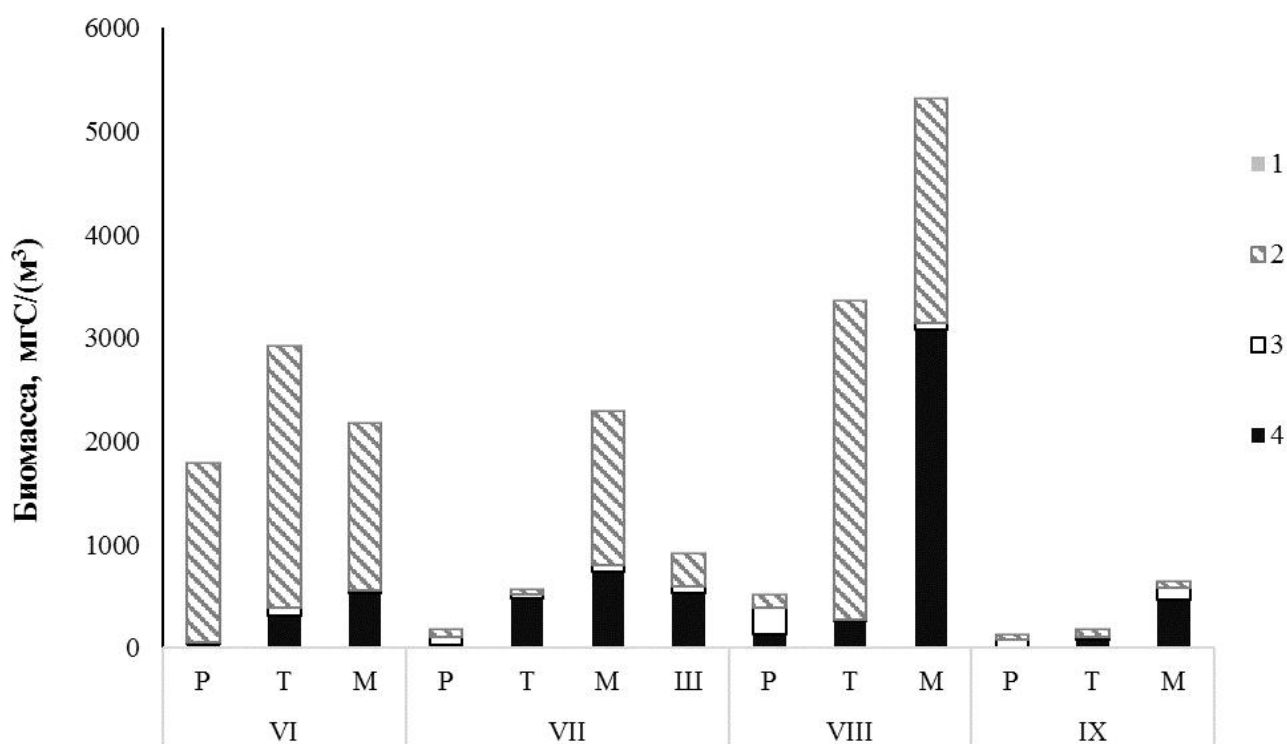


Рисунок 5.2. Суммарная биомасса планктона в водных объектах болота в пересчёте на углерод (мгС/м<sup>3</sup>) и доля отдельных компонентов в её формировании

*Примечание.* Водные объекты: Р – ручей, Т – топь, М – мочажина, Ш – оз. Шиченгское. Условные обозначения: 1 – суммарная биомасса свободных и прикреплённых вирусов, 2 – суммарная биомасса бактериопланктона, 3 – суммарная биомасса метазойного зоопланктона, 4 – биомасса фитопланктона.

**Бентос.** Роль донных макробеспозвоночных и их доля в общей биомассе в водных экосистемах болот снижается в ходе эволюции гидрографической сети. Биомасса зообентоса уменьшается в ряду: болотное озеро ( $22,41 \pm 11,1$  г/м<sup>2</sup> – Полянок,  $18,11 \pm 3,95$  г/м<sup>2</sup> –

Шиченгское) – болотный ручей ( $5,23 \pm 1,97$  г/м<sup>2</sup>) – проточная топь ( $2,22 \pm 0,85$  г/м<sup>2</sup>). При этом в относительно глубоководном оз. Полянок биомассу формируют крупные организмы ( $766,7 \pm 88,2$  экз./м<sup>2</sup>), также как и в ручье ( $1187,5 \pm 494,2$  экз./м<sup>2</sup>), а в мелководном оз. Шиченгское и проточной топи преобладают беспозвоночные меньшего размера ( $4850 \pm 2850$  и  $4184,3 \pm 1230,6$  экз./м<sup>2</sup>, соответственно) (Ивичева, Филиппов, 2017).

В ряду первичные – вторичные водные объекты происходит уменьшение относительной численности и биомассы гомотопных видов. Чаще всего, эти организмы на протяжении всего жизненного цикла зависят от воды и погибают при пересыхании и/или промерзании водоёма. При экстремальных воздействиях погибают не только гомо-, но и гетеротопные виды, однако, имаго последних способны мигрировать между разными типами болотных водных объектов, откладывая яйца, что приводит к новому заселению водными макробеспозвоночными. Изменение доли гомо- и гетеротопных видов в ходе эволюции болот связано с уменьшением глубины и стабильности гидрографических объектов, повышению рисков периодических промерзаний/пересыханий (Ивичева, Филиппов, 2017).

Рыбное население. Естественная эволюция приводит к уменьшению размеров и числа остаточных водоёмов и водотоков и формированию специфических мелководных и сильнозаросших водных объектов, что практически полностью исключает возможность обитания рыб во вторичных болотных водоёмах. Даже в формирующихся на верховых болотах микроозерках химический состав вод (высокая кислотность, низкая минерализация, низкое содержания нитратов, фосфатов и ряда ионов) и их малые размеры и ландшафтная обособленность лимитируют возможности для развития ихтиофауны.

#### Роль ключевых видов в формировании структуры биоценозов болот

На структуру и динамику биоценозов болот оказывают влияние макрофиты, среди которых основная роль принадлежит сфагновым мхам, которые мы рассматриваем в качестве ключевых видов. В ходе эволюции торфяного болота сфагновые мхи увеличивают своё видовое богатство и ценотическую роль в сообществах, активно участвуя в сложении торфяных залежей и изменяя гидрохимический режим болотных водных объектов, формируя микрорельеф, что отражается на составе и структуре гидробиоценозов.

Помимо мхов, регулирующую роль в болотных водных объектах могут играть «хищные растения», например, *Utricularia* spp. (сем. Lentibulariaceae). Нами было показано (Зайцева и др., 2014), что присутствие пузырчатки средней (*U. intermedia* Hayne) в

составе фитоценозов проточных топей во многом определяет структуру и сезонную динамику сообществ водных беспозвоночных. Она выполняет в сообществе двойную функцию – продуцента и консумента. При этом часто (в связи со сравнительно невысокой плотностью) её роль в трансформации энергии как консумента более выражена и проявляется в изменении численности и биомассы разных групп планктонных и бентосных беспозвоночных. Интенсивность гетеротрофного питания пузырчатки средней и состав её пищи подвержены сезонным колебаниям, что связано как с особенностями онтогенеза самого растения, так и с изменением условий микроместообитаний в течение года. При этом увеличение численности организмов в ловчих пузырьках растения приводит к уменьшению плотности животных в воде. В составе пищи *U. intermedia* (в связи с отсутствием у неё избирательности питания) преобладают представители доминирующих в гидробиоценозе межкочечных понижений водных беспозвоночных (Зайцева и др., 2014).

В отсутствии пузырчатки в гидробиоценозах вторичных водных объектов болот регулирующая функция лежит на хищных видах беспозвоночных (зоопланктёров, пиявок, амфибиотических насекомых). В первичных же водоёмах и водотоках (прежде всего, остаточных озёрах) в регуляции численности и биомассы сообществ гидробионтов первостепенное значение имеют костистые рыбы и гидрофильные птицы (например, чайки и гусеобразные). Основную роль в ихтиоценозах внутриболотных озёр играет речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), в связи с чем, данные водоёмы относят, как правило, к «окунёво-плотвичному» типу (Жаков, 1984).

В целом, трансформация, дифференциация, усложнение гидрографической сети непосредственно связаны с развитием самого болота. Болото и объекты его гидрографической сети, имея близкий генезис и являясь сопряжёнными системами, находятся в постоянном взаимодействии, влияя на структуру, функционирование и динамику экосистем друг друга. Эволюция гидрографической сети болот связана с развитием и трансформацией под влиянием болота первичных водных объектов, формированием и развитием вторичных болотных водных объектов. В процессе развития болота происходит изменение комплекса абиотических условий [отражающихся, прежде всего, в физико-химическом составе болотных вод (закисление и др.) и грунтов, объёмах свободной воды], что изменяет состав и структуру биоценозов. Важнейшим звеном таких изменений следует считать высшие растения, которые определяют состав и свойства грунтов (а, следовательно, и состав донных обитателей) и во многом влияют на болотные воды и



планктон. Так, при переходе от первичных болотных водных объектов к вторичным происходит: 1) увеличение степени зарастания (с 1–2% до 95%), содержания хлорофилла “а” (с 0,1 до 165 мкг/л) и доли в ценозах бактериопланктона; 2) уменьшение общего количества видов при увеличении доли специфических болотных представителей; 3) изменение экологической структуры гидробиоценозов: а) макрофиты – увеличение степени участия типично болотных видов макрофитов и уменьшение числа случайных и индифферентных (с 51,6% до 100%), увеличение доли болотных гидрофильных и уменьшение – водных гидрофильных видов; б) зообентос – уменьшение биомассы облигатных и факультативных хищников и увеличение доли детритофагов; в) зоопланктон – исчезновение из доминирующего комплекса эвритопных и пелагических видов, появление придонных и болотных, увеличение доли прибрежных видов, ассоциированных с водно-болотными растениями, а также смена плавающих фильтраторов ползающими и плавающими зоопланктёрами, добывающими пищу как фильтрацией воды, так и путём всасывания, активного захвата, собирания (Филиппов, 2017) (Рисунок 5.3).

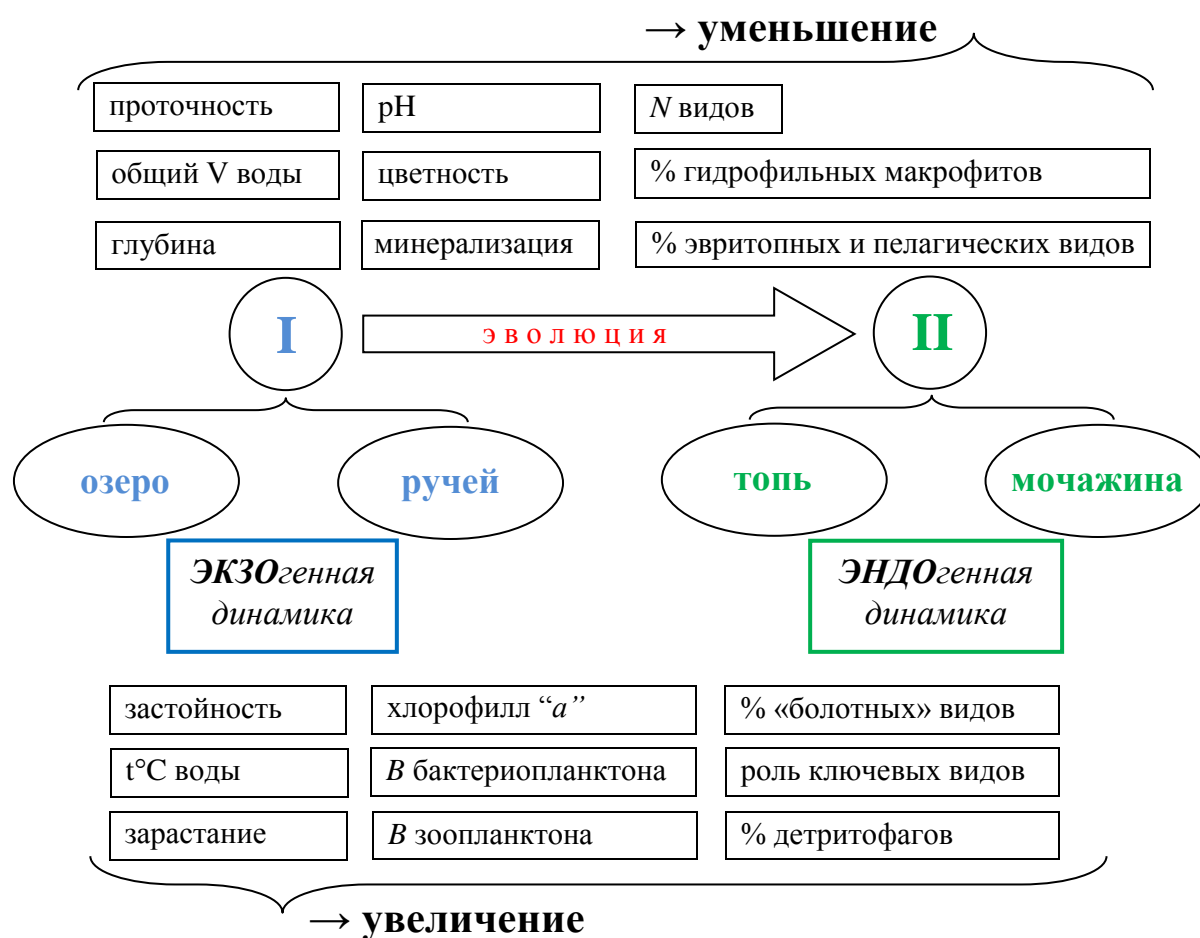


Рисунок 5.3. Схема изменений гидробиоценозов в процессе развития болота

### **Заключение по главе 5**

Глава 5 посвящена анализу основных направлений изменений структурно-системной организации гидробиоценозов болот в целом и разнотипных водных объектов модельного болота в частности.

Структурную организацию гидробиоценозов болот определяют 3 основные группы факторов: природные (эндоэкогенетические, катастрофические, гологенетические смены), антропогенные (под влиянием структурно-механических и функциональных нарушений), зоогенные. Сила и продолжительность влияния одного из факторов или их сочетания обуславливают индивидуальность и своеобразие болот и их водных объектов.

На примере бол. Шиченгское показано, что в болотных водных объектах формируются специфические условия, связанные с активным влиянием постоянно растущего и развивающегося торфяного болота. Среди объектов естественного происхождения наиболее специфичными следует считать смешанные водные объекты болот (вторичные болотные водные объекты), так как они формируются в результате эндогенных сукцессий болотной экосистемы. Различия в структурной организации гидробиоценозов первичных и вторичных объектов связаны со спецификой и с размерами данных групп и типов водных объектов, со степенью и характером участия в их функционировании ключевых видов растений и животных.

## Глава 6. ВОПРОСЫ СОХРАНЕНИЯ БОЛОТ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ БИОЦЕНОЗОВ ИХ ГИДРОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ

Вопросы необходимости сохранения болот стали подниматься по мере раскрытия глобальности и разнообразия выполняемых данными экосистемами функций и в результате усиливающегося техногенного пресса на них. Хозяйственное использование торфяных болот имеет давнюю историю (Копенкина, 2015) и обусловлено наличием как материальных, так и социально-культурных болотных ресурсов (Боч, Мазинг, 1989). В результате антропогенного воздействия на болота происходят структурно-механические и функциональные нарушения (Полкошникова, Хорошев, 1984; Косов, Панов, 2001)<sup>46</sup>, которые прямо или опосредованно сказываются и на внутриболотной гидрографической сети. Основные угрозы биоценозам водным объектам болот связаны с прямым физическим уничтожением исходного объекта и/или со сменой гидрологических и трофических условий и вызывающих функциональные нарушения. Использование болот (как особых водных объектов) в Российской Федерации регулируется, прежде всего, Водным кодексом (глава 5) (2006).

В данной главе рассмотрим значимость внутриболотных водных объектов для сохранения болот на региональном уровне (на примере Вологодской обл.) с учётом двух традиционных основных направлений: охраны видов (создание и ведение Красных книг/списков/листов) и охраны местообитаний (создание сети ООПТ).

**Охрана видов.** Одной из признанных в мире мер по сохранению видов является создание и ведение Красных книг. Активная работа над созданием Красной книги Вологодской обл. велась в 2001–2005 гг. учёными Вологодского государственного педагогического университета [в настоящее время – ВоГУ, г. Вологда] совместно с несколькими другими научными организациями при поддержке Центра окружающей среды Финляндии (SYKE, г. Хельсинки). Результатом данной работы стало издание в 2004-м и 2010-м гг. двух томов официальной региональной Красной книги (2004, 2010). В 2015 г. был учреждён новый перечень редких и исчезающих видов растений и грибов (Постановле-

---

<sup>46</sup> Подробно об антропогенном воздействии на болота и его последствиях для природных экосистем Вологодской обл. можно прочитать отдельно (Филиппов, 2007б). В последнее десятилетие были получены новые данные о влиянии на болота торфодобычи (Филиппов, 2012б), пожаров (Malashchuk, Philippov, 2021), побочного лесопользования (Новосёлов, 2015), а также о накоплении и содержании в сфагновых мхах верховых болот тяжёлых металлов (Шевченко *и др.*, 2011; Гапеева *и др.*, 2015; Shevchenko *et al.*, 2018).

ние ..., 2015) в рамках подготовки второго издания Красной книги Вологодской обл. Это стало возможным благодаря инициативе, активной работе вологодских учёных и краеведов, а также полученных ими результатов (Сулова и др., 2013). В середине 2022 г. утверждено новое Постановление, включающее одновременно списки таксонов и растения, и грибы, и животные, а также содержащее для каждого вида категории статусов редкости, угроз исчезновения и приоритета природоохранных мер. В основу нижеизложенного анализа положено именно это Постановление (2022).

Ведение Красной книги показало, что список нуждается в корректировке и дополнениях. Так, по сравнению с первой редакцией применительно к болотным местообитаниям список Красной книги Вологодской обл. пополнился более 40 видами (среди которых половина это мохообразные).

В действующей редакции Красной книги (Постановление..., 2022) категория вида в регионе оценивается по статусам редкости (категории федеральной Красной книги – 0, 1, 2, 3, 4, 5), угрозам исчезновения (категории МСОП – RE, CR, EN, VU, NT, LC, DD, NE, NA) (детальный анализ данных категорий и критериев приводится в обзоре Д.В. Гельтмана (2017)) и приоритету природоохранных мер (категории – I, II, III).

При оценке данных статусов рабочая группа (в которую входил, в том числе, и диссертант) обращала внимание на характер и степень угроз произрастанию видов в регионе: 1) особенности распространения на территории области (например, близ границ ареала произрастают *Carex omskiana*, *C. bergrothii*, *Rhynchospora alba*, *Trichophorum cespitosum*); 2) виды редких местообитаний и/или имеющих узкую экологическую нишу (*Selaginella selaginoides*, *Juncus stygius*, *Liparis loeselii*, *Schoenus ferrugineus*, *Saxifraga hirculus*); 3) предпочитаемые типы местообитаний и частота их заселения (прежде всего, речь о видах, встречающихся во вторичных биотопах значительно чаще, чем в естественных первичных; *Equisetum variegatum*, *Lycopodiella inundata*, *Carex pseudocyperus*, *Trichophorum alpinum*); 4) особенности биологии (например, медленно возобновляющиеся *Dactylorhiza traunsteineri* s.l., *Hammarbya paludosa*, *Liparis loeselii*); 5) неясная хронология и экология (*Carex heleonastes*, *C. riparia*, *Gymnadenia densiflora*; большинство мохообразных и макроводорослей).

Проблемы с формулировкой статусов редкости и угрозы исчезновения не возникли лишь для повсеместно редких и стенотопных болотных видов со специфической биологией. Однако всё же ряд решений приходилось принимать в условиях дефицита инфор-

мации (связан со слабой изученностью болот региона в целом и отдельных его типов в частности, наличием фрагментарных сведений о видовом богатстве, биологии и экологии ряда облигатно-факультативных и облигатных болотных видов) и её субъективности (обусловлена малым количеством специалистов, каждый из которых имеет собственный взгляд на выбор таксонов для охраны).

В последние годы были получены интересные материалы, касающиеся официально редких видов болотных местообитаний Вологодской обл.: сосудистые растения (Филиппов, 2008а, 2008в, 2015а, 2015в, 2015ж; Пукинская, 2012; Бобров *и др.*, 2013; Филиппов, Чхобадзе, 2013; Чхобадзе, Филиппов, 2013; Ефимов *и др.*, 2014а, 2014б; Кучеров, Кутенков, 2014; Чхобадзе *и др.*, 2014; Жукова *и др.*, 2016; Филиппов *и др.*, 2016; Леострин *и др.*, 2018; Левашов *и др.*, 2019, 2020, 2021, 2023 и др.; Филиппов, Бобров, 2023; Kutenkov, Philippov, 2019а, 2019б; Philippov *et al.*, 2021, 2022, Philippov, Komarova, 2021), мохообразные (Филиппов, Бойчук, 2008, 2012, 2015; Филиппов, Дулин, 2008, 2010, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, 2014, 2015а, 2015б, 2015в, 2016; Кармазина, 2010; Филиппов *и др.*, 2010, 2018, 2019; Кутенков *и др.*, 2014; Боровичев, Филиппов, 2017; Dulin, Philippov, 2010, 2011; Kutenkov, Philippov, 2019а, 2019б; Philippov *et al.*, 2021), макроводоросли (Чемерис, Филиппов, 2010; Вишняков, Филиппов, 2018; Вишняков *и др.*, 2020, 2021; Philippov *et al.*, 2021, 2022), лишайники (Чхобадзе, Филиппов, 2015а, 2015б; Philippov *et al.*, 2021), беспозвоночные (Разнообразие насекомых ..., 2008; Ивичева, Филиппов, 2015, 2017; Филиппов, 2015б, 2015д; Сажнев *и др.*, 2017, 2019а, 2019б, 2020; Philippov *et al.*, 2021, 2022), позвоночные (Кузнецов, Бабушкин, 2008; Нагайцева, Милосердова, 2008; Бабушкин, 2010; Филиппов, Шабунов, 2013, 2014; Шабунов, Филиппов, 2014; Жукова *и др.*, 2016; Филиппов, 2016а; Шабунов *и др.*, 2019; Philippov *et al.*, 2021).

В настоящее время в Вологодской обл. официально редкими считаются 880 видов и внутривидовых таксонов, из них на болотах и внутриболотных водных объектах зафиксировано 180 видов<sup>47</sup> (112 – охраняемые и 68 – редкие): 85 – сосудистые растения, 39 – мохообразные, 3 – водоросли, 7 – грибы, 17 – беспозвоночные, 29 – позвоночные (Таблица 6.1; Приложение Д). На болотных и внутриболотных водных биотопах сосредоточено 20,5% от общего числа редких и исчезающих в регионе видов, причём почти половина из них (12,8%) предпочитают исключительно и/или в основном данные местообитания в качестве основных. Наибольшее количество облигатных и облигатно фа-

<sup>47</sup> Здесь и далее в главе под видами понимаются «виды и внутривидовые таксоны» в объёме, принятом в Красной книге Вологодской обл.

культуративных видов болот и их водных объектов закономерно сосредоточено среди высших растений. Животные, особенно позвоночные, активно используют болота и внутриболотные объекты для кормления, гнездования, во время миграций, но данные местообитания часто не являются единственными для них.

Таблица 6.1 – Редкие и охраняемые виды Вологодской обл. на болотах и внутриболотных водных объектах

Характеристика	п видов		% видов от ККВО	п видов					
	ККВО	Б+ВОБ		СР	МХ	ВД	ГР	БП	ПЗ
Всего видов*:	880	180/113	20,5/12,8	85/54	39/32	3/2	7/5	17/10	29/10
охраняемые	539	112/72	20,8/13,4	47/32	23/18	3/2	6/4	10/7	23/9
редкие	341	68/41	19,9/12,0	38/22	16/14	–	1/1	7/3	6/1
<b>Статус редкости:</b>									
0	18	–	–	–	–	–	–	–	–
1	60	14/10	23,3/16,7	10/8	–	–	2/2	1/–	1/–
2	147	34/18	23,1/12,2	12/6	9/7	–	1/–	3/2	9/3
3	242	52/33	21,5/13,6	22/15	9/6	3/2	1/1	4/3	13/6
4	70	12/11	17,1/15,7	3/3	5/5	–	2/1	2/2	–
5	2	–	–	–	–	–	–	–	–
БК	341	68/41	19,9/12,0	38/22	16/14	–	1/1	7/3	6/1
<b>Статус угрозы исчезновения:</b>									
RE	18	–	–	–	–	–	–	–	–
CR	42	9/7	21,4/16,7	7/6	–	–	1/1	1/–	–
EN	59	16/11	27,1/18,6	7/5	3/3	–	1/1	–	5/2
VU	106	23/10	21,7/9,4	8/3	6/4	–	1/–	3/2	5/1
NT	151	32/20	21,2/13,2	11/9	6/3	1/1	1/1	2/1	11/5
LC	91	20/13	22,0/14,3	11/6	3/3	2/1	–	2/2	2/1
DD	70	12/11	17,1/15,7	3/3	5/5	–	2/1	2/2	–
NE	312	67/41	21,5/13,1	38/22	16/14	–	1/1	7/3	5/1
NA	31	1/–	3,2/–	–	–	–	–	–	1/–
<b>Статус приоритета природоохранных мер:</b>									
I	144	30/20	20,8/13,9	14/10	12/8	–	2/2	1/–	1/–
II	165	38/23	23,0/13,9	14/9	8/7	1/1	1/–	3/2	11/4
III	571	112/70	19,6/12,3	57/35	19/17	2/1	4/3	13/8	17/6
<b>Представленность на ООПТ:</b>									
Ф		26/10	3,0/1,1	5/3	6/4	2/1	–	6/2	7/–
Ф+Р		80/56	9,1/6,4	42/32	7/6	–	4/3	5/5	22/10
Ф+Р+М		19/4	2,2/0,5	19/4	–	–	–	–	–
Ф+М		1/–	0,1/–	1/–	–	–	–	–	–
Р		28/23	3,2/2,6	10/9	12/10	1/1	2/1	3/2	–
не зафиксирован		26/20	3,0/2,3	8/6	14/12	–	1/1	3/1	–
<b>Типы объектов:</b>									
Б1		38/24	4,3/2,7	22/17	3/3	2/1	–	6/1	5/2
Б2		7/7	0,8/0,8	5/5	1/1	1/1	–	–	–
Б3		15/12	1,7/1,4	12/9	1/1	1/1	–	1/1	–
Б4		4/4	0,5/0,5	4/4	–	–	–	–	–
Б5		13/13	1,5/1,5	7/7	6/6	–	–	–	–
Б6		11/11	1,3/1,3	3/3	8/8	–	–	–	–
Б7		18/18	2,0/2,0	8/8	7/7	–	–	1/1	2/2
Б8		19/17	2,2/1,9	11/10	6/5	–	–	1/1	1/1
Б9		25/21	2,8/2,4	22/18	2/2	–	–	1/1	–
Б10		37/28	4,2/3,2	33/24	4/4	–	–	–	–
Б1–Б10		103/77	11,7/8,8	59/43	26/25	3/2	–	7/2	8/5

Характеристика	п видов		% видов от ККВО	п видов					
	ККВО	Б+ВОБ		СР	МХ	ВД	ГР	БП	ПЗ
Б11		109/57	12,4/6,5	44/22	18/11	–	7/5	11/9	29/10
<b>Верность болотам и ВОБ:</b>									
1		25	2,8	12	4	–	–	–	9
2		42	4,8	19	3	1	2	7	10
3		35	4,0	19	4	1	1	3	7
4		33	3,8	12	10	1	3	6	1
5		45	5,1	23	18	–	1	1	2

*Примечание.* \* – указано количество как видов, так и внутривидовых таксонов (согласно объёму и трактовке принятыми в Красной книге Вологодской обл. (ККВО)). Через косую черту приведены сначала общее количество видов, а потом – облигатные и облигатно-факультативные виды болот и водных объектов болот (Б+ВОБ) (баллы верности 3, 4, 5).

Группы организмов: СР – сосудистые растения, МХ – мохообразные, ВД – водоросли (включая цианобактерии), ГР – грибы, БП – беспозвоночные, ПЗ – позвоночные.

А, В, С – категории, используемые для оценки статуса редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, занесённых в Красную книгу Вологодской обл.

А – категории статуса редкости: 0 – вероятно исчезнувший в регионе вид; 1 – находящийся под угрозой быстрого исчезновения или уже исчезающий на территории региона вид; 2 – уязвимый вид, в том числе быстро/стабильно сокращающийся в численности на территории региона; 3 – редкий вид, находящийся в близком к угрожаемому состоянию; 4 – виды неопределённого статуса, по которым нет достаточной информации; 5 – виды, имеющие особый статус и требующие специальных мер охраны в регионе из-за особенностей биологии, экологии или распространения.

В – категории статуса угрозы исчезновения: RE (Regionally Extinct) – вероятно исчезнувший в регионе вид; CR (Critically Endangered) – находящийся под угрозой исчезновения вид; EN (Endangered) – исчезающий вид; VU (Vulnerable) – уязвимый вид; NT (Near Threatened) – близкий к угрозе вымирания вид; LC (Least Concern) – вид с минимальной угрозой вымирания; DD (Data Deficient) – недостаточно данных, указывающих на угрозу вымирания вида; NE (Not Evaluated) – не оценённый вид; NA (Not Applicable) – определение статуса вида неприменимо.

С – категории статуса приоритета природоохранных мер: I – необходимо незамедлительное принятие системных мер; II – необходимо принятие специальных мер; III – принятие дополнительных мер не требуется.

Д – представленность видов на ООПТ: Ф – зафиксирован на ООПТ федерального значения; Р – зафиксирован на ООПТ регионального значения; М – зафиксирован на ООПТ местного значения; «–» – не встречен в границах действующих ООПТ.

Типы объектов на болоте (Б1–Б11): Б1 – остаточные озёра; Б2 – вторичные озёрки; Б3 – болотные ручьи и реки; Б4 – канавы на торфяниках; Б5 – травяные мочажины; Б6 – моховые мочажины; Б7 – топи; Б8 – заливаемые поймы; Б9 – сплавины; Б10 – скрытые ключи; Б11 – иные объекты на болотах.

W – верность видов местообитаниям болот и ВОБ: 1 – случайные, 2 – индифферентные, 3 – встречающиеся везде, но оптимально развивающиеся на болотах и ВОБ, 4 – предпочитающие болота и ВОБ, 5 – встречающиеся исключительно или почти исключительно на болотах и ВОБ.

На болотах и внутривидовых водных объектах Вологодской обл. зафиксировано 18 видов, включённых в Красную книгу Российской Федерации (2008, 2021): *Chara stricta* (категория 3), *Cyripedium calceolus* (3), *Dactylorhiza baltica* (3), *Dactylorhiza traunsteineri* s.l. (3), *Liparis loeselii* (2), *Ophrys insectifera* (2), *Bryoria fremontii* (3), *Anax imperator* (5/LC/III), *Carabus menetriesi* (2/EN/III), *Dytiscus latissimus* (2/VU/II), *Gavia arctica* (2/EN/III), *Anser anser* (2/EN/II), *Pandion haliaetus* (3/VU/III), *Aquila chrysaetos* (3/VU/III), *Haliaeetus albicilla* (5/DD/III), *Falco peregrinus peregrinus* (1/EN/I), *Lagopus lagopus rossicus* (2/EN/III), *Parus cyaneus cyaneus* (2/VU/III). Половина этих видов относится к облигатным или облигатно-факультативным болотным видам (хара щетинистая, пальчатокоренник Траунштейнера, лосняк Лёзеля, офрис насекомоносная, бриория Фремонта, жужелица Менетрие, чёрная гагара, скопа, белая куропатка).

Рассмотрим распределение видов по отдельным категориям, используемым для оценки статуса редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, занесённых в Красную книгу Вологодской обл., применительно к болотным местообитаниям.

По статусу редкости охраняемые виды болот и внутриболотных водных объектов отнесены к четырём категориям (Таблица 6.1; Рисунок 6.1): 1 – 14 видов (23,3% от общего числа официально редких данной категории); 2 – 34 (23,1%); 3 – 52 (21,5%); 4 – 12 (17,1%). Видов с категориями «0» (вероятно исчезнувшие) и «5» (виды, имеющие особый статус) на болотах нет. Отчасти это стало возможно благодаря активизации исследований болотных экосистем в последние полтора десятилетия. Так, были обнаружены популяции *Juncus stygius*, *Schoenus ferrugineus*, *Lycopodiella inundata* – видов, ранее считавшихся исчезнувшими с территории области (Филиппов, 2008в, неопубл. данные; Чхобадзе, Филиппов, 2013; Ефимов и др., 2014а; Kutenkov, Philippov, 2019а, 2019b). В список видов научного мониторинга включено 68 видов (редкие виды).

По статусу угрозы исчезновения виды болотных местообитаний распределились по 8 категориям, характеризующих их состояние в естественной среде обитания (виды категории RE отсутствуют) (Таблица 6.1; Рисунок 6.1): CR – 9 видов (21,4%), EN – 16 (27,1%), VU – 23 (21,7%), NT – 32 (21,2%), LC – 20 (22%), DD – 12 (17,1%), NE – 67 (21,5%), NA – 1 (3,2%). Не считая категорий NA (определение статуса неприменимо) и DD (недостаточно данных, указывающих на угрозу вымирания), остальные категории содержат более высокие значения (21,2–27,1%) относительно средней доли редких и охраняемых видов болотных местообитаний от общего их количества в Красной книге (20,5%), что подчёркивает уязвимость экосистем болот и внутриболотных водных объектов и необходимость их сохранения.

По категориям степени и первоочередности принимаемых и планируемых к принятию природоохранных мер виды разделились на три категории (Таблица 6.1; Рисунок 6.1): I приоритет – 30 видов (20,8% от всех видов этой категории), II – 38 (23%), III – 112 (19,6%). Две трети видов I и II приоритета входят в состав «ядра болотной биоты»

Более 85% редких и охраняемых видов болот и внутриболотных водных объектов зафиксированы на ООПТ Вологодской обл. Виды встречены на ООПТ разного значения: федеральные – 125 видов (69,4%), региональные – 127 (70,6), местные – 5 (2,8). 100 видов отмечены на ООПТ двух или трёх рангов (в том числе 80 видов и на федерально-



го, и на регионального). Часть местообитаний охраняемых видов находится вне участков строгой охраны (например, в НП «Русский Север» к таковым относятся *Liparis loeselii*, *Hammarbya paludosa*, *Saxifraga hirculus*, *Hirudo medicinalis*). В границах действующих ООПТ области не зафиксированы популяции 26 охраняемых и редких видов (3% от всех официально редких видов региона). Первоочередных природоохранных мер (природоохранный статус I) требуют 9 видов из этой группы: *Selaginella selaginoides*, *Schoenus ferrugineus*, *Bryoria fremontii* (у всех 1/CR), *Carex buxbaumii* (1/EN), *Sphagnum annulatum*, *Splachnum luteum* (2/VU), *Cephalozia macounii* (2/EN), *Sphagnum inundatum* (3/NT), *S. pulchrum* (4/DD). Все эти виды входят в состав «ядра болотной биоты», поэтому их сохранение возможно только в случае сохранения их местообитаний в исходном виде.

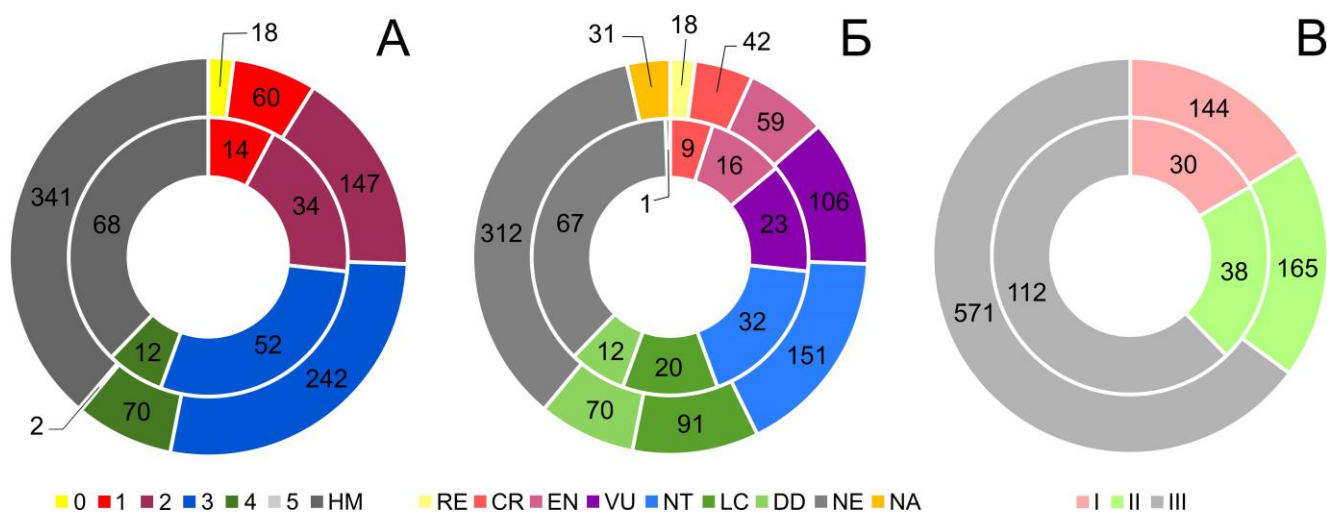


Рисунок 6.1. Распределение охраняемых и редких видов Вологодской обл. по категориям оценки статусов редкости (А), уязвимости (Б), приоритета природоохранных мер (В)

Примечание. Внешний круг – все виды региональной Красной книги, внутренний круг – виды, отмеченные на болотах и внутриболотных водных объектах.

Виды Красной книги по территории Вологодской обл. встречаются неравномерно. Для пространственного восприятия распределение редких и охраняемых видов в регионе нами (на основе сеточного картирования, принятого в «Atlas Florae Europaea») составлены карты для половины видов (92 из 180), местообитаниями которых частично или в полной мере являются болота и внутриболотные водные объекты. Карты вынесены в отдельное приложение наст. диссертации (см. Приложение Е, Рисунок E001 ... Рисунок E092).

В пределах болотных экосистем виды встречаются неравномерно и часто приурочены либо к определённому типу болот, либо к определённому типу водных объектов болот. Часть видов может встречаться в нескольких объектах. Существенная часть ви-

дов (109), основу которой составляют позвоночные и беспозвоночные, использует не конкретный тип внутриболотных водных объектов, а скорее болото как объект в целом. Основные типы водных объектов болот служат местообитанием для 103 редких и охраняемых видов растений и животных (11,7% от общего их числа в регионе или 57,2% от «редких болотных»). Внутриболотные водные объекты служат основным местообитанием для 77 видов «ядра болотной биоты», что составляет почти 9% от всех регионально редких и охраняемых видов. Этот факт подчёркивает природную ценность водных объектов болот и необходимость их сохранения.

Наибольшее количество видов (55) отмечено в группе нетипичных водных объектов на болоте: сплавины – 25 и скрытые ключи – 37. В случае сплавин это объясняется влиянием болотных озёр и экотонным эффектом (основная масса редких видов сосредоточена по урезу воды), а для ключей – особенностями водно-минерального питания (как правило, жёсткие, слабощелочные, проточные воды) и грунтами (низинные торфа). Ключевые болота служат основным биотопом для растений Красной книги России – *Dactylorhiza traunsteineri* s.l., *Ophrys insectifera*, а сплавины – для *Liparis loeselii*.

Несколько меньше видов (47) зафиксировано в группе типичных водных объектов на болоте: первичные озёра – 38, болотные ручьи и реки – 15, болотные озёрки – 7, копани на торфяниках – 4. Основная масса видов (24) сосредоточена по урезу воды или в прибрежной полосе, собственно водных видов относительно немного (18). Данные водные объекты служат местообитанием для охраняемых в России видов (*Chara strigosa*, *Anax imperator*, *Dytiscus latissimus*, *Gavia arctica*, *Pandion haliaetus*). Особенно они (прежде всего, речь идёт о болотных озёрах) важны для сохранения хары щетинистой (Вишняков и др., 2021).

В группе смешанных водных объектов на болоте встречается 41 вид: заливаемые поймы в болотном ландшафте – 19, топи – 18, травяные мочажины – 13, моховые мочажины – 11. Практически все виды (кроме 2) относятся к «ядру болотной биоты», что отражает их болотный генезис.

Данные группы водных объектов, имея близкие абсолютные значения (55, 47, 41 видов), характеризуются низким сходством ( $K_{sc}=0,31 / 0,35 / 0,41$ ), что подчёркивает их своеобразие и незаменимость. Сравнении десяти основных типов водных объектов болот по составу редких и охраняемых видов на основании коэффициента Съеренсена-Чекановского (Рисунок 6.2) показало близость генетически связанных типов объектов, а

не объектов одной группы (озёра и сплавины ( $K_{sc}=0,48$ ), озёрки и моховые мочажины ( $K_{sc}=0,44$ ), травяные мочажины и топи ( $K_{sc}=0,65$ ), ручьи/реки и заливаемые поймы ( $K_{sc}=0,47$ )). Это важно учитывать при разработке стратегии охраны местообитаний и формирования краснокнижных списков.

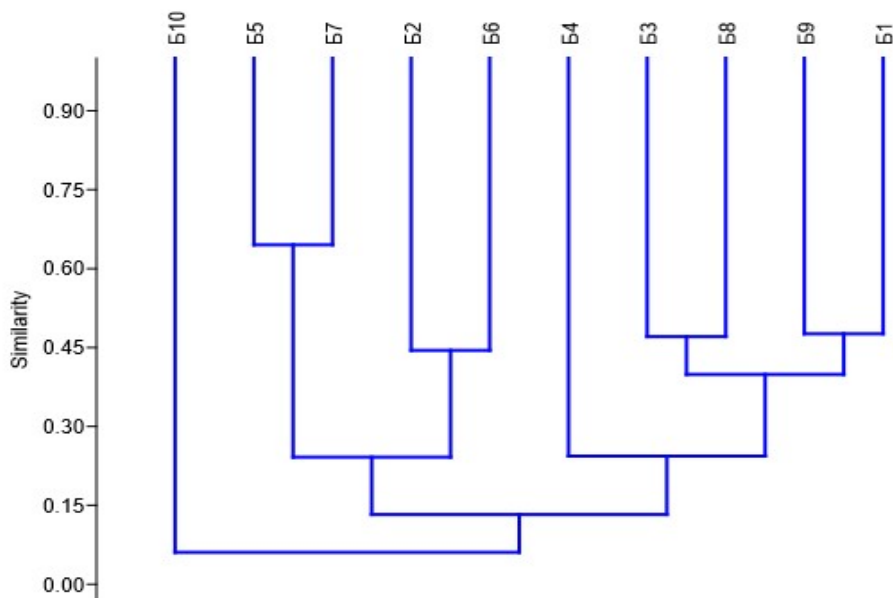


Рисунок 6.2. Дендрограмма сходства десяти типов внутриболотных водных объектов по составу редких и охраняемых видов растений, грибов, животных (коэффициент Сьёрнсена-Чекановского)

*Примечание.* Сокращения: B1 – остаточные озёра; B2 – вторичные озёрки; B3 – болотные ручьи и реки; B4 – каналы на торфяниках; B5 – травяные мочажины; B6 – моховые мочажины; B7 – топи; B8 – заливаемые поймы; B9 – сплавины; B10 – открытые ключи.

Важно отметить, что подавляющая часть редких и охраняемых болотных видов зафиксирована в естественных типах болот и их внутриболотных водных объектах. Наши исследования выработанных торфяников (Филиппов, 2012б, с доп.), показали, что на них встречается менее 20 видов Красной книги, причём лишь два из них (*Trichophorum alpinum* и *Carex pseudocyperus*) активно участвуют в ценозообразовании, а остальные представлены единичными экземплярами и, как правило, на ограниченном числе объектов. Из этого следует, что осушение и торфодобыча приводят к сокращению не только количества редких видов (в особенности верных болотным биотопам), но и их обилия и жизненности. В копанях торфяников отмечено лишь 4 вида, поэтому техногенных альтернативных вариантов для замены естественных водных объектов болот в плане сохранения биоразнообразия нет.

На отдельных объектах (болотных массивах/болотных системах, включая их гидрографическую сеть) состав редких и охраняемых видов может сильно колебаться. Так, при рассмотрении в качестве примера 20 болот с высоким потенциалом в плане приоро-

доохраны (Таблица 6.2) заметно, что на каждом конкретном объекте зафиксировано от 9 до 67 (в среднем 24) видов растений, грибов и животных. Основными причинами высокого богатства данных болот являются существенные размеры самих объектов (разумеется, площадь верховых болот всегда намного выше низинных ключевых), разнообразие типов болотных участков и внутриболотных водных объектов, высокая степень сохранности. Высокие абсолютные значения для бол. Шиченгское связаны с высокой степенью его изученности (~20 лет планомерных работ). По всей видимости, для крупных болотных систем области, в составе которых есть минеротрофные участки и развитая гидрографическая сеть, количество редких и охраняемых видов должно иметь близкие значения. Важно отметить, что на бол. Шиченгское лишь 79,1% общего числа краснокнижных видов зарегистрировано в границах заказника, что позволяет констатировать необходимость расширения данной ООПТ (за счёт включения восточной части болота – территории, прилегающей к озёрам Полянок и Плакуновское).

Таблица 6.2 – Болота с высокой концентрацией редких и охраняемых видов и значение внутриболотных водных объектов для их сохранения

Болото	Район	Статус	п видов на болоте	п видов на ВОБ (%)
Доброозерское	Бабаевский	ЛЗ «Болото «Доброозерское»»	28	16 (57,1)
Схенусовое	Белозерский	ПО	19	16 (84,2)
Столупинское	Белозерский, Кирилловский	ПО	24	21 (87,5)
Кемское	Вашкинский	ЛЗ «Озеро Дружинное»	13	9 (69,2)
вокруг оз. Гагарье	Верховажский	ПО	19	10 (52,6)
вокруг оз. Данислово	Вожегодский	ПО	22	17 (77,3)
вокруг оз. Маньлово		ПО	28	23 (82,1)
вокруг оз. Чунозеро		ПО	26	21 (80,8)
Веняболото	Вытегорский	ПО	9	7 (77,8)
Гладкое		ПО	24	21 (87,5)
Илекса		ОПК «Онежский»	22	18 (81,8)
Ильинское		ПО	19	10 (52,6)
Крестенское		ОПК «Онежский»	38	25 (65,8)
Палая (Тимховское)		ОПК «Онежский»	16	14 (87,5)
Пиявочное		ПО	25	19 (76,0)
Чарозерское		Кирилловский	ПО	19
Алексеевское-1	Сокольский	ПО	13	7 (53,8)
Шиченгское	Сямженский	ЛЗ «Шиченгский» + ПО	67	48 (71,6)
– в границах ООПТ		ЛЗ «Шиченгский»	53	35
– только восточная часть		ПО	19	18
Большой Мох	Усть-Кубинский, Кирилловский	ПО	28	18 (64,3)
вокруг оз. Катромское	Харовский	ПО	18	12 (66,7)

*Примечание.* Сокращения: ВОБ – водные объекты болот, ЛЗ – ландшафтный заказник, ОПК – охраняемый природный комплекс; ПО – перспективный для охраны объект.

Существенную роль в поддержании разнообразия редких и охраняемых видов вносят водные объекты болот (Таблица 6.2). Так, на анализируемых болотах гидрографические объекты насчитывают от 7 до 48 (в среднем 17) видов, что составляет от 52,5 до 87,5% (в среднем 73%) от общего количества зафиксированных краснокнижных видов в его пределах. Это означает, что внутриболотные водные объекты вносят значительный вклад в общее биоразнообразие водно-болотных угодий и являются неотъемлемым компонентом при сохранении

Это подчёркивает неразрывную связь болот и их гидрографических объектов, а также отражает важнейшее значение последних для поддержания биоразнообразия болотных экосистем и их сохранения на региональном уровне, а также необходимость обязательного включения данных объектов в исследовательские программы, направленные на изучение биоразнообразия и мониторинг редких видов.

**Охрана местообитаний.** Статья 66 Водного кодекса РФ (2006) гласит (п. 1): «Водные объекты или их части, имеющие особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое, рекреационное и оздоровительное значение, могут быть признаны особо охраняемыми водными объектами». Именно эти принципы положены и в основу охраны болот, как особых водных объектов. Болота и их гидрографическая сеть входят, наряду с другими экосистемами, в состав сети ООПТ.

Сеть ООПТ Вологодской обл. (на 17.08.2021) насчитывает 187 объектов, из которых две ООПТ федерального значения (Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, национальный парк «Русский Север»), 181 – областного значения (с учётом 5 зоологических заказников), а также 18 территорий местного значения (Доклад ..., 2021). За последние пять лет сеть ООПТ в области сократилась на 15 объектов, что связано со снятием статуса особой охраны с 8 природных зоологических заказников, 2 ООПТ местного значения, а также 4 памятников природы и 1 ландшафтного заказника регионального значения, располагающихся в границах федеральной ООПТ. За счёт этих сокращений общая площадь ООПТ в регионе уменьшилась на 30% (!) – с 9404,0 км<sup>2</sup> (6,5% территории региона) до 6545,8 км<sup>2</sup> (4,5% территории региона).

Ранее в области имелась целая группа «охраняемых болот», которые были учреждены ещё в советское время в рамках реализации в СССР международной программы ТЕЛМА по охране болот (Боч, Мазинг, 1979). В Вологодской обл. было выделено 282 болота общей площадью 3800,2 км<sup>2</sup> (Решение ..., 1973, 1978, 1979, 1989). История фор-

мирования, современное состояние и перспективы развития сети охраняемых болот области рассмотрены нами в отдельной работе (Филиппов, 2006а).

Основные проблемы при придании законной силы болотам в ранге ООПТ были связаны (Барабанов *и др.*, 2017) с рядом причин: 1) сложность определения границ самого объекта (как в природе, так и при составлении официальных обоснований); 2) значительное количество объектов (часть которых имеет «неопределённое»/«неточное» географическое положение и часто небольшие площади); 3) отсутствием научных обоснований природоохранной ценности объектов; 4) непризнанием специалистами лесного хозяйства облесённых болот как болот (а не как лесов низкого бонитета); 5) нежеланием привлекать к работе квалифицированных болотоведов и биологов.

В последнее десятилетие Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской обл. принял ряд кардинальных мер в плане охраны болотных экосистем региона. Так, «охраняемые болота» Великоустюгского р-на были переведены в ранг ООПТ. При этом, во-первых, они имели не региональный уровень, а всего лишь местный, во-вторых, выделенные объекты, как и прежде, не имели мотивированной аргументации их ценности и целесообразности охраны. В январе 2019 г. Правительством Вологодской обл. было принято решение (Постановление ..., 2019а) о признании не действующими на территории области всех решений исполнительных комитетов областного Совета депутатов трудящихся и областного Совета народных депутатов (Решение ..., 1973, 1978, 1979, 1989). Это постановление позволило решить ряд юридических коллизий. При этом данное решение «обнулило» все объекты без разбора (хотя среди этих «охраняемых болот» были по-настоящему ценные болота). Подавляющая часть бывших «охраняемых болот» была незамедлительно переданы в аренду на 49 лет для проведения лесных рубок. Пожалуй, единственным позитивным моментом в работе профильного департамента стала организация (на основе оригинальных материалов диссертанта и вологодских коллег-биологов) ООПТ областного значения государственного природного заказника «Болото «Доброозерское»» (Постановлением ..., 2019б) – одного из крупнейших заказников данного профиля в области (13 124 га).

Внутриболотные гидрологические объекты обладают существенным потенциалом в отношении поддержания биологического и структурного разнообразия болот, который может реализоваться лишь при условии сохранения связанных с ними болот. На современном этапе охрана данных экосистем на территории Вологодской обл. должна, преж-

де всего, включать 1) сохранение максимально возможного количества водно-болотных объектов в условно естественном состоянии (или подвергающихся рациональному «мягкому» природопользованию, т.е. без структурно-механических нарушений); 2) конструктивное решение вопросов создания новых ООПТ (ядром которых представляют водные и болотные системы) и их последующего управления.

Учитывая, что для устойчивого развития регионов Европейской экономической комиссией ООН был рекомендован показатель доли площади ООПТ в общей площади субъекта РФ не менее 10–15% (Яшалова, 2014), то и доля охраняемых болот (как структурообразующих экосистем тайги), вероятно, должна быть не ниже 15% общей площади болот в регионе (~ 3700 км<sup>2</sup>). Реализация данной задачи возможна путём придания правового статуса ООПТ объектам, имеющим несомненную природоохранную ценность и значительную сохранность их территории в естественном состоянии. Такой список составлен нами и содержит 15 объектов (Приложение Ж). К перспективным для создания ООПТ природным объектам отнесены болота Алексеевское-1, Большой Мох, Веняболото, Гладкое, Ильинское, Пиявочное, Столупинское, Схенусовое, Чарозерское, Шиченгское (восточная часть), болота вокруг озёр Данислово, Манылово, Чунозеро, Гагарье, Катромское. При отборе объектов предпочтение отдавалось крупным водно-болотным угодьям, имеющих черты типичности и/или уникальности, обладающих существенным биоразнообразием, являющихся местообитанием целого ряда редких и уязвимых видов федерального и регионального уровня, служащих истоками водотоков разного порядка. Описания перспективных болот приводятся на основании авторских материалов, в некоторых случаях дополненных данными коллег.

Данные перспективные ООПТ подходят под признаки, необходимые для отнесения данных объектов в группу особо охраняемых водных объектов. Прежде всего, они имеют существенную природоохранную и научную ценность. Так, они относятся ко всем известным в области типам болот (включая и уникальный для региона аапа-тип), имеют выявленное биоразнообразие в диапазоне от 50 до 250 видов (для водно-болотных экосистем это адекватные показатели изученности видового богатства), содержат от 9 до 28 (в среднем 21) видов редких и охраняемых видов (в том числе виды Красной книги России, исчезающие и уязвимые облигатно-болотные виды). На этих объектах обнаружено 13 видов, которые до настоящего времени не были зафиксированы на других ООПТ в границах действующей сети: *Schoenus ferrugineus*, *Selaginella selaginoides*, *Bryoria*

*fremontii* (1/CR/I); *Carex buxbaumii* (1/EN/I); *Cephalozia macounii* (2/EN/I); *Anax imperator* (2/VU/II); *Lophozia ascendens* (3/NT/II); *Riccardia chamedryfolia* (3/NT/III); *Sphagnum pulchrum* (4/DD/I); *Hamatocaulis lapponicus* (4/DD/II); *Salix myrsinites* (4/DD/III); *Juniperus communis* var. *arborescens* и *Warnstorfia tundrae* (виды научного мониторинга). Таким образом, перечисленные объекты дадут возможность решать вопросы не только сохранения биоразнообразия, но и поддержания ландшафтного разнообразия, гидрологического режима, сохранения уникальных объектов и явлений, поэтому официальное утверждение этих 15 перспективных объектов в ранге ООПТ позволит существенно обогатить имеющуюся сеть ООПТ области.

Дальнейшее развитие данной дорожной карты подразумевает активные действия учёных и госслужащих в направлении поиска новых объектов (болот) (имеющих несомненную природоохранную ценность и существенную сохранность территории в естественном состоянии) и принятия последующих управленческих решений в сторону создания новых ООПТ и природосберегающего регламентированного использования земель хозяйственного назначения (Баишева и др., 2014). Помимо прямых действий по охране болот, одной из стратегических задач следует считать создание общей концепции природопользования на болотных, внутриболотных и заболоченных землях для решения задач перехода страны к углеродной нейтральности.

### **Заключение по главе 6**

Глава 6 посвящена возможностям сохранения болот с точки зрения разнообразия и структуры биоценозов их гидрографической сети. В главе охрана болот рассмотрена в двух основных/традиционных направлениях: охрана видов (создание и ведение Красных книг/списков/листов) и охрана местообитаний (создание сети ООПТ). Проанализировано значение и место биоценозов водных объектов болот в сохранении болотных экосистем.

Некоторые основные выводы по данной главе:

1) Водные объекты болот вносят существенный вклад не только в общее биоразнообразие болотных экосистем (до 60% зарегистрированных на болотах видов), но и в сохранение 20% (180 видов) регионально редких и уязвимых видов растений, грибов и животных. Для почти 9% биоты (77 видов) болота и внутриболотных водных объектов – основной или единственный тип местообитаний. Каждый отдельный тип водных объек-



тов болот может служить местообитанием для 4–38 (в среднем 19) редких и охраняемых в области видов, а в целом гидрографическая сеть болот – местообитание для почти 12% краснокнижной биоты региона (103 вида). Подавляющая часть редких и охраняемых болотных видов зафиксирована в естественных типах болот и внутриболотных водных объектов, поэтому их сохранность напрямую связана с сохранением исходных местообитаний.

2) Охрана внутриболотных водных объектов невозможна без охраны болот, неотделимой частью которых они являются. Именно сохранение болот, их биологического и ландшафтного разнообразия, во многом гарантирует и сохранение биоценозов водных объектов болот, включая возможности естественного хода и направленности их развития и динамики. Наметившаяся в последние годы тенденция по сокращению количества ООПТ и их площади в Вологодской обл. отрицательно скажется на сохранении внутриболотных водных объектов как особых уникальных образований.

3) Перспективными мерами для сохранения болотных и внутриболотных экосистем в Вологодской обл. является развитие сети охраняемых болот (подразумевающее включение на первых этапах не менее 15 перспективных болот (список приводится в Приложении Е)), ведение региональной Красной книги, рациональное (прежде всего, «мягкое») природопользование на болотах и примыкающих участках минеральных земель, восстановление нарушенных торфяников, а также научные исследования и экопросвещение.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее важными итогами выполненного диссертационного исследования являются следующие полученные **основные выводы**:

1. Болотные водные объекты на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного процесса с учётом их связи со стоком воды и гидрологическим режимом делятся на 4 крупные группы: типичные, смешанные, нетипичные, случайные и временные. Особое положение торфяных болот в ряду гидрологических объектов, существенное типологическое разнообразие внутриболотных гидрографических элементов, в том числе наличие формирующихся и развивающихся только в условиях болот объектов, служит весомым основанием особого рассмотрения данных водных экосистем и их гидроэкологического изучения (например, в рамках научного направления «*гидробиология болот*»).

2. При дифференцированном подходе к торфяному болоту, изменения большинства качественных и количественных показателей основных компонентов биоты (макрофиты, бактерио-, вирио-, фито- и зоопланктон, макрозообентос и зоофитос) гидробиоценозов болота и их абиотических условий (озёрно-болотные отложения и болотные воды) происходят в ряду «озеро–ручей–топь–моховая мочажина» или в более общей форме – в ряду «типичные – смешанные водные объекты», «первичные – вторичные водные объекты».

3. Разные типы водных объектов болот (болотные озёра, болотные озёрки, болотные ручьи, травяные и моховые мочажины, проточные топи, заливаемые болотные поймы, сплавины) имеют собственный спектр экологических условий, который отражается на составе гидробионтов, структуре и количественных показателях водных сообществ. В биоценозах в ряду «типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты» сокращается общее таксономическое разнообразие и доля эвритопных видов, возрастает доля специфических для болот таксонов, изменяется состав доминирующих групп/комплексов, увеличиваются показатели количественного развития планктонных сообществ и уменьшаются таковые для бентосных ценозов, повышается трофический статус водных объектов, степень и характер участия в их функционировании ключевых видов.

4. Основные направления изменений структурной организации гидробиоценозов

болот связаны с влиянием природной (эндоэкогенетические, катастрофические, гологенетические смены), антропогенной (под влиянием структурно-механических и функциональных нарушений), зоогенной группы факторов. Сила и продолжительность влияния одного из них или их сочетания обуславливают индивидуальность и своеобразие болот и их водных объектов. Формирование и трансформация гидрографической сети сопряжено с развитием торфяного болота и приводит к изменениям как комплекса абиотических условий (в особенности болотных вод и грунтов), так и состава биоты и структуры биоценозов. В ряду гидробиоценозов разнотипных болотных водных объектов, отражающих разные стадии естественного сукцессионного хода развития болот, увеличивается степень зарастания, содержание хлорофилла "а" и доля в ценозах бактериопланктона; сокращается общее видовое богатство при увеличении доли специфических болотных представителей; трансформируется экологическая структура отдельных компонентов водных сообществ.

5. Различия биоценозов водоёмов и водотоков болотного генезиса (по сравнению с неболотными водными объектами) определяются влиянием окружающего их болота и его ростом (в результате закономерной аккумуляции при положительном балансе органического вещества) и характеризуются изменениями в сторону уменьшения объёмов вод и глубины, сокращения жизненного пространства, «ужесточения» условий среды (низкие значения рН, минерализации, доли доступного азота, фосфора и др. питательных веществ), повышения роли макрофитов в гидробиоценозах и их влияние на них (в особенности сфагновых мхов), снижения видового разнообразия гидробионтов за счёт выпадения чувствительных к ацидификации таксонов, увеличения доли стенобионтов – видов, адаптировавшихся к водной среде с низкими значениям рН, минерализации и др., повышения значения эндогенных процессов в сукцессии биоценозов.

6. Водные объекты болот вносят существенный вклад в сохранение >100 видов редких и уязвимых видов растений, грибов и животных (~12% от их числа в Красной книге Вологодской обл.). Вклад отдельных типов гидрографических объектов как местообитаний краснокнижных видов различается (от 4 до 38 (в среднем 19)). Подавляющая масса раритетной биоты относится к облигатно-факультативным и облигатным болотным таксонам, что подчёркивает необходимость сохранения в условно естественном состоянии самих торфяных болот, с которыми они связаны в своём происхождении и развитии. Ценность отдельных болот с природоохранных позиций определяется не

только сохранностью самого водно-болотного объекта, но и его общим размером, разнообразием типов болотных участков, развитостью гидрологической сети.

**Рекомендации.** При исследовании гидробиоценозов болот рекомендуется применение структурно-системного, дифференцированного, междисциплинарного и комплексного подходов и к болотной экосистеме в целом, и к особым комплексам закономерно пространственно, генетически и функционально связанных между собой внутриболотных гидрографических объектов.

**Перспективы дальнейшей разработки темы.** Необходимо подчеркнуть, что стратегической/глобальной задачей настоящей диссертации было обратить внимание научной общественности на гидрологические объекты болот и их биоценозы как интересные, уникальные, разнообразные и специфические экосистемы, а также необходимость, важность и ценность их разностороннего изучения. Полученные нами результаты, обозначенные тенденции и закономерности не следует считать статичными и итоговыми. Данную работу необходимо воспринимать лишь как один из этапов гидроэкологического изучения болот. В перспективе желательно провести подобные работы и на болотах других природных подзон и иных типов, с учётом разнообразия внутриболотных водных объектов естественного и техногенного генезиса.

**Список сокращений и условных обозначений**

**s.l.** – в широком смысле

**асс.** – ассоциация

**б.н.п.** – бывший населённый пункт

**ВОБ** – водный(-е) объект(-ы) болот(-а)

**д.** – деревня

**дд.** – деревни

**пгт.** – посёлок городского типа

**бол.** – болото [если идёт рядом с именем собственным]

**оз.** – озеро [если идёт рядом с именем собственным]

**р.** – река [если идёт рядом с именем собственным]

**руч.** – ручей [если идёт рядом с именем собственным]

**обл.** – область

**р-н** – район

**с.ш.** – северная широта (географические координаты)

**в.д.** – восточная долгота (географические координаты)

**сем.** – семейство

**н.ур.м.** – высота над уровнем моря (в метрах)

**ООПТ** – особо охраняемая природная территория

**экз.** – экземпляр (-ы)

**пуз.** – пузырьёк (-ьки)

**кл.** – клетка (-ок)

**ККВО** – Красная книга Вологодской области

## Словарь терминов

Связанные с болотами и их гидрографической сетью понятия и термины детально охарактеризованы в разделе 1.1 настоящей диссертации, поэтому тут не дублируются.

**Автотро́ф(ы)** (автотрофные организмы) [*англ.*: autotrophs, autotrophic organisms] – организмы, синтезирующие органическое вещество из неорганических соединений с использованием энергии света (*фотоавтотрофы*) или энергии, освобождающейся в ходе химических реакций (*хемоавтотрофы*).

**Аквато́рия** [*англ.*: water area] – водное пространство, ограниченное естественными, искусственными или условными границами.

**Аккумуля́ция** [*англ.*: accumulation] – процесс накопления минерального вещества и органических остатков на дне водоёмов или на поверхности суши.

**Амфибио́нт(ы)** [*англ.*: amphibionts] – организм (вид), одна часть жизненного цикла которого проходит в водной, а другая – в воздушной среде.

**Ацидофи́л(ы)** [*англ.*: acidophiles] – организмы, предпочитающие для роста и/или развития кислую среду (воду, почву). В отношении растений используют термин «*ацидофиты*».

**Бактериопланкто́н** [*англ.*: bacterioplankton] – совокупность микроорганизмов, входящих в состав планктона.

**Бёнто́с** [*англ.*: benthos] – совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте дна континентальных и/или морских водоёмов и водотоков. **Б.** разделяется на *животный* (*зообентос*) и *растительный* (*фитобентос*).

**Биогеоце́ноз** [*англ.*: biogeocoenosis] – относительно пространственно ограниченная, внутренне однородная природная система функционально взаимосвязанных живых организмов и окружающей их абиотической среды, характеризующаяся определённым энергетическим состоянием, типом и скоростью обмена веществ и информации.

**Биома́сса** [*англ.*: biomass] – выраженное в единицах массы или энергии количество живого вещества тех или иных организмов, приходящееся на единицу площади или объёма той или иной территории, сообщества. **Б.** водного объекта связана с его биологической продуктивностью, зависит от видового состава организмов, условий их обитания и сезона года.

**Био́та** [*англ.*: biota] – исторически сложившийся комплекс живых организмов, обитающих на какой-либо крупной территории, изолированной тем или иным способом от других подобных территорий. В отличие от биоценоза виды, входящие в **Б.**, могут не иметь экологических связей.

**Биото́п** [*англ.*: habitat] – участок земной поверхности с однородными в экологическом отношении условиями среды, занятый биоценозом. **Б.**, как правило, соответствует фитоценозу или отдельной его части.

**Биоце́ноз** (сообщество) [*англ.*: community] – совокупность организмов (продуцентов, консументов, редуцентов), входящих в состав одного биогеоценоза и населяющих один биотоп.

**Боло́тные во́ды** [*англ.*: bog water, swamp water] – воды, физико-химические свойства которых формируются под воздействием болотных массивов. Как правило, характеризуются малой минерализацией, сравнительно высоким содержанием железа и органических веществ, кис-

лой (реже нейтральной) реакцией, обычно тёмно-коричневого цвета, богатые гуминовыми веществами.

**Болотные почвы** [англ.: peat soil] – почвы, развивающиеся в условиях постоянного увлажнения и отличающиеся значительным количеством неразложившихся и разложившихся растительных остатков.

**Болотный массив** [англ.: mire massif] – территориально единый контур, занятый болотом, со всех сторон ограниченный и нигде не прерванный суходолами.

**Болотный участок** (болотная фация; *болотный микроландшафт*) [англ.: mire site] – часть болотного массива, однородная по характеру растительного покрова, микрорельефу поверхности и водно-физическим свойствам деятельного горизонта и представленная одной растительной ассоциацией, группой близких по флористическому составу и структуре растительных ассоциаций или комплексом различных растительных ассоциаций, закономерно чередующихся в пространстве.

**Болото** [англ.: mire<sup>48</sup>] – природное образование, занимающее часть земной поверхности и представляющее собой отложения торфа, насыщенные водой и покрытые специфической растительностью.

**Болотоведение** [англ.: peatland science, mire science] – учение о болотах, опирающееся на результаты геоботанических (растительный покров болот), почвенных (болотный почвообразовательный процесс и болотные почвы), гидрологических (водный обмен болот, химизм и т.д.) и геологических (торф как осадочная порода) исследований.

**Болотообразование** [англ.: bog formation, mire formation, paludification] – процесс и результат образования и формирования болот.

**Ботанический состав торфа** [англ.: botanical composition of peat] – количество остатков растений-торфообразователей, слагающих растительное волокно торфа.

**Верность вида** [англ.: exclusiveness] – 1) степень привязанности вида к определённому сообществу, биотопу; 2) свойство видов встречаться преимущественно в одном синтаксоне.

**Верховодка** [англ.: perched water] – временные, сезонные скопления капельно-жидких подземных вод в толще почвогрунтов ненасыщенной зоны над поверхностью отдельных слоёв или линз, обладающих слабой проницаемостью.

**Вид торфа** [англ.: peat species] – низшая таксономическая единица классификации торфа, характеризующаяся постоянным сочетанием преобладающих остатков отдельных видов растений-торфообразователей, отражающих исходные растительные ассоциации. Все **в.т.** объединены в три типа: *низинный торф* [англ.: fen peat] (торф, образовавшийся из растительности евтрофного типа, примесь остатков растительности олиготрофного типа не превышает 5%); *переходный торф* [англ.: mesotrophic peat] (торф, образовавшийся из растительности олиготрофного и евтрофного типов при содержании остатков каждого из них более 5%); *верховой торф* [англ.: highbog peat] (торф, образовавшийся из растительности олиготрофного типа, примесь остатков растительности евтрофного типа не превышает 5%).

<sup>48</sup> Иные названия болот связаны с их особенностями: **высокотравные/травяно-крупноосоковые пойменные болота** – marshes, **лесные болота/согры** – swamps, **низкотравно-осоково-моховые топяные болота** – fens, **выпуклые (сосново)-кустарничково-сфагновые болота** – bogs. Однако, наиболее общим англоязычным термином следует считать “mires”. В случае когда речь идёт о **торфяниках** – торфяных болотах, потерявших полностью или частично свои основные функции, то используют термин peatland.

**Видовое разнообразие** [англ.: species richness] – показатель, которым оценивается число видов на пробной площади как в одном сообществе, так и в пределах целого ландшафта и характер распределения числа особей по видам в сообществе. Различают несколько вариантов **В.р.:** *альфа-разнообразие, бета-разнообразие, гамма-разнообразие.*

**Вириопланктон** [англ.: virioplankton] – совокупность вирусов (или вирусных частиц), входящих в состав планктона.

**Влага** [англ.: water, moisture] – вода, содержащаяся в твёрдых телах или на их поверхности, количество которой зависит от сил взаимодействия, возникающих на границе твёрдое тело–вода, определяется химическим составом твёрдого тела, степенью его измельчения и физическими условиями.

**Влагоёмкость почвогрунта** [англ.: moisture-holding capacity] – способность почвогрунта вмещать/поглощать или удерживать при определённых условиях определённое количество влаги; выражается в количественных показателях (в процентах влаги к единице массы почвы или её объёма). Различают (по степени насыщенности твёрдых тел водой) *полную* (полное насыщение всех пустот водой), *капиллярную* (количество воды, удерживаемое в твёрдом теле капиллярными порами), *молекулярную* (или плёночную – количество воды, удерживаемое силами молекулярного притяжения на поверхности тел), *гигроскопическую* (количество влаги в твёрдом теле, находящемся в воздушной среде при определённой влажности последней). Отношение массы влаги к массе влажного вещества называют массовой долей влаги.

**Влажность воздуха** [англ.: humidity, air moisture] – содержание в воздухе водяного пара (воды в газообразном состоянии).

**Внешний суходол** [англ.: adjoining mineral ground] – земли, сложенные минеральными грунтами и прилегающие к торфяному болоту.

**Внутренний суходол** или **болотный остров** [англ.: mineral islands] – земли, сложенные минеральными грунтами, расположенные внутри контура торфяного болота.

**Вода** [англ.: water] – бинарное неорганическое соединение с химической формулой  $H_2O$ . При нормальных условиях **В.** представляет собой прозрачную жидкость, без цвета, вкуса и запаха. Также может быть в твёрдом (лёд) и газообразном (водяной пар) состоянии, в виде жидких кристаллов.

**Водная растительность** [англ.: aquatic vegetation] – растительность, образованная сообществами истинно-водных и прибрежно-водных растений.

**Водно-болотное угодье** [англ.: wetland] – экотоп/объект, относящийся к одному из переходных местообитаний между водными, болотными и типично сухопутными.

**Водность** [англ.: hydraulicity] – относительная характеристика стока за определённый интервал времени по сравнению с его средней многолетней величиной или величиной стока за другой период того же года. Различают три типа **В.:** *малую, среднюю, большую.*

**Водные растения** [англ.: aquatic plants] – растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальными местообитаниями.

**Водный объект** [англ.: water body, water object] – сосредоточения воды на поверхности суши или в горных породах, имеющие характерные формы распространения и черты режима.

**Водный режим** [англ.: water regime, water supply] – изменение во времени уровней, расходов и объёмов воды в водных объектах и почвогрунтах.



**Водораздел** [англ.: watershed, divide] – граница между смежными водосборами или линия, разделяющая сток атмосферных осадков по двум склонам, направленным в разные стороны. На равнинах **В.** превращается в водораздельное пространство, на котором направление стока может иметь переменный характер.

**Водорóдный показáтель** (активная реакция среды, кислотность, рН) [англ.: pH-value] – величина, характеризующая активность или концентрацию ионов водорода в растворах и численно равная отрицательному десятичному логарифму этой активности или концентрации, выраженной в моль/дм<sup>3</sup>. По значениям **В.п.** воды делят на *кислые* (рН=3,4–6,95), *нейтральные* (рН=6,96–7,3), *щелочные* (рН более 7,3).

**Водосбóр** [англ.: catchment] – часть земной поверхности и толща почв и горных пород, откуда вода поступает к водному объекту. Выделяют также *действующую площадь водосбора* [англ.: active drainage area active] (часть площади водосбора, с которой осуществляется сток при данном слое осадков, поступающих на поверхность водосбора).

**Встреча́емость** (частота встречаемости) [англ.: frequency of occurrence] – показатель, использующийся в экологических исследованиях для оценки численности и распределения особей данного вида или набора видов на определённом участке ареала/территории.

**Генетический слой тóрфа** [англ.: isogenetic peat layer] – слой торфяной залежи, образовавшийся в одинаковых природных условиях и имеющий однородный состав и свойства.

**Гетеротрóф(ы)** (гетеротрофные организмы) [англ.: heterotrophs, heterotrophic organisms] – организмы, неспособные синтезировать все необходимые для своей жизни соединения из неорганических веществ и использующие в качестве источника углерода и энергии готовые органические вещества.

**Гидробиологический режím** [англ.: hydrobiological regime] – совокупность биологических процессов, происходящих в водном объекте.

**Гидробиóнт(ы)** (водные организмы) [англ.: hydrobionts] – организмы, развивающиеся и существующие в водной среде и донных отложениях водоёмов и водотоков.

**Гидробиоценоз** [англ.: hydrobiocenosis] – биологическая система, включающая совокупность организмов разных трофических уровней в условиях водной среды.

**Гидрографическая сеть** [англ.: hydrographic network] – совокупность водно-болотных угодий в пределах какой-либо территории.

**Гидрограф́ия сýши** [англ.: hydrography] – раздел гидрологии, рассматривающий закономерности географического распространения поверхностных вод, дающий описание конкретных водных объектов и устанавливающий их взаимосвязь с географическими условиями территории, а также их режим и хозяйственное значение.

**Гидрологическая сеть** [англ.: stream-gauging network] – совокупность гидрологических постов, размещённых на какой-либо территории. Не путать с *гидрографической сетью*.

**Гидрологический режím** [англ.: hydrological regime] – совокупность закономерно повторяющихся изменений состояния водного объекта, присущих ему и отличающих его от других водных объектов.

**Гидроло́гия** [англ.: hydrology] – комплекс наук о гидросфере, занимающихся изучением её свойств и протекающих в ней процессов и явлений во взаимосвязи с атмосферой, литосферой и биосферой. Применительно к водным объектам суши выделяют *гидрологию суши* [англ.:

hydrology of land] (раздел гидрологии, рассматривающий поверхностные воды суши).

**Гидромелиорация** [англ.: hydrobiocenosis] – система мероприятий, направленная на улучшение гидрологического режима тех или иных земель.

**Гидрометеорологическая болотная станция** – специализированная гидрометеорологическая станция, на которой ведутся наблюдения за элементами водного и теплового баланса болотного массива.

**Гидроморфные почвы** [англ.: hydromorphic soil] – почвы, в профиле которых более или менее длительно наблюдается влажность, превышающая наименьшую влагоёмкость. **Г.п.** формируются в условиях постоянного или временного переувлажнения.

**Гидрохимический режим** [англ.: hydrochemical regime] – закономерные изменения химического состава воды водного объекта или отдельных его компонентов во времени, обусловленные физико-географическими условиями бассейна и антропогенным воздействием. **Г.р.** проявляется в виде многолетних, сезонных и суточных колебаний концентрации компонентов химического состава и показателей физических свойств воды, стока химических веществ и т.п.

**Голоцэн** [англ.: Holocene] – верхнее подразделение, звено четвертичного периода, соответствующее времени после таяния последнего покровного оледенения. Нижняя граница **Г.** – 10 200 лет назад. **Г.** (на основе схемы Блитта-Сернандера) состоит из следующих периодов: пребореал, бореал, атлантик, суббореал, субатлантик.

**Грунтовые воды** [англ.: ground water] – гравитационные безнапорные или с местным напором подземные воды, залегающие на первом водоупорном слое, дренируемые гидрографической сетью и формирующие грунтовый сток. **Г.в.** относятся к зоне интенсивного, или свободного, водообмена, а их режим тесно связан с гидрометеорологическими факторами (температура воздуха, атмосферное давление, количество выпадающих осадков).

**Грядá** [англ.: hummock ridge] – болотная микроформа, представляющая собой возвышенное и вытянутое относительно окружающих элементов микрорельефа образование, возникающее в результате деятельности сфагновых мхов в роста и развития торфяного болота.

**Гумификация** (разложение торфа) [англ.: humification, decomposition] – процесс превращения в почве органических остатков в тёмно-окрашенные высокомолекулярные вещества, в основном в гуминовые и близкие к ним кислоты; осуществляется при участии микроорганизмов.

**Детрит** [англ.: detritus] – совокупность взвешенных в воде и осевших на дно водоёма/водотока органоминеральных частиц биогенного и абиогенного происхождения.

**Динамика зарастания** [англ.: overgrowing dynamics] – различные формы изменения процесса зарастания (сукцессии, флуктуации и т. п.).

**Доминант** [англ.: dominant (species)] – вид, численно преобладающий в данном сообществе над другими видами сходного трофического уровня.

**Заболоченность** (степень заболоченности) [англ.: degree of peat formation] – процентное отношение площади, занятой болотами и заболоченными землями, ко всей площади территории того или иного региона.

**Зарастание** [англ.: filling up by vegetation, overgrowing with] – процесс появления растений и развития растительности на акватории водного объекта.

**Зáросль** [англ.: stands] – а) совокупность водных растений на акватории водного объекта

(как правило, применяется к группировкам воздушно-водных растений); б) сформированные, как правило, одновидовые сообщества растений.

**Зообентос** [англ.: zoobenthos] – совокупность животных организмов, обитающих на дне или в грунте водоёмов. По размерному признаку различают *нанобентос*, *микробентос*, *мезобентос* (< 0,1 мм), *мейобентос* (0,1–2,0 мм) и *макробентос* (> 2,0 мм).

**Зоопланктон** [англ.: zooplankton] – совокупность животных, населяющих толщу воды, обладающих незначительной способностью к активным движениям, легко переносимая течением; составная часть планктона.

**Зоофитос** [англ.: zoophytos] – совокупность беспозвоночных, топически и трофически связанных с водными растениями.

**Ил** [англ.: mud, muck] – тонкозернистый осадок в водоёмах, состоящий из смеси минеральных и органических веществ и содержащий не менее 30% (по массе) частиц, размеры которых не превышают 0,01 мм.

**Индексы видового разнообразия** – соотношение между числом видов в биоценозе и их значимостью. Наиболее часто используют **И.в.р.** Симпсона и **И.в.р.** Шеннона.

**Индексы видового сходства** – используются для сравнения степени видового сходства биоценозов. Наиболее часто применяются: **И.в.с.** Жаккара  $K=c/(a+b)-c$  и **И.в.с.** Съернсена-Чекановского  $K=2c/a+b$ , где  $a$  и  $b$  – число видов, обнаруженных в каждом из сравниваемых биоценозов,  $c$  – число общих для них видов.

**Испарение** [англ.: evaporation] – поступление водяного пара в атмосферу вследствие отрыва молекул с поверхности воды, снега, льда.

**Климат** [англ.: climate] – многолетний режим погоды в том или ином регионе Земли, определяемый географическими условиями. Подразделяют на *макроклимат*, *мезоклимат*, *микроклимат*.

**Ковёр** [англ.: carpet] – болотная микроформа, представляющая собой элемент микрорельефа торфяного болота без повышений и понижений относительно общей его поверхности (условно это поверхность уплотнённая легким воздействием равной  $\sim 1,2$  кг/см<sup>2</sup>).

**Консументы** (потребители) [англ.: consumers] – гетеротрофные организмы, потребляющие готовые органические вещества. Различают *консументов первого порядка* (питаются растительной пищей) и *консументов второго порядка* (питаются животной пищей).

**Контур стекания** – линия на плане или аэрофотоснимке болота, ограничивающая часть его площади, с которой определяется величина стока.

**Кормовая база** [англ.: food supply] – та часть имеющихся в среде в определённый промежуток времени пищевых ресурсов, которая может быть использована данным организмом (видом) – потребителем.

**Кочка** (кочка болотная) [англ.: hummock, tussock] – болотная микроформа, представляющая собой полусферическое или цилиндрическое образование, находящееся выше поверхности окружающих элементов микрорельефа болота, возникающее на торфяном субстрате благодаря плотнотерновинным травянистым растениям (травяные кочки [англ.: tussock, tuft (formed by one plant)]) или в результате роста сфагновых мхов (сфагновые кочки [англ.: sphagnum hummock]).

**Коэволюция** (сопряжённая эволюция) [англ.: coevolution] – совместная эволюция двух или более таксонов, объединённых тесными экологическими связями так, что эволюция одного

частично зависит от эволюции другого.

**Макрофиты** [англ.: macrophyte] – крупные, видимые невооруженным глазом, растения, независимо от их систематического положения и экологической приуроченности [термин традиционно применяется по отношению в основном к водным растениям, но не ограничивается ими].

**Межень** [англ.: low-water] – фаза водного режима водотока, ежегодно повторяющаяся в одни и те же сезоны, характеризующаяся малой водностью, длительным состоянием низкого уровня, и возникающая вследствие уменьшения питания водотока. Различают летнюю и осеннюю М.

**Межкочье** [англ.: space between hummocks] – пространство между кочками.

**Местообитание** [англ.: habitat] – участок пространства, занятый популяцией или её частью и характеризующийся совокупностью экологических факторов, необходимых для успешного существования представителей данного вида.

**Микрорельеф торфяного болота** [англ.: microrelief of peatland] – комплекс положительных и отрицательных форм поверхности торфяного болота.

**Минерализация воды** [англ.: water mineralisation] – 1) суммарное содержание минеральных веществ, содержащихся в воде; 2) насыщение воды неорганическими веществами, находящимися в ней в виде ионов и коллоидов.

**Общее проективное покрытие** – площадь проекции наземных частей растений, выраженная в % от всей описываемой площадки.

**Паводок** [англ.: flood] – фаза водного режима водотока, которая может многократно повторяться в различные сезоны года, характеризуется интенсивным обычно кратковременным увеличением расходов и уровней воды и вызывается дождями или снеготаянием во время оттепелей.

**Перманганатная окисляемость** [англ.: permanganate oxidation] – косвенная характеристика содержания в воде органических и минеральных веществ; определяется по количеству кислорода, расходуемого на его окисление марганцево-кислым калием (мг/л молекулярного кислорода).

**Пигмент(ы)** [англ.: pigments] – окрашенные соединения, входящие в состав тканей организма.

**Питание** [англ.: feeding] – потребление (поглощение) веществ, необходимых организму для роста, осуществления жизненных функций и воспроизводства, а также содержащих энергию для обеспечения этих процессов.

**Планктон** [англ.: plankton] – совокупность организмов, населяющих толщу воды континентальных и/или морских водоёмов и неспособных противостоять переносу течениями. В состав П. входят фитопланктон, бактериопланктон, зоопланктон.

**Пнистость торфяной залежи** [англ.: timber content of peat deposit] – отношение объёма древесных включений к общему объёму торфяной залежи.

**Поверхностные воды** [англ.: surface water] – воды, находящиеся на поверхности суши в виде различных водных объектов.

**Погода** [англ.: weather] – характер атмосферных процессов в конкретном месте за определённый промежуток времени. Элементами П. являются температура, облачность, влажность

воздуха, осадки, ветер и др.

**Подзёмное пита́ние** [*англ.*: groundwater inflow] – приток подземных вод в водотоки и водоёмы.

**По́йма** [*англ.*: floodplain] – часть дна/ложа речной долины, сложенная наносами и периодически заливаемая в половодье и паводки.

**Полово́дьё** [*англ.*: snow melt flood] – фаза водного режима водотока, ежегодно повторяющаяся в данных климатических условиях в один и тот же сезон, характеризующаяся наибольшей водностью, высоким и длительным подъёмом уровня воды, и вызываемая снеготаянием. Различают *весеннее, весенне-летнее* и *летнее П.*

**Популя́ция** [*англ.*: population] – относительно обособленное, длительно существующее поселение особей одного вида, устойчиво занимающее определённую территорию и способное к самовоспроизведению.

**Прибрежно-во́дные расте́ния** [*англ.*: coastal-water plants] – группа, объединяющая воздушно-водные растения и растения уреза воды.

**Приро́дные во́ды** [*англ.*: natural water] – воды Земли с содержащимися в них твёрдыми, жидкими и газообразными веществами.

**Продуце́нты** (производители) [*англ.*: producers] – организмы, способные производить органические вещества из неорганических. **П.** – это высшие растения и водоросли.

**Просáчивание** [*англ.*: percolation] – проникновение воды в почвогрунты и движение её вниз.

**Равни́на** [*англ.*: plain] – обширный участок земной поверхности с малыми колебаниями высот (до 200 м) и незначительными уклонами.

**Расте́ния вод** [*англ.*: waterbodies plants] – растения, закономерно встречающиеся в водной среде или на водопокрытом грунте.

**Расте́ния-торфообразова́тели** [*англ.*: peat-forming plants] – растения, произрастающие в условиях избыточного увлажнения, остатки которых при отмирании образуют торф.

**Растите́льное соо́бщество** (или фитоценоз) [*англ.*: phytocenosis] – совокупность растений на определённом пространстве, однородная по структуре, составу, сложению и характеру взаимодействий как между растениями, так и между ними и средой, имеющая общую историю формирования, развития и характер воздействия человека.

**Растите́льность** [*англ.*: vegetation] – совокупность растительных сообществ (фитоценозов) и других сопутствующих им группировок растений определённой территории. В отличие от флоры растительность характеризуется не только видовым составом, но и обилием видов, определяемым их сочетанием и экологическими связями.

**Растите́льный покрóв** [*англ.*: vegetation cover] – совокупность всех растительных организмов (флора и растительность) на какой-либо территории или акватории.

**Редуце́нты** (разрушители) [*англ.*: reducers] – гетеротрофные организмы, в процессе своей жизнедеятельности превращающие органические остатки в неорганические вещества, которые пригодны для использования продуцентами. **Р.** – это преимущественно бактерии и грибы.

**Релье́ф** [*англ.*: relief] – совокупностей неровностей земной поверхности.

**Ру́сло река́** [*англ.*: channel] – выработанное речным потоком ложе, по которому осуществляется сток без затопления поймы.

**Сапропель** (гиттия) [*англ.*: mud, sapropel] – грунт с высоким (более 15%) содержанием органического вещества и коллоидного детрита.

**Сётка линий стеканий** – система линий, нанесённых на план (космо- или аэрофотоснимок) болота, указывающих направления скоростей горизонтальной фильтрации в деятельном горизонте и торфяной залежи и скоростей поверхностного стекания на территории болотного массива.

**Скóрость зарастания** [*англ.*: overgrowing speed] – время прохождения сукцессионных смен растительных сообществ от начала до завершения зарастания водного объекта.

**Спóсоб зарастания** [*англ.*: overgrowing way] – донный или сплавинный характер появления и развития растительности водоёма или водотока.

**Стéпень разложéния тóрфа** [*англ.*: degree of humification, peat decomposition degree] – содержание в торфе бесструктурной части, включающей гуминовые вещества и мелкие частицы негумифицированных остатков растений.

**Сток** [*англ.*: flow] – движение воды по поверхности земли, а также в толще почв и горных пород в процессе круговорота её в природе. Различают *максимальный сток* [*англ.*: maximum flow] (речной сток, наблюдающийся в половодье и паводки) и *минимальный сток* [*англ.*: minimum flow] (наименьший по величине речной сток, обычно наблюдающийся в межень).

**Стратиграфический разрез торфяной залежи** [*англ.*: peat deposit profile] или стратиграфическая колонка торфяной залежи [*англ.*: stratigraphic column of peat deposit] – графическое изображение строения торфяной залежи по профилю торфяного болота или его участку (в каком-либо пункте отбора проб).

**Стратиграфия торфяной залежи** [*англ.*: stratigraphy of peat deposit] – описание последовательности напластования генетических слоёв торфа, их пространственного взаиморасположения и возраста.

**Структура** [*англ.*: structure] – 1) внутреннее устройство, пространственное строение чего-либо; 2) совокупность связей между частями объекта.

**Субстрат** [*англ.*: substratum] – основа (древесина, почва, мхи и т.п.), являющаяся одновременно место прикрепления для организмов (грибы, лишайники, высшие растения) и источником их питания.

**Таксон** [*англ.*: taxon] – название классификационных единиц, показывающих их место в системе [основные таксоны: отдел/тип – класс – порядок/отряд – семейство – род – вид].

**Течение в водоёме** – перемещение водной массы в определённом направлении, ограниченное берегами, дном водоёма, неподвижной водной массой или водной массой, перемещающейся в другом направлении.

**Тип зарастания** [*англ.*: overgrowing type] – характер распределения растительных сообществ по акватории, обусловленный стадией развития растительного покрова и способом зарастания водоёма или водотока. К основным **Т.з.** относят: *поясный (зональный)* (закономерное распределение растительных сообществ, последовательно сменяемых одно другим с увеличением (или с уменьшением) глубины воды), *сплавинный* (зарастание путём образования и роста сплавины), *сплошной* (почти сплошное освоение толщи воды и дна водоёма/водотока водными растениями), *фрагментарный* (неравномерное, пятнистое распределением растительных сообществ по акватории), *смешанный* (комбинация разных типов зарастания в пределах одного вод-

ного объекта или его участка).

**Тип торфа** [англ.: peat type] – высшая таксономическая единица классификации видов торфа, отражающая исходные условия торфонакопления по степени минерализации питающих вод.

**Торф** [англ.: peat] – органическая горная порода, образующая в результате биохимического процесса разложения (отмирания и неполного распада) болотных растений в условиях повышенной влажности и недостатке кислорода, содержащей не более 50% минеральных компонентов на сухое вещество.

**Торфяная залежь** [англ.: peat deposit] – естественное напластование отдельных видов торфа от поверхности до минерального дна торфяного болота или подстилающих озёрных или органо-минеральных отложений.

**Трофическая сеть** [англ.: food web] – совокупность пищевых цепей (последовательность видов в сообществе, каждый из которых (пищевое звено) служит пищей для последующего) в биоценозе.

**Уровень воды** [англ.: water level, water height] – высота поверхности воды в водном объекте над условной горизонтальной плоскостью сравнения. Подразделяют два **у.в.**: *относительный* (высота свободной поверхности воды реки и озера относительно условной горизонтальной поверхности) и *абсолютный* (высота над уровнем моря).

**Условия среды** [англ.: environmental conditions] – совокупность всех факторов, действующих на отдельный организм, популяцию, сообщество.

**Фауна** [англ.: fauna] – эволюционно и исторически сложившаяся совокупность всех видов животных, обитающих на определённой территории (акватории). Совокупность видов животных, размеры которых не превышают 500 мкм (*микрoфауна*), от 500 мкм до 10 мм (*мезофауна*), превышают 10 мм (*макрофауна*).

**Фитопланктон** [англ.: phytoplankton] – совокупность автотрофных организмов в составе планктона.

**Флора** [англ.: flora] – эволюционно и исторически сложившаяся совокупность всех видов растений на определённой территории (акватории). Не следует путать *водную флору* (совокупность видов водных растений (истинно-водных, земноводных и прибрежно-водных), встречающихся на том или ином участке территории или акватории) и *флору водоёмов* (совокупность видов водных и заходящих в воду растений, встречающихся в каком-либо водоёме или в водоёмах какой-то территории).

**Формы рельефа** [англ.: landforms] – отдельные неровности земной поверхности, слагающие рельеф.

**Характер зарастания** [англ.: character of overgrowing] – понятие, включающее в себя способ, тип и скорость зарастания водоёма.

**Цветность воды** [англ.: color of water] – показатель качества воды, характеризующий интенсивность окраски и обусловленный содержанием окрашенных органических соединений (выражается в градусах платиново-кобальтовой шкалы).

**Циста** [англ.: cyst] – временная форма существования одноклеточных организмов в неблагоприятных условиях, характеризующаяся наличием защитной оболочки.

**Численность популяции** [англ.: population size] – число организмов в данной популяции

в данный момент времени. Наибольшее число особей данной популяции (данного вида в сообществе), достигаемое периодически или изредка при массовом размножении называют *пиком численности*.

**Экологическая амплитуда** [англ.: ecological amplitude] – пределы приспособляемости вида (сообщества) к изменяющимся условиям среды.

**Экологическая валентность** (экологическая пластичность) [англ.: ecological valency] – степень способности определённого вида выдерживать изменения какого-либо фактора среды. Количественно выражается диапазоном изменений на воздействие среды, в пределах которой вид сохраняет нормальную жизнедеятельность. По степени **Э.в.** различают: *стенобионт(ы)* (стенобионтные организмы) [англ.: stenobionts] (организмы, способные существовать только в узком интервале значений какого-либо фактора) и *эврибионт(ы)* (эврибионтные организмы) [англ.: eurybionts] (организмы, способные существовать в широком интервале значений какого-либо фактора и/или переносить его значительные колебания, приспосабливаясь к различным условиям существования).

**Экологическая ниша** [англ.: ecological niche] – совокупность факторов и ресурсов среды, в пределах которых вид может существовать неограниченно долго. Термин применяют при характеристике экологически близких видов одного трофического уровня.

**Экологические группы** [англ.: ecological groups] – группы организмов, выделяемые по их адаптациям к определённым экологическим факторам.

**Экологический оптимум** [англ.: ecological optimum] – условия среды, наиболее благоприятные для существования данного вида, сообщества или экосистемы в целом.

**Экологический пессимум** [англ.: ecological pessimum] – наименее благоприятные (обычно экстремальные) условия, при которых вид ещё может существовать.

**Экологический(-е) фактор(ы)** [англ.: ecological factors] – факторы [движущиеся силы совершающихся процессов или влияющие на эти процессы условия] среды, влияющие на организмы, популяции и биоценозы. **Э.ф.** подразделяют на 3 основные группы: *абиотические* (совокупность физико-химических свойств среды обитания), *биотические* (совокупность воздействий одних организмов на другие), *антропогенные* (факторы, возникающие в результате деятельности человека).

**Экология** [англ.: ecology] – биологическая наука, изучающая взаимоотношения организмов между собой и с окружающей средой, а также структуру и функционирование различных систем организмов (популяции, сообщества, экосистемы, биосфера).

**Экосистема**, экологическая система [англ.: ecosystem] – безранговое понятие, подразумевающее устойчивую систему живых организмов и среды их обитания (то есть абиотических и биотических условий), в которой совершается внутренний круговорот веществ и которая участвует во внешнем их круговороте.

**Экотон** [англ.: ecotone] – местообитание, возникающее на стыке чётко различающихся местообитаний; краевое местообитание, зона перехода между местообитаниями разного типа.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболин, Р.И.* Болотные формы *Pinus sylvestris* L. / Р.И. Аболин // Труды Бот. музея Имп. Академии наук. – Петроград, 1915. – Вып. XIV. – С. 62–81.
- Аболин, Р.И.* К вопросу о классификации болот Северо-Западной области / Р.И. Аболин. – Москва: Изд. Г. И. С.-Х. М., 1928. – 53 с. [Материалы по опытному мелиоративному делу. Т. 2].
- Аболин, Р.И.* Опыт эпигенетической классификации болот / Р.И. Аболин // Болотоведение. – 1914. – №3–4. – С. 231–285.
- Абрамова, Л.И.* Первые стадии зарастания карьеров гидроторфа / Л.И. Абрамова // Вестник Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. – 1967. – №1. – С. 30–37.
- Абрамова, Л.И.* Формирование растительности на выработанных торфяниках и основные пути их использования: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Абрамова Лидия Ивановна. – Москва, 1969. – 18 с.
- Абрамова, Л.И.* Регрессивные явления на болотах Томской области / Л.И. Абрамова, Н.А. Березина, Г.Г. Куликова [и др.] // Природные условия Западной Сибири. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1972. – Вып. 2. – С. 51–60.
- Абрамова, Т.Г.* Болота Вологодской области, их районирование и сельскохозяйственное использование / Т.Г. Абрамова // Северо-Запад европейской части СССР. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. – Вып. 4. – С. 65–93.
- Абрамова, Т.Г.* Материалы к вопросу о связи между растительным покровом верхового болота и некоторыми свойствами верхних слоев его торфяной залежи / Т.Г. Абрамова // Учен. записки Ленингр. ун-та. Сер. биол. науки. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1951. – №143, вып. 30. – С. 220–250.
- Абрамова, Т.Г.* О связи между растительным покровом болот и строением верхних слоев торфяной залежи / Т.Г. Абрамова // Учен. записки Ленингр. ун-та. Сер. биол. науки. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. – №167, вып. 34. – С. 64–92.
- Абрамова, Т.Г.* Растительный покров – показатель возраста и направления развития комплексов олиготрофных торфяников Северо-Запада / Т.Г. Абрамова // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 186–188.
- Абрамова, Т.Г.* Растительный покров как показатель некоторых свойств верхних слоев торфяной залежи / Т.Г. Абрамова // Вестник Ленинградского университета. – 1947. – №5. – С. 103–105.
- Абрамова, Т.Г.* Районирование болот Архангельской области / Т.Г. Абрамова, В.Н. Кирюшкин // Северо-Запад Европейской части СССР. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1968. – Вып. 6. Природное и хозяйственное районирование. – С. 81–113.
- Абрамова, Т.Г.* Геоботаническое районирование Вологодской области / Т.Г. Абрамова, Г.И. Козлова // Ботанический журнал. – 1964. – Т. 49, №10. – С. 1438–1445.
- Абрамова, Т.Г.* Геоботаническое районирование Вологодской области / Т.Г. Абрамова,

Г.И. Козлова // Природное районирование Вологодской области для целей сельского хозяйства. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1970. – С. 169–238.

*Абрамова, Т.Г.* К 80-летию со дня рождения Ивонны Донатовны Богдановской-Гиенэф / Т.Г. Абрамова, В.В. Липатова // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, №2. – С. 283–286.

*Абросов, В.Н.* Зональные типы лимногенеза / В.Н. Абросов. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1982. – 182 с.

*Абросов, В.Н.* Сущность процесса дистрофикации озёр и методы борьбы с ним / В.Н. Абросов // Рыбное хоз-во внутренних водоёмов СССР. – Москва: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 148–154.

*Акатов, В.В.* Структура и динамика растительности кислотрофных озёр Западного Кавказа / В.В. Акатов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96, вып. 3. – С. 82–87.

*Аксенова, М.Д.* Cladocera и Copepoda горных болот Северного Кавказа: состав и закономерности формирования видовых комплексов / М.Д. Аксенова, Е.С. Чертопруд, А.А. Новичкова [и др.] // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99, №10. – С. 1187–1195. – DOI: 10.31857/S0044513420100037 [то же на англ.: *Aksenova, M.D.* Cladocera and Copepoda of montane peatlands of the North Caucasus, Russia: composition and formation patterns of species complexes / M.D. Aksenova, E.S. Chertoprud, A.A. Novichkova [et al.] // Biology Bulletin. – 2021. – Vol. 48, No. 7. – P. 926–933. – DOI: 10.1134/S1062359021070025].

*Алекин, О.А.* Основы гидрохимии / О.А. Алекин. – Ленинград.: Гидрометеиздат, 1970. – 444 с.

*Алекин, О.А.* Руководство по химическому анализу вод суши / О.А. Алекин, А.Д. Семенов, Б.А. Скопинцев. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1973. – 270 с.

*Александрова, В.Д.* Динамика растительного покрова / В.Д. Александрова // Полевая геоботаника. Т. III. – Москва–Ленинград: Наука, 1964. – С. 300–447.

*Александрова, В.Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах / В.Д. Александрова. – Ленинград: Наука, 1969. – 275 с.

*Алексеева, Р.Н.* Болота Припечорья / Р.Н. Алексеева. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1988. – 135 с.

*Алексеева, Р.Н.* Болотные заказники бассейна Средней Печоры / Р.Н. Алексеева // Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 6. – Сыктывкар, 2009. – С. 1–146.

*Алимов, А.Ф.* Биологическое разнообразие и структура сообществ организмов / А.Ф. Алимов // Биология внутренних вод. – 2010. – №3. – С. 3–10. [то же на англ.: *Alimov, A.F.* Biological diversity and the community structure of organisms / A.F. Alimov // Inland Water Biology. – 2010. – Vol. 3, No. 3. – P. 207–213. – DOI: 10.1134/S1995082910030016].

*Алимов, А.Ф.* Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества / А.Ф. Алимов // Известия Академии наук. Сер. биол. – 1998. – №4. – С. 434–439.

*Алимов, А.Ф.* Разнообразие в сообществах животных и его сохранение / А.Ф. Алимов // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, №6. – С. 652–658.

*Алимов, А.Ф.* Роль биологического разнообразия в экосистемах / А.Ф. Алимов // Вестник Российской академии наук. – 2006. – Т. 76, №11. – С. 989–994.

*Алимов, А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем / А.Ф. Алимов. – Санкт-Петербург: Наука, 2000. – 147 с.

*Андреев, В.П.* Биология. Толковый словарь (с английскими эквивалентами) / В.П. Андреев, А.Г. Марков, Г.И. Дубенская, Е.Ф.Сороколетова. – Санкт-Петербург: Изд-во «Лань», 1999. – 448 с.

*Андроникова (Баранова), И.Н.* Характеристика сезонных изменений зоопланктона сильно гумифицированной лесной ламбы / И.Н. Андроникова (Баранова) // Озёра Карельского перешейка. Лимнология и методика исследований. – Москва-Ленинград: Наука, 1964. – С. 71–77.

*Андроникова, И.Н.* Зоопланктон гумифицированных озёр Карельского перешейка: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Андроникова Инна Николаевна. – Ленинград, 1968. – 25 с.

*Андроникова, И.Н.* Основные итоги исследования ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоёмов / И.Н. Андроникова // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. – С. 81–99.

*Андроникова, И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озёрных экосистем разных трофических типов / И.Н. Андроникова. – Санкт-Петербург: Наука, 1996. – 189 с.

*Анисимова, О.В.* Десмидиевые водоросли сфагновых болот Московской области: видовое разнообразие и экологическая приуроченность / О.В. Анисимова // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 10–18. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10025

*Анисимова, О.В.* Мелкие представители рода *Cosmarium* (Conjugatophyceae, Desmidiaceae) из двух сфагновых болот Московской области / О.В. Анисимова // Новости систематики низших растений. – 2013. – Т. 47. – С. 13–20.

*Анисимова, О.В.* Зигнемовые водоросли Шараповского болота (Московская обл.) / О.В. Анисимова, А.Н. Дмитриева // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. – Екатеринбург, 2011. – С. 82–87.

*Анисимова, О.В.* К флоре конъюгат болот Звенигородской биологической станции / О.В. Анисимова, А.Н. Дмитриева, Е.М. Кезля // Труды Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского. – Москва, 2011. – Вып. 5. – С. 46–52.

*Анисимова, О.В.* Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) / О.В. Анисимова, Е.М. Танченко, О.Л. Романова // Труды Звенигородской биол. станции. – Москва, 2005. – Вып. 4. – С. 142–153.

*Антипин, В.К.* Биологическая продуктивность, круговорот азота и зольных элементов в растительном покрове болотных фаций / В.К. Антипин // Болотные экосистемы Европейского Севера. – Петрозаводск, 1988. – С. 124–143.

*Антипин, В.К.* Взаимодействие болотных фаций / В.К. Антипин // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. – Петрозаводск, 1983. – С. 51–58.

*Антипин, В.К.* Значение сосны форм Литвинова и Вилькомма в структуре растительного покрова гряд олиготрофных грядово-мочажинных болотных фаций / В.К. Антипин // Комплексные исследования растительности болот Карелии. – Петрозаводск, 1982. – С. 29–36.

*Антипин, В.К.* Структура болотных массивов южной Карелии (на примере болотных массивов Шуйской равнины): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Антипин Владимир Константинович. – Ленинград, 1984. – 26 с.

*Антипин, В.К.* Сфагновые сообщества с *Molinia caerulea* (Poaceae) на онежско-печорских аапа болотах / В.К. Антипин, М.А. Бойчук // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, №2. – С. 244–251.

*Антипин, В.К.* Болотные экосистемы / В.К. Антипин, М.А. Бойчук, Н.В. Стойкина // Великий Андомский водораздел. – Петрозаводск, 2000. – С. 31–35.

*Антипина, Г.С.* Альгофлора болот Карелии и её изменение под влиянием мелиорации: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Антипина Галина Станиславовна. – Ленинград, 1979а. – 22 с.

*Антипина, Г.С.* Влияние осушения на альгофлору мезотрофных болот / Г.С. Антипина // Ботанический журнал. – 1979б. – Т. 64, №9. – С. 1285–1295.

*Антипина, Г.С.* Водоросли как компонент растительности болот / Г.С. Антипина // Методы изучения болот и их охрана (Материалы конф.). – Вильнюс: Мокслас, 1986. – С. 41–44.

*Арабина, И.П.* Особенности энергетического баланса экосистемы заболоченного водоёма / И.П. Арабина, Н.И. Шалавленков // Экология. – 1979. – №6. – С. 67–79.

*Арефьева, А.И.* Сезонные колебания поверхности сфагновых болот под влиянием гидрометеорологических факторов / А.И. Арефьева // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеорол. изд-во, 1963. – Вып. 105. Вопросы гидрологии болот. – С. 80–108.

*Арискина, Н.П.* К характеристике важнейших ценозообразователей сплавины / Н.П. Арискина // Учён. записки Казанского гос. ун-та им. В.И. Ульянова-Ленина. Сер. биология. – Казань, 1950. – Т. 110, кн. 4. – С. 17–105.

*Арискина, Н.П.* Озёрные сплавины в окрестностях Казани / Н.П. Арискина // Учён. записки Казанского гос. ун-та. – Казань, 1956. – Т. 116, №14. – С. 65–82.

Атлас Вологодской области / гл. ред. Е.А. Скупинова. – СПб.–Череповец: «Аэрогеодезия», «Порт-Апрель», 2007. – 107 с.

*Афанасьев, Е.А.* Предварительные альгологические и гидрохимические результаты исследований низинного болота с выходами подземных солоноватых вод (Псковская область) / Е.А. Афанасьев, Д.Н. Судницына, Е.М. Воробьева // Гидробиологические исследования болот. Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). – С. 19–22. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10044

*Афанасьева, Н.Б.* История лесной растительности национального парка «Русский Север» (южная часть Белозерско-Кирилловских гряд) / Н.Б. Афанасьева. – Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. – 172 с.

*Афанасьева, Н.Б.* Современная лесная растительность и её история в пределах южной части Белозерско-Кирилловских гряд (Вологодская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Афанасьева Наталья Борисовна. – Москва, 1996. – 23 с.

*Ахметьева, Н.П.* Изменение химического состава болотных вод после пожаров 2010 года (на примере водосбора Иваньковского водохранилища) / Н.П. Ахметьева, Е.Е. Лапина, А.В. Михайлова // Труды Инсторфа. – 2011 [2012]. – №4(57). – С. 12–16.

*Ахметьева, Н.П.* Гидрохимический режим болотных рек Мещерской низменности / Н.П. Ахметьева, А.В. Михайлова, Г.Н. Кричевец // Труды Инсторфа. – 2021. – №24(77). – С. 15–25.

*Бабешина, Л.Г.* Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины: фактор увлажнения / Л.Г. Бабешина, А.А. Зверев // Вестник Томского государственного университета. – 2010а. – №331. – С. 185–192.

*Бабешина, Л.Г.* Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины: фактор трофности / Л.Г. Бабешина, А.А. Зверев // Вестник Томского государственного университета. – 2010б. – №338. – С. 188–194.

*Бабешина, Л.Г.* Морфология спор и спорогонов сфагновых мхов секции *Cuspidata* (Lindb.) Schlieph. Западной Сибири / Л.Г. Бабешина, А.А. Кузнецов // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2010. – №3(11). – С. 5–11.

*Бабешина, Л.Г.* Корреляционная зависимость между содержанием химических элементов в сфагновых мхах и их экологическими оптимумами по трофности и увлажнению / Л.Г. Бабешина, Н.С. Рогова, Н.К. Рыжакова [и др.] // Вестник Томского государственного университета. – 2011. – Т. 2, №14. – С. 122–131.

*Бабешко, К.В.* Экологические предпочтения сфагнобионтных раковинных амёб и их использование для реконструкции гидрологического режима болот в голоцене: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 – экология / Бабешко Кирилл Владимирович. – Нижний Новгород, 2015. – 23 с.

*Бабушкин, М.В.* Хищные птицы озёрно-болотного Верхневолжья: структура сообществ и адаптации при разных формах антропогенного воздействия: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Бабушкин Мирослав Вячеславович. – Москва, 2010. – 22 с.

*Базанов, В.А.* Применение метода фитоиндикации в гидрологических исследованиях заболоченных территорий Западной Сибири (на примере р. Ключ, Томская область) / В.А. Базанов, О.Г. Савичев, А.А. Скугарев, Ю.А. Харанжевская // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – №4. – С. 84–96.

*Баишева, Э.З.* Биологическое разнообразие экосистем: подходы к изучению и охране / Э.З. Баишева, Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова [и др.] // Успехи современной биологии. – 2014. – Т. 134, №5. – С. 456–466.

*Бакалин, В.А.* Флора и фитогеография печёночников (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов / В.А. Бакалин. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2009. –

367 с.

*Баканов, А.И.* Зообентос / А.И. Баканов // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. – С. 165–180.

*Бакин, О.В.* Флора листостебельных мхов болот Татарстана / О.В. Бакин, Н.Р. Шафигуллина // Учён. записки Казанского ун-та. Сер.: Естеств. науки. – 2012. – Т. 154, №1. – С. 155–164.

*Балабанова, Л.В.* Иммунологическая характеристика окуня озёр Дарвинского заповедника / Л.В. Балабанова, Т.Б. Лапирова // Структура и функционирование экосистем кислых озёр [Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 229–236.

*Балашев, Л.С.* О всплывании торфа в водохранилище Киевской ГЭС и его роли в загрязнении воды / Л.С. Балашев // Украинский ботанический журнал. – 1972. – Т. 29, №1. – С. 49–53.

*Балашев, Л.С.* Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации / Л.С. Балашев, Т.Л. Андриенко, А.И. Кузьмичев, И.М. Григора. – Киев: Наукова думка, 1982. – 290 с.

*Балушкина, Е.В.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Е.В. Балушкина, Г.Г. Винберг // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр. – Ленинград, 1979. – С. 58–79.

*Барабанов, А.С.* Совершенствование организации создания особо охраняемых природных территорий в Вологодской области: аттестационная работа / Вологодский филиал РАНХиГС; Барабанов А.С., Богданов Е.С., Десенгалиева Ж.Р., Куликов С.Н., Филиппов Д.А.; науч. рук. А.Ю. Железняков. – Вологда, 2017. – 65 с.

*Барина, С.С.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С.С. Барина, Л.А. Медведева, О.В. Анисимова. – Тель-Авив, 2006. – 498 с.

*Барсегян, А.М.* Динамика водно-болотной растительности Армении / А.М. Барсегян // Генезис и динамика болот. Вып. 1. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – С. 193–197.

*Батуев, В.И.* Классификация первичной гидрографической сети бугристых болот / В.И. Батуев // Вестник Томского гос. пед. ун-та. – 2010. – Вып. 3(93). – С. 70–77.

*Бахнов, В.К.* Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса / В.К. Бахнов. – Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1986. – 193 с.

*Бахнов, В.К.* К вопросу о ведущем источнике элементов минерального питания болотных фитоценозов / В.К. Бахнов // Сибирский экологический журнал. – 2004. – Т. 11, №3. – С. 329–335.

*Бачурина, А.Ф.* Старорусловые болота Украины (их генезис и особенности развития) / А.Ф. Бачурина // Генезис и динамика болот. Вып. I. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – С. 173–178.

*Белавская, А.П.* К методике изучения водной растительности / А.П. Белавская // Ботанический журнал. – 1979. – Т. 64, №1. – С. 11–32.

*Белко, Н.Г.* Скопа в Дарвинском заповеднике / Н.Г. Белко // Хищные птицы и совы в запо-

ведниках РСФСР. – Москва, 1985. – С. 116–130.

Белова, М.А. Морфотипы микроорганизмов, разрушающих растительные субстраты в озёрах / М.А. Белова // Экология. – 1993. – №2. – С. 14–21.

Белова, С.Э. Ультрамикрoформы прокариот в сфагновом болоте водосбора Верхней Волги / С.Э. Белова, А.В. Федотова, С.Н. Дедыш // Микробиология. – 2012. – Т. 81, №5. – С. 665–671. [то же на англ.: *Belova S.E. Prokaryotic ultramicroforms in a Sphagnum peat bog of Upper Volga catchment / S.E. Belova, A.V. Fedotova, S.N. Dedysh // Microbiology (Mikrobiologiya).* – 2012. – Vol. 81, №5. – P. 614–620. – DOI: 10.1134/S0026261712050050].

Белогуров, А.Я. Ихтиофауна и рыбохозяйственная характеристика Петровских озёр / А.Я. Белогуров // Учён. записки Моск. гос. ун-та. Вып. 8. Биология. – Москва–Ленинград: Объединённое науч.-техн. изд-во НКТП СССР, 1936. – С. 118–131.

Белоусова, Н.А. Биоценозы болотных водоёмов южной части Онежско-Беломорского водораздела / Н.А. Белоусова, З.И. Филимонова // Экология. – 1973. – №1. – С. 32–35.

Белоцерковская, О.А. Гидроклиматический режим осушенных и неосушенных зон Полесья / О.А. Белоцерковская // Значение болот в биосфере: Гидрологические аспекты. – Москва: Наука, 1980. – С. 112–128.

Белоцерковская, О.А. Микроклиматические особенности грядово-мочажинного комплекса верхового болота / О.А. Белоцерковская, В.В. Романов // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 196–200.

Березина, Н.А. Гидробиология: учебник для сред. спец. учеб. заведений. 3-е изд. / Н.А. Березина. – Москва: Пищевая пром-сть, 1973. – 496 с.

Березина, Н.А. Гидробиология: учебник для техникумов рыбной пром-сти / Н.А. Березина. – Москва: Сов. наука, 1953. – 359 с.

Березина, Н.А. Древовидные формы можжевельника (*Juniperus communis*) на торфяных болотах национального парка «Русский Север» (Вологодская область) / Н.А. Березина, Е.М. Воронцова // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана: Материалы междунар. симп. (Петрозаводск, 30 августа – 2 сентября 2005 г.). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. – С. 42–48.

Березина, Н.А. О распределении и динамике гряд и мочажин в грядово-мочажинных комплексах западносибирских болот / Н.А. Березина, Г.Г. Куликова, О.Л. Лисс // Природные условия Западной Сибири. Вып. 4. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – С. 94–104.

Бесядка, Е. Водяные клещи (Acari, Hydracarina) ландшафтного заказника «Ольманские болота» (Белоруссия) / Е. Бесядка, М. Цихоцка, М.Д. Мороз, Ю.Ф. Мухин // Энтомологическое обозрение. – 2005. – Т. 84, вып. 1. – С. 226–233.

Бесядка, Э. Предварительная характеристика водных жуков (Coleoptera) болота Целау / Э. Бесядка, М. Мороз // Флора и фауна болота Целау: Тез. докл. междунар. науч. конф. – Калининград, 1996а. – С. 12–15 (рус.) + 38–40 (англ.).

Бесядка, Э. Предварительная характеристика водных полужесткокрылых (Heteroptera) бо-

лота Целау / Э. Бесядка, М. Мороз // Флора и фауна болота Целау: Тез. докл. междунар. науч. конф. – Калининград, 1996б. – С. 15–17 (рус.) + 40–43 (англ.).

*Бирюков, И.Н.* Роль ботанического состава и степени разложения торфяной залежи в процессах всплывания её в водохранилищах / И.Н. Бирюков, Е.Ф. Тарунина // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 237–239.

*Благовещенский, И.В.* Особенности микроценотической структуры растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области / И.В. Благовещенский // Ботанический журнал. – 1992. – Т. 77, №3. – С. 94–101.

*Благовещенский, И.В.* Растительность болот заказника «Сурский» (Ульяновская область) / И.В. Благовещенский // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86, №3. – С. 97–103.

*Благовещенский, И.В.* Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 – экология / Благовещенский Иван Викторович. – Ульяновск, 2006. – 48 с.

*Блинова, И.В.* К характеристике минеротрофных травяных болот в южной части Мурманской области и о необходимости их охраны / И.В. Блинова // Вестник Кольского научного центра РАН. – 2015. – Вып. 22(3). – С. 102–114.

*Блинова, И.В.* К характеристике минеротрофных травяных болот в центральной части Мурманской области и о необходимости их охраны / И.В. Блинова, М.Н. Петровский // Вестник Кольского научного центра РАН. – 2014. – №3(18). – С. 38–55.

*Бобров, А.А.* Историческая динамика озёрно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амёб (Testacea) / А.А. Бобров // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, №2. – С. 215–223.

*Бобров, А.А.* Экология раковинных амёб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) / А.А. Бобров, Д. Чармен, Б. Уорнер // Известия РАН. Сер. биол. – 2002. – №6. – С. 738–751. [то же на англ.: *Bobrov, A.A.* Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of polytypic and polymorphic species / A.A. Bobrov, D.J. Charman, B.G. Warner // *Biology Bulletin*. – 2002. – Vol. 6. – P. 605–617. – DOI: 10.1023/A:1021732412503].

*Бобров, А.А.* Материалы к флоре Вологодской области / А.А. Бобров, Е.В. Чемерис, Д.А. Филиппов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – №2. – С. 39–45.

*Бобров, Ю.А.* Жизненные формы водных трав Северо-Востока Европейской России / Ю.А. Бобров // *Arctic Environmental Research*. – 2017. – Т. 17, №2. – С. 104–112. – DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.2.104

*Бобров, Ю.А.* Изменение биоморфологической структуры флоры болота в ходе преобразования его поверхностной гидрографической сети / Ю.А. Бобров, Л.М. Поздеева, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 23–29. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10026

*Бобров, Ю.А.* Биоморфология водных растений в связи с мониторингом их популяций (на



примере растений европейского северо-востока России) / Ю.А. Бобров, Д.А. Филиппов, И.А. Чудинова, Т.В. Лукашева // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: материалы Междунар. науч. конф. г. Ростов-на Дону, 27 ноября 2015 г. – Ростов-на-Дону: Изд-во «Аз-НИИРХ», 2015. – С. 30–35.

*Бобровский, Р.В.* Растительный покров Вологодской области / Р.В. Бобровский // Природа Вологодской области. Сб. ст. – Вологда: Обл. кн. ред., 1957. – С. 210–299.

*Бобровский, Р.В.* Ландшафтные (комплексные) заказники / Р.В. Бобровский, Г.А. Воробьев, В.В. Комиссаров [и др.] // Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. – Вологда: Русь; Полиграфист, 1993. – С. 44–105.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Болотные речки / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Учён. записки Ленингр. ун-та. Сер. геогр. науки. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1955. – №199, вып. 10. – С. 215–249.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Заболачивание водоёмов путём нарастания / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Науч. бюл. Ленингр. ун-та. – Л., 1945. – Вып. 2. – С. 19–21.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива) / И.Д. Богдановская-Гиенэф. – Ленинград: Наука, 1969. – 188 с.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* К вопросу о движении воды в верховых болотах / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Вестник Ленинградского университета. – 1948. – №8. – С. 13–28.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Комплексное изучение болот / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Справочник путешественника и краеведа. Т. II. – Москва: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1950. – С. 137–149.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* О некоторых основных вопросах болотоведения / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Ботанический журнал. – СССР. 1946а. – Т. 31, №2. – С. 33–44.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* О некоторых регрессивных явлениях на верховых болотах / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Академику В.Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения. Сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1956. – С. 90–107.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* О происхождении флоры бореальных болот Евразии / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. – Москва–Ленинград.: Изд-во АН СССР, 1946б. – С. 425–468.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Образование и развитие гряд и мочажин на болотах / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Советская ботаника. – 1936. – №6. – С. 35–52.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Образование сплавин / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Труды юбилейной сессии, посвящ. столетию со дня рождения В.В. Докучаева. – Москва–Ленинград, 1949. – С. 578–583.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Прогнозирование всплывания торфа на затопленных болотах / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Труды III Всесоюз. гидрол. съезда. – Москва–Ленинград: Гидро-

метеоиздат, 1959. – Т. 4. – С. 66–73.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Труды Петергоф. ест.-науч. ин-та. – 1928. – №5. – С. 265–372.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Типы верховых болот СССР / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Труды 2-го Всесоюз. геогр. съезда. – Москва, 1949. – Т. 3. – С. 144–152.

*Богдановская-Гиенэф, И.Д.* Типы внутризалежной воды / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеор. изд-во, 1953. – Вып. 39(93). Вопросы гидрологии болот. – С. 81–95.

Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / под ред. В.Б. Куваева. – Тула: Гриф и Ко, 2001. – 584 с.

*Боровичев, Е.А.* Новые находки печёночников в Вологодской области. 7 / Софронова, Е.В. (ред.) *New bryophyte records. 9* – Новые бриологические находки. 9 / Е.А. Боровичев, Д.А. Филиппов // *Arctoa*. – 2017. – Vol. 26, №2. – С. 215–216. [*Софронова, Е.В. New bryophyte records. 9* – Новые бриологические находки. 9 / Е.В. Софронова [и др.] // *Arctoa*. – 2017. – Vol. 26, №2. – С. 214–227. – DOI: 10.15298/arctoa.26.20].

*Боруцкий, Е.В.* О содержании, структуре и задачах гидробиологии / Е.В. Боруцкий, Г.С. Карзинкин, А.С. Константинов [и др.] // Гидробиологический журнал. – 1973. – Т. 9, №3. – С. 86–95.

*Ботвинник, Е.Ф.* К вопросу о влиянии болотных вод на фауну озёр Карелии (оз. Ведлозеро) / Е.Ф. Ботвинник // Учён. записки Ленингр. гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1955. – Т. 110. Кафедра зоологии. – С. 151–167.

*Боч, М.С.* Влияние рекреационного вытаптывания на болотную растительность (на примере верхового грядово-мочажинного болота Ленинградской области) / М.С. Боч // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий (материалы VI Всесоюз. совещ., 5–7 сентября 1979 г.). – Минск: Наука и техника, 1981. – С. 108–113.

*Боч, М.С.* К вопросу об использовании растительного покрова как индикатора строения торфяной залежи / М.С. Боч // Вестник Ленингр. ун-та. Биология. – 1958. – Вып. 1, №3. – С. 35–47.

*Боч, М.С.* О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР) / М.С. Боч // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71, №9. – С. 1182–1192.

*Боч, М.С.* О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания / М.С. Боч // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Ленинград: Наука, 1972. – С. 39–54.

*Боч, М.С.* Сообщества из *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* на болотах северо-запада РСФСР: опыт классификации / М.С. Боч // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1990. – Т. 95, вып. 2. – С. 95–108.

*Боч, М.С.* Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса / М.С. Боч, В.И. Василевич // Экология. – 1980. – №3. – С. 22–30.

*Боч, М.С.* Содержание и скорость аккумуляции углерода в болотах бывшего СССР / М.С. Боч, К.И. Кобак, Т.П. Кольчугина, Т. Винсон // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99, вып. 4. – С. 59–69.

*Боч, М.С.* Ресурсы болот СССР: их оценка и использование / М.С. Боч, В.В. Мазинг // Растительные ресурсы. – 1988. – Т. 24, вып. 1. – С. 3–12.

*Боч, М.С.* Экосистемы болот СССР / М.С. Боч, В.В. Мазинг. – Ленинград: Наука, 1979. – 188 с.

*Боч, М.С.* Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны / М.С. Боч, В.А. Смагин. – Санкт-Петербург, 1993. – 223 с. [Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова РАН. – Вып. 7].

*Брадiс, Е.М.* Болота УРСР / Е.М. Брадiс, Г.Ф. Бачурина. – Киев, 1969. – 241 с.

*Брадис, Е.М.* Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания / Е.М. Брадис // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Ленинград: Наука, 1972. – С. 29–38.

*Бронзов, А.Я.* Верховые болота Нарымского края (бассейн р. Васюгана) / А.Я. Бронзов // Труды Ин-та / Науч.-исслед. торф. ин-т. – Москва: Инсторф, 1930. – Вып. 3. – С. 1–100.

*Булавко, А.Г.* Влияние осушения болот на элементы водного баланса рек Белорусского Полесья / А.Г. Булавко. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1961. – 152 с.

*Бульон, В.В.* Закономерности первичной продукции планктона и их значение для контроля и прогнозирования трофического состояния водных экосистем / В.В. Бульон // Биология внутренних вод. – 1997. – №1. – С. 13–22.

*Буренина, Т.А.* Изменение запасов надземной фитомассы и эмиссии углерода при пожарах на лесоболотных комплексах о. Сахалин / Т.А. Буренина // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. – 2006. – №2. – С. 75–85.

*Буторин, А.Н.* Численность бактерий и интенсивность бактериальных процессов в донных отложениях малых лесных озёр, подверженных антропогенному закислению / А.Н. Буторин, Е.А. Соколова // Структура и функционирование экосистем кислых озёр [Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 115–124.

*Бутьев, В.Т.* Материалы по распространению и численности некоторых куликов Европейской части СССР / В.Т. Бутьев // Фауна и экология куликов. Вып. 2 (Материалы совещ. 29–30 марта 1973 г.). – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1973. – С. 17–19.

*Бутьев, В.Т.* ВО-006. Катромское озеро / В.Т. Бутьев, А.А. Волков, С.А. Шадронов // Ключевые орнитологические территории Вологодской области. – Вологда: Инж. центр «АртЭко», 2002. – С. 29–30.

*Быкова, С.Н.* Микроперифитон и зоопланктон в экспериментальных экосистемах с гидрофитами / С.Н. Быкова, С.А. Курбатова, И.Ю. Ершов // Биология внутр. вод. – 2012. – №4. – С. 53–60. [то же на англ.: *Bykova S.N. Microperiphyton and zooplankton in experimental ecosystems with hydrophytes / S.N. Bykova, S.A. Kurbatova, I.Y. Ershov // Inland Water Biology. – 2012. –*

Vol. 5, No. 4. – P. 342–349. – DOI: 10.1134/S1995082912040050].

*Варгот, Е.В.* Результаты исследований водно-болотных комплексов окрестностей озера Крячек (Ульяновская область) / Е.В. Варгот, О.Г. Гришуткин, О.Н. Артаев // Самарский научный вестник. – 2015. – №2(11). – С. 41–45.

*Варфоломеева, Т.А.* Сплавинная растительность Ижевского водохранилища / Т.А. Варфоломеева // Гидробиологический журнал. – 1977. – Т. XIII, №2. – С. 56–59.

*Василевич, В.И.* Очерки теоретической фитоценологии / В.И. Василевич. – Ленинград: Наука, 1983. – 247 с.

*Васильчук, Т.А.* Компонентный состав растворённых органических веществ природных поверхностных вод с высокой цветностью / Т.А. Васильчук, В.П. Осипенко // Гидрология, гидрохимия и гидроэкология. – 2010. – Т. 3. – С. 136–141.

*Васько, О.В.* Развитие растительности юго-восточного побережья Онежского озера (болото Тикачевское) в позднеледниковье и голоцене / О.В. Васько // Геология, полезные ископаемые и геоэкология Северо-Запада России. Материалы XVII молодежной науч. конф., посвящ. памяти К.О. Кратца. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. – С. 192–194.

*Вдовина, О.Н.* Макробентос озёр подтаёжной подзоны Западной Сибири / О.Н. Вдовина, Д.М. Безматерных // Известия Алтайского отд-ния РГО. – 2019. – №1(52). – С. 54–65.

*Вдовина, О.Н.* Новые данные о макрозообентосе сапропелевых озёр Томской области / О.Н. Вдовина, Д.М. Безматерных // Известия Алтайского отд-ния РГО. – 2021. – №2(61). – С. 75–83. – DOI: 10.24412/2410-1192-2021-16107

*Вербицкий, В.Б.* Воздействие тяжёлых металлов и закисления воды на сообщества зоопланктона в проточных мезокосмах / В.Б. Вербицкий, А.К. Клерман, Е.А. Коренева // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Санкт-Петербург: Наука, 1992. – №91. – С. 21–28.

*Веретенникова, Е.Э.* Распределение свинца и ртути в торфяных залежах Западной Сибири (болота Васюганья) / Е.Э. Веретенникова, Е.А. Головацкая // Химия в интересах устойчивого развития. – 2012. – Т. 20, №2. – С. 181–187.

*Веретенникова, Е.Э.* Эволюция грядово-мочажинного комплекса южнотаёжной подзоны Западной Сибири / Е.Э. Веретенникова, И.В. Курьина // География и природные ресурсы. – 2014. – №2. – С. 91–99.

*Веретенникова, Е.Э.* Реконструкция гидротермических условий формирования грядово-мочажинного комплекса в голоцене на юге Западной Сибири / Е.Э. Веретенникова, И.В. Курьина, А.А. Ильина, В.В. Савельев // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2014. – №3(27). – С. 6–22.

*Вермель, Е.М.* К фауне жгутиковых Луцинского болота / Е.М. Вермель // Труды Звенигород. Гидрофиз. станции. Применение методов физической химии к изучению пресных вод. – Москва, 1928. – С. 399–403.

*Вертебная, П.* Некоторые данные по биологии и химизму воды опытных карьеров мытищенских торфоразработок / П. Вертебная // Труды Всесоюз. ин-та торфа ВАСХНИЛ. – Москва–

Ленинград: Сельхозгиз, 1933. – Вып. 3. Сектор изучения торфяной залежи. – С. 107–132.

*Веселкин, Д.В.* Способность к микоризообразованию видов рода *Carex* (Cyperaceae): анализ опубликованных данных / Д.В. Веселкин, М.А. Конопленко, А.А. Бетехтина // Растительный мир Азиатской России. – 2014а. – №4(16). – С. 26–35.

*Веселкин, Д.В.* Способы почвенного питания осок разных экологических стратегий / Д.В. Веселкин, М.А. Конопленко, А.А. Бетехтина // Экология. – 2014б. – №6. – С. 477–484. [то же на англ.: *Veselkin, D.V.* Means for soil nutrient uptake in sedges with different ecological strategies / D.V. Veselkin, M.A. Konoplenko, A.A. Betekhtina // Russian Journal of Ecology. – 2014. – Vol. 45, No. 6. – P. 547–554. – DOI: 10.1134/S1067413614060149].

*Веселов, Н.В.* Естественное восстановление растительности на выработанных болотах южной тайги (на примере Тверской области) / Н.В. Веселов, В.В. Панов // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, №12. – С. 1847–1857.

*Ветрова, З.И.* Бесцветные эвгленовые водоросли Украины / З.И. Ветрова. – Киев: Наукова думка, 1980. – 184 с.

*Викторов, С.В.* Болотные микроландшафты как индикаторы некоторых гидрохимических условий болот / С.В. Викторов // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 189–191.

*Вильямс, В.Р.* Собрание сочинений в 12 т. Т. 5. Почвоведение / В.Р. Вильямс. – Москва: Сельхозгиз, 1950. – 624 с.

*Винберг, Г.Г.* Гидробиология как экологическая наука / Г.Г. Винберг // Гидробиологический журнал. – 1977. – Т. 13, №5. – С. 5–15.

*Винберг, Г.Г.* Некоторые наблюдения на гумусовых озёрах (Петровские озёра). К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение IV / Г.Г. Винберг // Труды Лимнологической станции в Косине. – Москва: Метеорол. изд-во, 1937. – Вып. 21. – С. 75–88.

*Виноградов, Г.А.* Особенности ионной регуляции окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) в связи с проблемой закисления водоёмов / Г.А. Виноградов, В.Т. Комов // Вопросы ихтиологии. – 1985. – Т. 25, №1. – С. 137–144.

*Виноградов, Г.А.* Минеральный обмен, ультраструктура жабр и пищевое поведение окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в связи с проблемой закисления водоёмов / Г.А. Виноградов, В.Е. Матей, В.Т. Комов [и др.] // Структура и функционирование экосистем кислых озёр [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 237–248.

*Вишницкая, О.Н.* Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Вишницкая Ольга Николаевна. – Сыктывкар, 2009. – 20 с.

*Вишняков, В.С.* Новые находки харовых водорослей (Characeae) в Европейской России / В.С. Вишняков, Р.Е. Романов, А.С. Комарова [и др.] // Ботанический журнал. – 2021. – Т. 106, №1. – С. 61–76. – DOI: 10.31857/S0006813621010117

*Вишняков, В.С.* Новые находки *Vaucheria* (Ochrophyta, Xanthophyceae) в России / В.С. Вишняков, Р.Е. Романов, Е.В. Чемерис [и др.] // *Новости систематики низших растений.* – 2020. – Т. 54, ч. 1. – С. 7–41. – DOI: 10.31111/nsnr/2020.54.1.7

*Вишняков, В.С.* Новые находки харовых водорослей (Charales) на Европейском Севере России / В.С. Вишняков, Д.А. Филиппов // *Ботанический журнал.* – 2018. – Т. 103, №8. – С. 1016–1031 + 3 л. вкл. – DOI: 10.7868/S0006813618080070

*Властова, Н.В.* Торфяные болота Сахалина / Н.В. Властова. - Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1960. 166 с. + 3 л. вкл.

Водный кодекс Российской Федерации от 03.06.2006 N 74-ФЗ. [с изменениями на 30 декабря 2021 г.; редакция, действующая с 1 марта 2022 г.]: офиц. текст. – Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/901982862> (дата обращения: 04.03.2022).

*Воистинова, Е.С.* Особенности химического состава вод болотных ландшафтов таёжной зоны Западной Сибири в условиях интенсивной антропогенной нагрузки / Е.С. Воистинова, Ю.А. Харанжевская // *Вода: химия и экология.* – 2013. – №8(62). – С. 8–15.

*Воистинова, Е.С.* Региональные характеристики химического состава болотных вод в Томской области / Е.С. Воистинова, Ю.А. Харанжевская // *Известия Самарского науч. центра РАН.* – 2014. – Т. 16, №1(4). – С. 942–946.

*Войтехов, М.Я.* Восстановление осушенных лесо-болотных угодий (на примере Дубненского лесо-болотного массива). Проблемы. Практика. Теория. Изд. 2-е, перераб. и доп. / М.Я. Войтехов. – Москва: АПКИППРО, 2012. – 198 с.

*Войтехов, М.Я.* К вопросу о причинах длительной устойчивости водоёмов (озерков, мочажин) среди олиготрофных и дистрофных болот / М.Я. Войтехов // *Труды ИБВВ РАН.* – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 30–35. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10027

*Войтехов, М.Я.* Об определении восстановления нарушенных торфяных болот / М.Я. Войтехов // *Труды Инсторфа.* – 2011. – №4(57). – С. 3–11.

*Войтехов, М.Я.* О возможном участии грибов в формировании мочажин у краев мёрзлых бугров на Верхне-Интинском крупнобугристом болоте / М.Я. Войтехов, О.А. Грум-Гржимайло // *Материалы конф. «Х Галкинские Чтения»* (Санкт-Петербург, 4–6 февраля 2019 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2019. – С. 27–29.

*Волкова, Е.М.* Заболачивание карстовых и карстово-суффозионных депрессий на территории Тульской области / Е.М. Волкова // *Направления исследований в современном болотоведении России.* – Санкт-Петербург–Тула, 2010. – С. 146–164.

*Волкова, Е.М.* Пойменные болота северо-востока Среднерусской возвышенности / Е.М. Волкова // *Ботанический журнал.* – 2011. – Т. 96, №4. – С. 503–514.

*Волкова, Е.М.* О развитии сплавинных карстовых болот у пос. Озерный (Ленинский район, Тульская область) / Е.М. Волкова, Е.В. Моисеева // *Природа Тульской области. Сб. науч. тр.* Вып. 1. – Тула: Гриф и Ко, 2007. – С. 106–115.

*Волкова, Л.А.* Мохообразные Дарвинского государственного заповедника / Л.А. Волкова,

А.Л. Жукова, А.Д. Потемкин, Н.Д. Немцева // Флора и растительность Тверской области: Сб. науч. тр. – Тверь, 1994. – С. 13–24.

*Волошко, Л.Н.* Хризифитовые (Chrysophyceae, Synurophyceae) водоёмов Севера России: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01 – ботаника / Волошко Людмила Николаевна. – Санкт-Петербург, 2012. – 43 с.

*Вомперский, С.Э.* Биологические основы эффективности лесосошения / С.Э. Вомперский. – Москва: Наука, 1968. – 312 с.

*Вомперский, С.Э.* Условия и последствия пожаров в сосняках на осушенных болотах / С.Э. Вомперский, Т.В. Глухова, М.В. Смагина, А.Г. Ковалев // Лесоведение. – 2007. – №6. – С. 35–44.

*Вомперский, С.Э.* Формирование и режим стока при гидроресомелиорации / С.Э. Вомперский, А.А. Сирин, А.И. Глухов. – Москва: Наука, 1988. – 168 с.

*Вомперский, С.Э.* Оценка площади болотных и заболоченных лесов России / С.Э. Вомперский, А.А. Сирин, А.А. Сальников [и др.] // Лесоведение. – 2011. – №5. – С. 3–11. [то же на англ.: *Vompersky, S.E.* Estimation of forest cover extent over peatlands and paludified shallow-peatlands in Russia / S.E. Vompersky, A.A. Sirin, A.A. Salnikov [et al.] // Contemporary Problems of Ecology. – 2011. – Vol. 4, No. 7. – P. 734–741. – DOI: 10.1134/S1995425511070058].

*Вомперский, С.Э.* Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия / С.Э. Вомперский, А.А. Сирин, О.П. Цыганова [и др.] // Известия РАН. Сер. геогр. – 2005. – №5. – С. 39–50.

*Воробьев Г.А.* История формирования гидрографической сети / Г.А. Воробьев // Природа Вологодской области. – Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. – С. 112–113.

*Воробьев Г.А.* Ландшафтная типология малых озёр и возможности их хозяйственного использования (на примере западной части Вологодской области): автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 11.00.01 – физическая география / Воробьев Герман Алексеевич. – Ленинград, 1974. – 2+15 с.

*Воробьев, Г.А.* Ландшафтные типы зарастания озёр Вологодского Поозерья / Г.А. Воробьев // Природные условия и ресурсы Севера Европейской части СССР. Вып. II. – Вологда, 1977. – С. 48–60.

*Воробьев, Г.А.* Основные черты природы Вологодской области / Г.А. Воробьев // Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. – Вологда: Русь; Полиграфист, 1993. – С. 7–18.

*Воробьев, Г.А.* Шиченгский ландшафтный (комплексный) государственный заказник // Отчёт о научно-исследовательской работе по теме «Выявление и изучение лесных заказников и памятников природы Тотемского, Сямженского, Харовского и Междуреченского районов Вологодской области» (Заключительный отчёт) / Вологодский гос. пед. ин-т; исполнит.: Воробьев Г.А., Бобровский Р.В., Комиссаров В.В., Уханов В.П. – Вологда, 1987. – С. 109–143.

*Воробьев, Г.А.* Озёра ландшафтов моренных и озёрно-ледниковых равнин / Г.А. Воробьев,

Л.А. Коробейникова, А.А. Ляпкина // Озёрные ресурсы Вологодской области. – Вологда: Изд. ВГПИ, 1981. – С. 94–139.

*Воронин, Л.В.* Грибы в малых кислотных озёрах / Л.В. Воронин // Биология внутр. вод. – 2010а. – №3. – С. 52–58. [то же на англ.: *Voronin, L.V.* The fungi of small acid lakes / L.V. Voronin // *Inland Water Biology*. – 2010. – Vol. 3, No. 3. – P. 254–259. – DOI: 10.1134/S1995082910030089].

*Воронин, Л.В.* Грибы на растительных субстратах в малых озёрах тундровой и лесной зон Восточной Европы: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.24 – микология / Воронин Леонид Владимирович. – Москва, 2005. – 48 с.

*Воронин, Л.В.* Микобиота листового опада в озёрах Дарвинского заповедника / Л.В. Воронин // Микология и фитопатология. – 1996. – Т. 30, вып. 2. – С. 14–25.

*Воронин, Л.В.* Микобиота малых озёр тундровой и лесной зон / Л.В. Воронин. – Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2010б. – 155 с.

*Воронин, Л.В.* Гифальные грибы и дрожжи в озёрах, подверженных ацидификации / Л.В. Воронин, И.О. Солнцева // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 70(73)]. – СПб.: Наука, 1994а. – С. 125–143.

*Воронин, Л.В.* Микобиота филлопланы *Nuphar lutea* (L.) Smith в озёрах Дарвинского заповедника / Л.В. Воронин, И.О. Солнцева // Микология и фитопатология. – 1994б. – Т. 28, вып. 1. – С. 18–27.

*Воронихин, Н.Н.* Микрофлора торфяников Балкарии / Н.Н. Воронихин // Ботанический журнал СССР. – 1934. – Т. 19, №5. – С. 512–517.

*Воронков, П.П.* Гидрохимия местного стока Европейской территории СССР / П.П. Воронков. – Ленинград, 1970. – 189 с.

*Воронков, П.П.* Гумусовые вещества поверхностных вод Карельского перешейка / П.П. Воронков, О.К. Соколова // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1950. – Вып. 25(79). Вопросы гидрохимии. – С. 40–58.

*Воронков, П.П.* Некоторые черты формирования химического состава воды озёр Карельского перешейка / П.П. Воронков, О.К. Соколова // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1949. – Вып. 17(71). Вопросы гидрохимии. – С. 59–67.

*Воронцова, Е.М.* История развития болот Национального парка «Русский Север» (Вологодская область) по данным ботанического анализа торфа / Е.М. Воронцова, Н.А. Березина // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала. Сб. матер. науч.-практич. конф., посвящ. 75-летию Печоро-Илычского заповедника (Сыктывкар, 7–10 ноября 2005 г.). – Сыктывкар, 2006. – С. 28–31.

*Воропанова, Т.А.* Материалы по питанию куликов Вологодской области / Т.А. Воропанова // Учён. записки Вологод. гос. пед. ин-та. – Вологда, 1959. – Т. XXIV, ест.-геогр. – С. 141–145.

*Гаевская, Н.С.* Роль высших водных растений в питании животных пресных водоёмов / Н.С. Гаевская. – Москва: Наука, 1966. – 327 с.

*Галанина, О.В.* Растительность сфагновых болот и её картографирование на юго-западе



таёжной области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Галанина Ольга Владимировна. – Санкт-Петербург, 2004. – 26 с.

*Галанина, О.В.* Из истории отечественного болотоведения – Татьяна Георгиевна Абрамова (1913–1982) / О.В. Галанина, В.П. Денисенков, Д.А. Филиппов // Известия РГО. – 2018. – Т. 150, вып. 4. – С. 75–83.

*Галанина, О.В.* Динамика растительного покрова внутриболотных лесных островов в Дарвинском заповеднике (Вологодская область) / О.В. Галанина, Е.А. Петрова, Д.О. Садоков, Г.А. Тюсов // Природное наследие России: Сб. науч. ст. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России (г. Пенза, 23–25 мая 2017 г.). – Пенза: Изд-во ПГУ, 2017а. – С. 125–128.

*Галанина, О.В.* Исследование болотного массива «Большой Мох» в Дарвинском государственном природном заповеднике / О.В. Галанина, Д.О. Садоков, Е.А. Петрова, Г.А. Тюсов // Материалы конф. «VIII Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 2–3 февраля 2017 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2017б. – С. 23–26.

*Галанина, О.В.* Растительный покров внутриболотных минеральных островов Европейского Севера / О.В. Галанина, Д.А. Филиппов // Растительность Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Междунар. науч. конф. (Брянск, 29 сентября – 3 октября 2014 г.). – Брянск: ГУП «Брянское полиграфическое объединение», 2014. – С. 39.

*Галкина, Е.А.* Болотные ландшафты и принципы их классификации / Е.А. Галкина // Сборник науч. работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941–1943). – Ленинград: Ленингр. газетно-журн. и кн. изд-во, 1946. – С. 139–156.

*Галкина, Е.А.* Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации / Е.А. Галкина // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. – Вып. XV. Торфяные болота Карелии. – С. 3–48.

*Галкина, Е.А.* Методы использования аэрофотоснимков для типизации и картирования болотных массивов / Е.А. Галкина // Учён. записки Петрозаводского ун-та. – Петрозаводск, 1964. – Т. XII. Вып. 2. Болота и заболоченные земли Карелии. – С. 5–24.

*Галкина, Е.А.* Особенности картирования растительного покрова болотных массивов (С применением материалов аэрофотосъёмки) / Е.А. Галкина // Принципы и методы геоботанического картографирования. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 121–130.

*Галкина, Е.А.* Применение самолета при детальном изучении болот / Е.А. Галкина // Применение самолета при геоботанических исследованиях. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1937. – С. 105–124.

*Галкина, Е.А.* Пути использования аэрофотосъёмки в болотоведении / Е.А. Галкина // Ботанический журнал. – 1953. – Т. 38, №6. – С. 893–901.

*Галкина, Е.А.* Черты сходства и отличия между классификацией торфяных месторождений и классификацией болотных урочищ / Е.А. Галкина // Учён. записки Тартуского гос. ун-та. – Тарту, 1963. – Вып. 145. Труды по ботанике, 7. Докл. совещ. по геобот. исследованию болот

Северо-Запада СССР. – С. 35–46.

*Галкина, Е.А.* Применение материалов аэрофотосъёмки для гидрографического изучения болот / Е.А. Галкина, С.Г. Гилев, К.Е. Иванов, Е.А. Романова // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Л.: Гидрометеор. изд-во, 1949. – Вып. 13(67). Вопросы гидрологии болот. – С. 5–25.

*Галушин, В.М.* Гнездование хищных птиц в окрестностях Катромского озера (Вологодская область) / В.М. Галушин // Фауна и экология позвоночных животных: сб. тр. – Москва: МГПИ им. В.И. Ленина, 1978. – С. 20–41.

*Гапеева, М.В.* Возможности использования мхов (*Fontinalis antipyretica* Hedw. и *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Bruch et al.) в качестве индикаторов загрязнения окружающей среды тяжёлыми металлами / М.В. Гапеева, А.В. Долотов, Е.В. Чемерис // Экология. – 2010. – №1. – С. 31–34. [то же на англ.: *Gapeeva, M.V.* Prospects of using mosses (*Fontinalis antipyretica* Hedw. and *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Bruch et al.) as indicators of environmental contamination with heavy metals / M.V. Gapeeva, A.V. Dolotov, E.V. Chemeris // Russian Journal of Ecology. – 2010. – Vol. 41, No. 1. – P. 28–31. – DOI: 10.1134/S1067413610010054].

*Гапеева, М.В.* Тяжёлые металлы, в том числе редкоземельные во мхах Северо-Западного и Центрального регионов России [Электронный ресурс] / М.В. Гапеева, Д.А. Филиппов, Р.А. Ложкина // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – №5. – 7 с. – Режим доступа: [www.science-education.ru/128-21608](http://www.science-education.ru/128-21608) (дата обращения: 28.09.2015).

*Гарин, Э.В.* Водные и прибрежно-водные макрофиты России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный библиографический указатель / Э.В. Гарин. – Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2006. – 177 с. – DOI: 10.13140/RG.2.1.3708.3682

*Гарин, Э.В.* К флоре выработанных торфяников Ярославской области / Э.В. Гарин // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 40–45. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10028

*Гей, В.П.* Стратиграфия / В.П. Гей, Э.С. Плешивцева, В.Г. Ауслендер // Проблемы стратиграфии четвертичных отложений и краевые ледниковые образования Вологодского региона (Северо-Запад России). Материалы междунар. симп. – Москва: ГЕОС, 2000. – С. 19–64.

*Гельтман, Д.В.* Категории статуса редкости в Красных книгах / Д.В. Гельтман // Ботанический журнал. – 2017. – Т. 102, №7. – С. 875–888. – DOI: 10.1134/S0006813617070018

*Генкал, С.И.* Новые виды центрических диатомовых (Bacillariophyta) из государственного природного заповедника «Рдейский» (Новгородская область) / С.И. Генкал, М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2008а. – Т. 93, №5. – С. 771–775.

*Генкал, С.И.* Центрические диатомовые (Bacillariophyta) Полистово-Ловатского сфагнового массива (государственный природный заповедник «Рдейский») / С.И. Генкал, М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2008б. – Т. 93, №8. – С. 1200–1208.

*Генкал, С.И.* Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) / С.И. Генкал, М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2006. – Т. 91, №10. – С. 1485–1499.

*Генкель, А.А.* Болота Пермской области / А.А. Генкель // Биogeография и краеведение (Учён. записки Пермского гос. пед. ин-та. Т. 131). – Пермь, 1974. – С. 4–85.

*Герасимов, Д.А.* Предварительное сообщение об исследовании торфяников Шатурской болотной системы летом 1920 г. / Д.А. Герасимов // Направление и методы работ геоботанического кабинета Инсторфа. – Москва, 1921. – С. 9–16.

*Герасимов, Д.А.* Растительность, строение и история развития торфяного болота «Галицкий мох» / Д.А. Герасимов // Труды Опытной торфяной станции. – Москва, 1923. – Вып. 1. – С. 35–73.

*Герасимов, Д.А.* Торф, его происхождение, залегание и распространение / Д.А. Герасимов. – Москва–Ленинград: ГОНТИ, 1932. – 67 с.

*Герд, С.В.* Влияние болотных вод на фауну и флору озёр / С.В. Герд // Учён. записки Карельского пед. ин-та. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1961. – Т. XI, вып. 2. Биол. науки. – С. 3–14.

*Гецен, М.В.* Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия / М.В. Гецен, А.С. Стенина, Е.Н. Патова. – Екатеринбург, 1994. – 148 с.

Гидрологическая роль болот и влияние их осушения на водный режим: Аннотированный библиографический указатель (литература за 1900–1975 гг.) / сост. Г.Н. Барановская, И.Г. Пиковская. – Минск, 1977. – 153 с.

Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири / под ред. С.М. Новикова. – Санкт-Петербург: ВВМ, 2009. – 535 с.

Гидрометеорологический режим и водный баланс верховых болот Северо-Запада России (на примере болота Ламмин-Суо) / под ред. С.М. Новикова, В.И. Батуева. – Санкт-Петербург: Свое издательство, 2019. – 448 с.

*Гиляров, А.М.* Наблюдения над составом пищи коловраток рода *Asplanchna* / А.М. Гиляров // Зоологический журнал. – 1977. – Т. 56, №12. – С. 1874–1876.

*Гиляров, М.С.* Почвенные раковинные амёбы (Testacea) и их использование при изучении болотных почв / М.С. Гиляров // Почвоведение. – 1955. – №10. – С. 61–65.

*Глебов, Ф.З.* Взаимоотношения леса и болота в таёжной зоне / Ф.З. Глебов. – Новосибирск: Наука, Сибир. отд-ние, 1988. – 183 с.

*Глебов, Ф.З.* Экологическая терминология в болотоведении / Ф.З. Глебов // Сибирский экологический журнал. – 2000. – №5. – С. 549–555.

*Глебова, А.Б.* Современное состояние и динамика растительности Чарондских болот (национальный парк «Русский Север») / А.Б. Глебова // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 7. Геология. География. – 2004. – Вып. 4. – С. 121–126.

*Глухова, В.М.* Личинки мокрецов подсемейств Palpomyiinae и Ceratopogoninae фауны СССР (Diptera, Ceratopogonidae = Heleidae) / В.М. Глухова. – Ленинград: Наука, 1979. – 231 с.

*Голлербах, М.М.* Синезелёные водоросли / М.М. Голлербах, Е.К. Косинская, В.И. Полянский. – Москва: Советская наука, 1952. – 652 с. (Определитель пресноводных водорослей

СССР. Вып. 2).

*Головацкая, Е.А.* Влияние ландшафтных и гидрометеорологических условий на эмиссию CO<sub>2</sub> в торфоболотных экосистемах / Е.А. Головацкая, Е.А. Дюкарев, И.И. Ипполитов, М.В. Кабанов // Доклады Академии наук. – 2008. – Т. 418, №4. – С. 539–542. [то же на англ.: *Golovatskaya, E.A.* Influence of landscape and hydrometeorological conditions on CO<sub>2</sub> emission in peatland ecosystems / Е.А. Golovatskaya, Е.А. Dyukarev, I.I. Ippolitov, M.V. Kabanov // Doklady Earth Sciences. – 2008. – Vol. 418, No. 1. – P. 187–190.].

*Головацкая, Е.А.* Распределение валовой ртути в профиле торфяных почв Западной Сибири / Е.А. Головацкая, Е.Е. Ляпина // Сибирский экологический журнал. – 2009. – Т. 16, №2. – С. 299–306. [то же на англ.: *Golovatskaya, E.A.* Distribution of total mercury in peat soil profiles in West Siberia / Е.А. Golovatskaya, Е.Е. Lyapina // Contemporary Problems of Ecology. – 2009. – Vol. 2, №2. – P. 156–161. – DOI: 10.1134/S199542550902012X].

*Головацкая, Е.А.* Влияние уровня болотных вод на процессы трансформации сфагновых мхов в торфяной почве олиготрофных болот / Е.А. Головацкая, Л.Г. Никонова // Почвоведение. – 2017. – №5. – С. 603–613. – DOI: 10.7868/80032180X17030030 [то же на англ.: *Golovatskaya, E.A.* The influence of the bog water level on the transformation of *Sphagnum* mosses in peat soils of oligotrophic bogs / Е.А. Golovatskaya, L.G. Nikonova // Eurasian Soil Science. – 2017. – Vol. 50, No. 5. – P. 580–588. – DOI: 10.1134/S1064229317030036].

*Головченко, А.В.* Структура микробных сообществ почв немерзлотного регрессивного болота / А.В. Головченко, Т.А. Семенова, О.В. Анисимова [и др.] // Почвоведение. – 2020. – №5. – С. 618–626. – DOI: 10.31857/S0032180X20050068 [то же на англ.: *Golovchenko, A.V.* The structure of microbial communities in soils of noncryogenic regressive bog / A.V. Golovchenko, T.A. Semenova, O.V. Anisimova [et al.] // Eurasian Soil Science. – 2020. – Vol. 53, No. 5. – P. 668–674. – DOI: 10.1134/S1064229320050063].

*Голуб, В.Б.* Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.Б. Голуб, М.Н. Цуриков, А.А. Прокин. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 339 с. [см. также: 2-е изд. – М., 2021. – 339 с.].

*Голубков, С.М.* Трофические связи и соотношение биотических потоков в донных сообществах кислотного и нейтрально-щелочного озёр / С.М. Голубков, А.Ф. Алимов, Е.В. Балущкина, Н.П. Финогенова // Труды Зоол. ин-та РАН. – Санкт-Петербург, 1999. – Т. 279. Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. – С. 209–221.

*Голубков, С.М.* Структура и функционирование сообществ донных животных в озёрах кислототрофного и мезотрофного типов лимногенеза / С.М. Голубков, Е.В. Балущкина, Б.П. Ильяшук // Труды Зоол. ин-та РАН. – Санкт-Петербург, 1997. – Т. 272. Реакция озёрных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. – С. 107–118.

*Гончаров, А.В.* Влияние окружающего ландшафта на некоторые гидробиологические и гидрохимические характеристики малой реки / А.В. Гончаров // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Санкт-Петербург: Наука, 1996. – №100. – С. 72–75.

Гончарова, И.А. Содержание гигроскопической влаги во мхах на болотах Томской области / И.А. Гончарова // Экология. – 2008. – №4. – С. 315–317.

Гончарова, И.А. Особенности условий произрастания мхов на олиготрофном болоте / И.А. Гончарова, А.В. Беньков // Сибирский экологический журн. – 2004. – Т. 11, №2. – С. 227–234.

Гончарова, Н.Н. Флора и растительность болот юго-запада Республики Коми: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Гончарова Надежда Николаевна. – Петрозаводск, 2007. – 19 с.

Гордеев, М.И. Влияние хищного растения пузырчатки *Utricularia vulgaris* на процессы отбора у личинок малярийных комаров / М.И. Гордеев, А.К. Сибатаев // Экология. – 1995. – №3. – С. 241–245.

Гордеев, О.П. О зоопланктоне некоторых гумифицированных водоёмов юго-западной Карелии / О.П. Гордеев, З.И. Филимонова // Учён. записки Карельского пед. ин-та. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1961. – Т. XI, вып. 2. Биол. науки. – С. 72–83.

Гордеева, М.М. Влияние минеральных удобрений на альгофлору верхового болота / М.М. Гордеева, Л.М. Левкина // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. – 1984. – Вып. 4. – С. 9–13.

Горожанкина, С.М. Территориальные и временные закономерности болотообразования в долине Енисея / С.М. Горожанкина // Экология. – 1990. – №3. – С. 22–30.

Горохова, В.В. Экосистемы болот Ярославской области: состояние и охрана / В.В. Горохова, О.А. Маракаев. – Ярославль: ЯрГУ, 2009. – 160 с.

Горшкова, С.С. Некоторые данные о водорослях двух переходных болот Белгородской области / С.С. Горшкова // Вестник Ленинградского университета. Сер. Биология. – 1971. – Вып. 4, №21. – С. 48–56.

ГОСТ 17.1.1.02-77. Охрана природы. Гидросфера. Классификация водных объектов. – Москва, 1977. – 13 с.

ГОСТ 19179-73. Гидрология суши. Термины и определения. Изд. офиц. – М.: Гос. комитет СССР по стандартам, 1973 [переизд. 1988]. – 34 с.

ГОСТ 21123-85. Торф. Термины и определения. Изд. офиц. – М.: Гос. комитет СССР по стандартам, 1985. – 46 с.

ГОСТ 28245.2-89. Торф. Методы определения ботанического состава и степени разложения. Изд. официальное. – М.: Изд-во стандартов, 1989. – 6 с.

Государственный водный реестр [Электронный ресурс]. – [2017]. – Режим доступа: <http://textual.ru/gvr/> (дата обращения 15.12.2017).

Грабовик, С.И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов южной Карелии / С.И. Грабовик // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79, №4. – С. 81–86.

Грабовик, С.И. Влияние некоторых экологических факторов на споровую продуктивность сфагновых мхов / С.И. Грабовик // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71, №12. – С. 1652–1657.

*Грабовик, С.И.* Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения / С.И. Грабовик // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, №12. – С. 1757–1768.

*Грабовик, С.И.* Постмелиоративная динамика растительности мезотрофных травяно-сфагновых болот Южной Карелии / С.И. Грабовик // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2005. – Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. – С. 155–162.

*Гремячих, В.А.* Распределение ртути в абиотических и биотических компонентах экосистем озёр Дарвинского заповедника / В.А. Гремячих, И.К. Степанова, В.Т. Комов // Труды Дарвинского гос. природного биосферного заповедника. – Череповец, 2006. – Вып. XVI. – С. 32–42.

*Григялите, М.Р.* О реконструкции болотной растительности по данным ботанического анализа торфов / М.Р. Григялите, А.А. Сейбутис // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, №2. – С. 258–263.

*Гримм, О.А.* Озёрные сплавины и их образование / О.А. Гримм // Из Никольского рыбноводного завода. – Санкт-Петербург, 1904. – №9. – С. 1–13.

*Гричик, В.В.* Гнездящиеся водоплавающие и околоводные птицы отработанных торфоразработок на ранних стадиях ренатурализации / В.В. Гричик, А.С. Пышко // Русский орнитологический журнал. – 2017. – Т. 26, вып. 1515. – С. 4415–4422.

*Гричук, В.П.* О засушливом периоде в послеледниковое время на территории европейской части СССР / В.П. Гричук // Вопросы географии. – Сб. 24. – М., 1951. – С. 185–191.

*Гришуткин, О.Г.* Болота Мордовии: ландшафтно-экологический анализ, флора, последствия антропогенного воздействия / О.Г. Гришуткин. – Саранск–Пушта, 2015. – 154 с.

*Гришуткин, О.Г.* Влияние пожаров 2010 года на болотные экосистемы Мордовского государственного природного заповедника / О.Г. Гришуткин // Труды Мордовского гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – 2012. – Вып. X. – С. 261–265.

*Гришуткин, О.Г.* Выработанные болота национального парка «Смольный» и рекомендации по их восстановлению / О.Г. Гришуткин // Науч. труды Национального парка «Смольный». Вып. 3. – Саранск–Смольный, 2017. – С. 30–42.

*Гришуткин, О.Г.* Изменение экологических факторов при переходе от леса к болоту (на примере Мордовского заповедника) / О.Г. Гришуткин, Т.А. Панькина, Е.И. Игонова // Труды Мордовского гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – 2018. – Вып. 20. – С. 41–51.

*Грум-Гржимайло, О.А.* Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря / О.А. Грум-Гржимайло, Е.Н. Биланенко // Микология и фитопатология. – 2012. – Т. 46, вып. 5. – С. 297–305.

*Грум-Гржимайло, О.А.* Микроскопические грибы как компонент экосистемы верховых болот / О.А. Грум-Гржимайло, Е.Н. Биланенко // Микология и фитопатология. – 2010. – Т. 44, вып. 6. – С. 485–496.

*Груммо, Д.Г.* Методические подходы к построению крупномасштабных карт растительно-

сти болот с использованием данных дистанционного зондирования и современных информационных технологий / Д.Г. Груммо, М.А. Ильючик, С.Г. Русецкий // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны: Материалы II Междунар. науч. семинара (г. Минск, 24–25 сентября 2015 г.). – Мн.: Колорград, 2015. – С. 24–31.

*Гусаков, В.А.* Мейобентос озёр Дарвинского государственного заповедника / В.А. Гусаков // Биология внутр. вод. – 2000. – №2. – С. 94–105.

*Гусев, Е.С.* Первичная продукция фитопланктона некоторых карстовых озёр Центральной России / Е.С. Гусев // Биология внутренних вод. – 2008. – №4. – С. 48–53.

*Гутельмахер, Б.Л.* Питание зоопланктона / Б.Л. Гутельмахер, А.П. Садчиков, Т.Г. Филиппова // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 6. – М.: ВИНТИ, 1988. – 156 с.

*Гуцевич, А.В.* Комары. Семейство Culicidae / А.В. Гуцевич, А.С. Мончадский, А.А. Штакельберг // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 2, вып. 4. – Ленинград: Наука, 1970. – С. 1–384.

*Данилова, О.В.* Новые метанотрофы и филогенетически родственные им бактерии болотных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.03 – микробиология / Данилова Ольга Витальевна. – Москва, 2014. – 26 с.

*Данилова, О.В.* Численность и разнообразие метанотрофных представителей Gammaproteobacteria в северных болотных экосистемах / О.В. Данилова, С.Н. Дедыш // Микробиология. – 2014. – Т. 83, №2. – С. 204–214. [то же на англ.: *Danilova, O.V.* Abundance and diversity of methanotrophic Gammaproteobacteria in northern wetlands / O.V. Danilova, S.N. Dedysh // Microbiology (Mikrobiologiya). – 2014. – Vol. 83, No. 1–2. – P. 67–76. – DOI: 10.1134/S0026261714020040].

*Дедыш, С.Н.* Ацидофильные метанотрофные бактерии: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.07 – микробиология / Дедыш Светлана Николаевна. – Москва, 2005. – 44 с.

*Дедыш, С.Н.* Ацидобактерии в низинных болотах: филогенетическое разнообразие и анализ геномов ключевых представителей / С.Н. Дедыш, А.А. Иванова, Ш.А. Бегматов [и др.] // Микробиология. – 2022. – Т. 91, №6. – С. 685–694. – DOI: 10.31857/S0026365622600511 [то же на англ.: *Dedysh S.N.* Acidobacteria in fens: phylogenetic diversity and genome analysis of the key representatives / S.N. Dedysh, A.A. Ivanova, S.A. Begmatov [et al.] // Microbiology (Mikrobiologiya). – 2022. – Vol. 91, No. 6. – P. 662–670. – DOI: 10.1134/S0026261722601440].

*Дексбах, Н.К.* Алло- и автохтонные остатки субфоссильных отложений континентальных водоёмов и суждение о прошлом водоёмов / Н.К. Дексбах // Доклады Академии наук СССР. Н.с. – 1945. – Т. XLVII, №8. – С. 606–609.

*Дексбах, Н.К.* Бентос, заросли и грунты Петровских озёр Оршанского торфяника Московской области / Н.К. Дексбах // Учён. записки Моск. гос. ун-та. – Москва–Ленинград: Объединённое науч.-техн. изд-во НКТП СССР, 1936. – Вып. 8. Биология. – С. 109–117.

*Дексбах, Н.К.* Материалы для изучения планктона озёр и болот средней России / Н.К. Дексбах // Вестник торфяного дела и сельско-хозяйственного использования болот. – 1922. – №1–2.

– С. 118–128.

*Демидов, И.Н.* О максимальной стадии развития Онежского приледникового озера, изменениях его уровня и гляциоизостатическом поднятии побережий в позднеледниковье / И.Н. Демидов // Геология и полезные ископаемые Карелии. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. – Вып. 9. – С. 171–178.

*Демьянов, В.А.* О понятии «болотный лес» в болотоведении / В.А. Демьянов // Известия РАН. Сер. биол. – 1993. – №4. – С. 491–499.

*Денисенков, В.П.* Болотная растительность юго-восточной части Дарвинского государственного заповедника / В.П. Денисенков // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968а. – Вып. IX. Природные ресурсы Молого-Шекснинской низменности. – С. 43–78.

*Денисенков, В.П.* Из наблюдений за изменениями растительности верховых болот в зоне временного затопления и подтопления Рыбинского водохранилища / В.П. Денисенков // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Геология, география. – 1967. – Вып. 2, №12. – С. 134–144.

*Денисенков, В.П.* Изменение растительности болот Молого-Шекснинской низменности под воздействием хозяйственной деятельности человека / В.П. Денисенков // Современные проблемы биогеографии: Межвуз. сб. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. – С. 69–78.

*Денисенков, В.П.* Растительность и стратиграфия залежи болот Дарвинского заповедника: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 11.694 – биогеография / Денисенков Виктор Петрович. – Ленинград, 1969. – 23+2 с.

*Денисенков, В.П.* Растительность и торфяная залежь всплывших торфяных островов Рыбинского водохранилища / В.П. Денисенков // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Геология, география. – 1981. – Вып. 3, №18. – С. 70–77.

*Денисенков, В.П.* Стратиграфия торфяных залежей болот юго-восточной части Дарвинского государственного заповедника / В.П. Денисенков // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968б. – Вып. IX. Природные ресурсы Молого-Шекснинской низменности. – С. 79–93.

*Денисенков, В.П.* О палеоботанической характеристике болот центральной части Молого-Шекснинской низменности / В.П. Денисенков, Л.В. Калугина, В.И. Хомутова // Северо-Запад европейской части СССР: [Сб. ст.]. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. – Вып. 10. Проблемы палеогеографии и геохронологии верхнего плейстоцена и голоцена Северо-Запада Русской равнины. – С. 113–122.

*Деревенская, О.Ю.* Зоопланктон озёр в условиях заболачивания и закисления / О.Ю. Деревенская, Е.Н. Унковская, Н.М. Мингазова // Учён. записки Казанского уни-та. Сер.: Естественные науки. – 2019. – Т. 161, кн. 4. – С. 521–537. – DOI: 10.26907/2542-064X.2019.4.521-537

*Добровольский, Г.В.* Почвы речных пойм центра Русской равнины / Г.В. Добровольский. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1968. – 298 с.

*Довбня, И.В.* Сплавинообразование на мелководьях Иваньковского водохранилища /



И.В. Довбня, В.А. Экзерцев // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Ленинград.: Наука, 1988. – №77. – С. 15–17.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2020 году / отв. ред. Д.А. Банников. – Вологда, 2021. – 273 с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2016 году / отв. ред. Д.А. Банников. – Вологда–Череповец, 2017. – 249 с.

*Доктуровский, В.С.* Торфяные болота (Происхождение, природа и особенности болот СССР). 2-е изд., доп. / В.С. Доктуровский. – Москва–Ленинград: ОНТИ НКТП СССР. 1935. – 224 с.

*Домбровская, А.В.* Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе / А.В. Домбровская, М.М. Коренева, С.Н. Тюремнов. – Москва–Ленинград: Гос. энерг. изд-во, 1959. – 90 с. + 69 л.

*Дружинин, Н.А.* Опытные объекты по ведению хозяйства на осушенных землях Вологодской области / Н.А. Дружинин // Мелиоративно-болотные стационары России. – Vantaa Unit, 2006. – С. 94–101 (рус.) + С. 370–372 (англ. рез.).

*Дружинин, Н.А.* Прижизненное и побочное пользования осушаемых лесов Вологодской области / Н.А. Дружинин, Ф.Н. Дружинин, А.С. Пестовский, А.С. Новосёлов. – Вологда: ИЦ ВГМХА, 2011. – 191 с.

*Друк, А.Я.* Панцирные клещи некоторых типов болот Московской области / А.Я. Друк // Почвенные беспозвоночные Московской области. – Москва: Наука, 1982. – С. 72–77.

*Дубах, А.Д.* Гидрология болот / А.Д. Дубах. – Свердловск–М.: Гидрометеиздат, 1944. – 227 с.

*Дубах, А.Д.* Очерки по гидрологии болот / А.Д. Дубах. – Ленинград: ЦУЕГМС, 1936. – 120 с.

*Дубах, А.Д.* Специфичность болота / А.Д. Дубах // Почвоведение. – 1941. – №2. – С. 3–12.

*Дубинина, Г.А.* Изучение экологии железобактерий пресных водоёмов / Г.А. Дубинина // Известия АН СССР. Сер. биол. – 1976. – №4. – С. 575–592 + 1 л. вкл.

*Дударев, А.Н.* Новые данные по фауне водных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья / А.Н. Дударев, Г.Г. Сушко, В.Г. Гоцкало // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2011. – Т. 2, №62. – С. 50–53.

*Дулин, М.В.* Дополнения к флоре печёночников Вологодской области / М.В. Дулин, Д.А. Филиппов // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. – 2010а. – Вып. 17, №16. – С. 103–107.

*Дулин, М.В.* Находки новых и редких для Вологодской области видов печёночников / М.В. Дулин, Д.А. Филиппов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2011. – Т. 116, вып. 3. – С. 81–82.

*Дулин, М.В.* Печёночники Шиченгского ландшафтного заказника (Сямженский район, Вологодская область) / М.В. Дулин, Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVII Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия,

5–9 апреля 2010 г.). – Сыктывкар, 2010б. – С. 24–26.

*Дунэ, Э.* Некоторые данные по биологии планктона торфяного карьера «Сима» в связи с физико-химическими условиями среды / Э. Дунэ // Труды Звенигород. Гидрофиз. станции. Применение методов физической химии к изучению пресных вод. – Москва, 1928. – С. 366–379.

*Дучиц В.Н.* Орнитофауна болот Белоруссии и её изменения в связи с мелиорацией: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Дучиц В.Н. – Минск., 1972. – 23 с.

*Дьячкова, Т.Ю.* Анализ торфа / Т.Ю. Дьячкова, Н.В. Стойкина // Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова: Сб. ст. – Петрозаводск, 2001. – С. 266–269.

*Дюкарев, Е.А.* Амплитуда суточного хода температуры торфяной почвы / Е.А. Дюкарев // Вестник Томского гос. ун-та. – 2012. – №365. – С. 201–205.

*Дядичко, В.Г.* Водные жуки подотряда Aderphaga (Coleoptera) Полистово-Ловатской болотной системы: видовой состав, биотопическое распределение, особенности биологии / В.Г. Дядичко // Труды Гос. природного заповедника «Рдейский». Вып. 2. – Великий Новгород, 2013. – С. 69–84.

*Дядичко, В.Г.* Водяные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Чернолесского сфагнового болота / В.Г. Дядичко // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы III Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж, 2007. – С. 101–106.

*Евграфова, И.* Экологическая паспортизация озёр Сямженского района / И. Евграфова // Известия Вологод. о-ва изучения Северного края. – Вологда: Древности Севера, 2004. – Вып. XIII. – С. 130–132.

*Евсеев, А.В.* Эколого-географические особенности природной среды районов Крайнего Севера России / А.В. Евсеев, Т.М. Красовская. – Смоленск: Изд-во СГУ, 1996. – 232 с.

*Езупенок, Е.Э.* Химический состав болотных вод олиготрофных ландшафтов / Е.Э. Езупенок // Болота и биосфера: Материалы второй науч. шк. (8–12 сентября 2003 г.). – Томск, 2003. – С. 127–134.

*Елина, Г.А.* Реконструкция растительности болот по ботаническому и спорово-пыльцевому анализам / Г.А. Елина // Общие методы изучения истории современных экосистем. – Москва: Наука, 1979. – С. 62–79.

*Елина, Г.А.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии / Г.А. Елина, О.Л. Кузнецов, А.И. Максимов. – Ленинград.: Наука, 1984. – 128 с.

*Елина, Г.А.* Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография) / Г.А. Елина, А.Д. Лукашов, Т.К. Юрковская. – Петрозаводск, 2000. – 241 с.

*Елина, Г.А.* Влияние палеогидрологических факторов на динамику растительности болот и аккумуляцию торфа / Г.А. Елина, Л.В. Филимонова, О.Л. Кузнецов [и др.] // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79, №1. – С. 53–69.

*Елина, Г.А.* Верховые болота на левобережье Северной Двины / Г.А. Елина, Т.К. Юрков-

ская // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65, №7. – С. 958–970.

*Елина, Г.А.* Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессии растительности болот / Г.А. Елина, Т.К. Юрковская // Ботанический журнал. – 1992. – Т. 77, №7. – С. 120–124.

*Елина, Г.А.* О прибалтийских болотах Карелии / Г.А. Елина, Т.К. Юрковская // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50, №4. – С. 486–497.

*Ермолаева, Н.И.* Вклад зоопланктона в процессы накопления органического вещества в малых озёрах Западной Сибири / Н.И. Ермолаева // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 52–57. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10030

*Ермолаева, Н.И.* К вопросу об избирательности хищного питания *Utricularia vulgaris* L. / Н.И. Ермолаева, Е.Ю. Зарубина, Е.Н. Ядренкина // Известия Алтайского отд-ния РГО. – 2020. – №3(58). – С. 39–47. – DOI: 10.24411/2410-1192-2020-15804

*Ерофеев, А.Е.* Влияние поселений бобров на лесные осушительные каналы и мелиорированные насаждения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.03 – лесоведение и лесоводство, лесные пожары и борьба с ними / Ерофеев Алексей Евгеньевич. – Москва, 2005. – 24 с.

*Ефимов, В.Н.* Химический состав болотных вод на северо-западе Европейской части страны / В.Н. Ефимов, З.С. Ефимова // Почвоведение. – 1973. – №11. – С. 27–35.

*Ефимов, П.Г.* Новые местонахождения сосудистых растений в европейской части России / П.Г. Ефимов, Г.Ю. Конечная, В.А. Смагин, А.В. Леострин // Ботанический журнал. – 2014а. – Т. 99, №2. – С. 237–241.

*Ефимов, П.Г.* Новые местонахождения орхидных в таёжной зоне Европейской части России, обнаруженные в 2011–2014 гг. / П.Г. Ефимов, Г.Ю. Конечная, В.А. Смагин [и др.] // Бот. журн. – 2014б. – Т. 99, №12. – С. 1383–1387.

*Ефимова, З.С.* Связь растительности с химизмом вод на некоторых болотах заповедника / З.С. Ефимова, А.П. Сокол // Труды Печоро-Илычского гос. заповедника. Вып. 13. – Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1976. – С. 58–65.

*Ефремов, С.П.* О некоторых фундаментальных истоках отечественного болотоведения / С.П. Ефремов, Т.Т. Ефремова // Вестник Томского гос. пед. ун-та. Сер. Биол. науки. – 2008. – Вып. 4(78). – С. 7–11.

*Ефремова, Т.Т.* Водные ресурсы болот России и оценка их химического состава / Т.Т. Ефремова, С.П. Ефремов, Н.В. Меленьева // География и природные ресурсы. – 1998. – №2. – С. 80–90.

*Ефремова, Т.Т.* Элементный состав и структурные особенности гуминовых кислот болотных вод таёжной зоны / Т.Т. Ефремова, С.П. Ефремов, Н.И. Павленко, Н.Г. Максимов // Экол. химия. – 2014. – Т. 23, №2. – С. 63–73.

*Жаворонкова, О.Д.* К фауне водяных клещей Дарвинского заповедника / О.Д. Жаворонкова // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Ленинград.: Наука, 1984. – №64. – С. 33–35.

*Жадин, В.И.* Методы гидробиологического исследования / В.И. Жадин. – Москва: Высш.

шк., 1960. – 191 с.

*Жадин, В.И.* Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод / В.И. Жадин // Жизнь пресных вод СССР. Т. 3. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 7–112.

*Жаков, Л.А.* Формирование и структура рыбного населения озёр Северо-Запада СССР / Л.А. Жаков. – Москва: Наука, 1984. – 144 с.

*Жерихин, В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике / В.В. Жерихин. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2003. – VI+542 с.

*Животова, Е.Н.* Аннотированный список видов планктофауны болотных водоёмов Усманского бора / Е.Н. Животова // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Т. 18 [Труды биол. учеб.-науч. центра Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново»]. – Воронеж, 2004. – С. 42–54.

*Животова, Е.Н.* Фаунистический обзор зоопланктона водоёмов Усманского бора / Е.Н. Животова // Гидробиологические исследования водоёмов Среднерусской лесостепи [Труды лаб. биоразнообразия и мониторинга наземных и водных экосистем Среднерусской лесостепи: сектор гидробиол. мониторинга. Т. 1]. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2002. – С. 55–66.

*Жихарев, А.М.* Водная растительность как фактор развития долинно-речных комплексов (на примере малых рек Ярославского Верхневолжья): автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 11.00.01 – физическая география, геофизика и геохимия ландшафтов / Жихарев Алексей Михайлович. – Пермь, 2000. – 17+2 с.

*Жохов, А.Е.* Паразитофауна рыб в условиях ацидификации озёр / А.Е. Жохов, А.В. Тютин // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 186–201.

*Жуков, Б.Ф.* Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология, систематика) / Б.Ф. Жуков. – Рыбинск, 1993. – 157 с.

*Жуков, Б.Ф.* Определитель бесцветных жгутиконосцев отряда Vicosoecida Grasse et Deflandre (Zoomastigophorea, Protozoa) / Б.Ф. Жуков // Биология и систематика низших организмов [Труды Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 35(38)]. – Ленинград: Наука, 1978. – С. 3–28.

*Жуков, Б.Ф.* Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда Vodonina Hollande / Б.Ф. Жуков // Биология и продуктивность пресноводных организмов [Труды Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 21(24)]. – Ленинград: Наука, 1971. – С. 241–284.

*Жукова, Н.Н.* Оценка биологического разнообразия озера Гагарьего и его окрестностей (Верховажский район) с целью организации особо охраняемой природной территории / Н.Н. Жукова, А.Н. Левашов, А.А. Шабунов // Сетевое взаимодействие учреждений образования Вологодской области: направления и результаты естественнонауч. исследований: сб. ст. – Вологда: Древности Севера, 2016. – С. 88–108.

*Журавлева, Л.А.* Влияние высшей водной растительности на гидрохимический режим

пойменных водоёмов Нижнего Днепра / Л.А. Журавлева // Гидробиологический журн. – 1973. – Т. 9, №1. – С. 23–30.

Заботкина, Е.А. Сравнительная характеристика ультраструктуры клеток печени окуня *Perca fluviatilis* из озёр с различным уровнем рН воды / Е.А. Заботкина, В.Т. Комов // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1999. – Т. 35, №6. – С. 516–521.

Заварзин, Г.А. Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод / Г.А. Заварзин, А.Г. Заварзина // Микробиология. – 2009. – Т. 78, №5. – С. 579–591. [то же на англ.: Zavarzin, G.A. Xylotrophic and mycophilic bacteria in formation of dystrophic waters / G.A.Zavarzin, A.G. Zavarzina // Microbiology (Mikrobiologiya). – 2009. – Vol. 78, No. 5. – P. 523–534. – DOI: 10.1134/S0026261709050014].

Завьялов, Н.А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Завьялов Николай Александрович. – Москва, 1999. – 25 с.

Завьялов, Н.А. Особенности экологии бобров (*Castor fiber*), заселяющих водоразделы и начальные звенья гидрографической сети / Н.А. Завьялов // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, №4. – С. 464–474.

Завьялов, Н.А. Особенности экологии и трудности изучения бобров на болотах / Н.А. Завьялов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 63–75. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10054

Завьялов, Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в Европейской части России / Н.А. Завьялов // Труды Гос. природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. – Великий Новгород, 2015. – Вып. 3. – С. 1–318.

Завьялов, Н.А. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек / Н.А. Завьялов, А.В. Крылов, А.А. Бобров [и др.]. – Москва: Наука, 2005. – 186 с.

Зайдельман, Ф.Р. Мелиорация заболоченных почв Нечернозёмной зоны РСФСР: Справочная книга / Ф.Р. Зайдельман. – Москва: Колос, 1981. – 168 с.

Зайдельман, Ф.Р. Пирогенная и гидротермическая деградация торфяных почв, их агроэкология, песчаные культуры земледелия, рекультивация / Ф.Р. Зайдельман, А.П. Шваров. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2002. – 165 с.

Зайцева, В.Л. О зоопланктоне некоторых болотных водоёмов Пинежского района Архангельской области / В.Л. Зайцева, О.В. Галанина, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017б. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 76–81. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10046

Зайцева, В.Л. О зоопланктоне Столупинского болота (Белозерский район, Вологодская область) / В.Л. Зайцева, Д.А. Филиппов // Вузовская наука – региону: Материалы XIV Всерос. науч. конф. 25 февраля 2016 г. – Вологда: ВоГУ, 2016. – С. 247–250.

Зайцева, В.Л. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области / В.Л. Зайцева, Д.А. Филиппов, Е.В. Лобуничева // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. Биология. – 2016. – Вып. 2. – С. 4–17. – DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201

Зайцева, В.Л. Состав и сезонная динамика зоопланктона ручья верхового болота / В.Л. Зайцева, Д.А. Филиппов, Е.В. Лобуничева // Учён. записки Петрозаводского гос. ун-та. – 2017а. – №2(163). – С. 69–76.

Зайцева, В.Л. Влияние *Utricularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоёмов / В.Л. Зайцева, Д.А. Филиппов, Е.В. Лобуничева, А.А. Михайлова // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2014. – Т. 16, №5. – С. 276–281.

Зауер, Л.М. Некоторые данные о водорослях верховых болот / Л.М. Зауер // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35, №6. – С. 612–629.

Захаров, Л.З. Сплавины кубанских плавень / Л.З. Захаров // Ботанический журн. СССР. – 1933. – Т. 18, №4. – С. 287–298.

Зацаринная, Д.В. Влияние гидрологических особенностей на структуру растительного покрова сплавинных карстовых болот / Д.В. Зацаринная, Е.М. Волкова, Е.Н. Музафаров // Вода: химия и экология. – 2011. – №7. – С. 11–18.

Зданович, В.В. Гидробиология и общая экология: словарь терминов / В.В. Зданович, Е.А. Криксунов. – Москва: Дрофа, 2004. – 191 с.

Зеленецкий, Н.М. Изменчивость обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в разнотипных озёрах Дарвинского заповедника / Н.М. Зеленецкий // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – СПб.: Наука, 1994. – С. 202–211.

Зеленкевич, Н.А. Влияние рекреационной нагрузки на растительность верховых сфагновых болот / Н.А. Зеленкевич, Д.Г. Груммо, О.В. Созинов // Ботаника: исследования. – Минск, 2008. – Вып. 35. – С. 45–53.

Зеленкевич, Н.А. Флора и растительность верховых болот Беларуси / Н.А. Зеленкевич, Д.Г. Груммо, О.В. Созинов, О.В. Галанина. – Минск: СтройМедиаПроект, 2016. – 243 с.

Зенин, А.А. Гидрохимический словарь / А.А. Зенин, Н.В. Белоусова. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1988. – 240 с.

Зернов, С.А. Общая гидробиология / С.А. Зернов. – Москва–Ленинград: Биомедгиз, 1934. – 503 с.

Зернов, С.А. Общая гидробиология. 2-е изд. / С.А. Зернов. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1949. – 587 с.

Зилов, Е.А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учебное пособие / Е.А. Зилов. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. – 148 с.

Зинченко, Т.Д. Гидробиология 20-х годов 20-го века (ретрохроника) / Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг. – Тольятти: РИО ИЭВБ РАН, 2022. – 206 с.

Зозуля, В.Л. Поглощительная способность торфяников Верхневолжского района / В.Л. Зозуля // Водные ресурсы. – 2006. – Т. 33, №3. – С. 357–362. [то же на англ.: *Zozulya, V.L. Absorbing capacity of peat bogs of the Upper Volga area / V.L. Zozulya // Water Resources. – 2006. –*

Vol. 33, No. 3. – P. 329–334. – DOI: 10.1134/S0097807806030109].

*Золотарев, В.А.* Индикаторные сообщества микроперифитона разнотипных закисленных озёр / В.А. Золотарев, Б.Ф. Жуков // Структура и функционирование экосистем кислых озёр. [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 144–169.

*Иванов, В.К.* Закономерности развития сетей взаимодействия и организация модельных сообществ макробеспозвоночных перифитона в разнотипных озёрах / В.К. Иванов // Труды Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. – Череповец, 2006а. – Вып. XVI. – С. 66–69.

*Иванов, В.К.* Макрозообентос малых озёр Дарвинского заповедника, подверженных антропогенной ацидификации / В.К. Иванов // Гидробиологические исследования в заповедниках: Сб. науч. тр. – Москва: Комиссия по заповедному делу РАН, 1996. – Вып. 8. – С. 65–86.

*Иванов, В.К.* Особенности взаимодействий хищник-жертва и горизонтальное распределение макрозообентоса малых озёр различной типологии / В.К. Иванов // Экология. – 2000а. – №6. – С. 426–431.

*Иванов, В.К.* Особенности горизонтального распределения макрозообентоса в малых озёрах юга Вологодской области / В.К. Иванов // Биология внутренних вод. – 2000б. – №3. – С. 90–95.

*Иванов, В.К.* Трофическая структура и отношение хищник – жертва в сообществах макрозообентоса малых озёр в условиях ацидификации / В.К. Иванов // Труды Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. – Череповец, 2006б. – Вып. XVI. – С. 76–80.

*Иванов, В.К.* Трофическая структура, пищевые сети макрозообентоса прибрежья мелководного озера и их пространственно-временные отличия в масштабе двух станций / В.К. Иванов // Успехи современной биологии. – 1999. – Т. 119, вып. 5. – С. 504–510.

*Иванов, К.Е.* Болотно-озёрные системы и их устойчивость при преобразовании избыточно-увлажнённых территорий / К.Е. Иванов // Учён. записки Ленингр. ун-та. – Ленинград, 1974. – №376, вып. 23. – С. 5–81.

*Иванов, К.Е.* Водообмен в болотных ландшафтах / К.Е. Иванов. – Ленинград: Гидрометеорологический издат, 1975. – 280 с.

*Иванов, К.Е.* Гидрология болот / К.Е. Иванов. – Ленинград: Гидромет. изд-во, 1953. – 299 с. + 2 л. вкл.

*Иванов, К.Е.* Изменение химического состава болотных вод в процессе осушения и хозяйственного освоения верховых болот Северо-Запада ЕТС (на примере Ларьянского болотного массива) / К.Е. Иванов // Гидрохимические материалы. – Ростов-на-Дону, 1987. – Т. 98. – С. 130–142.

*Иванов, К.Е.* Образование грядово-мочажинного микрорельефа как следствие условий стекания влаги с болот / К.Е. Иванов // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. геол. и геогр. – 1956. – Вып. 2, №12. – С. 58–72.

*Иванов, К.Е.* Основы гидрологии болот лесной зоны и расчёты водного режима болотных

массивов / К.Е. Иванов. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1957. – 500 с.

*Иванов, К.Е.* Стационарные гидрометеорологические исследования болот в системе Гидрометеослужбы, основные итоги и перспективы / К.Е. Иванов // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 203–207.

*Иванов, К.Е.* Сток с системы верховых болотных массивов / К.Е. Иванов // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеор. изд-во, 1949. – Вып. 13(67). Вопросы гидрологии болот. – С. 26–42.

*Иванов, К.Е.* Теоретические основы современной гидрологии болот / К.Е. Иванов // Водные ресурсы. – 1983. – №6. – С. 65–72.

*Иванов, К.Е.* Трофность среды обитания растительного покрова болот и гидролого-географический метод оценки некоторых её показателей / К.Е. Иванов // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1988. – Вып. 333. – С. 3–20.

*Иванов, К.Е.* Эрозионные явления на болотах и их роль в формировании озёрно-болотных ландшафтов Западной Сибири / К.Е. Иванов // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1969. – Вып. 157. – С. 78–97.

*Иванов, К.Е.* Строение торфяной залежи под грядово-мочажинными комплексами верховых болот / К.Е. Иванов, Г.Ф. Кузьмин // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Геология, география. – 1982. – Вып. 2, №12. – С. 70–81.

*Иванов, Л.* Отчёт о поездке с альгологической целью на Кавказ летом 1901 года / Л. Иванов // Труды Имп. С.-Петерб. О-ва Естествоиспытателей. – Санкт-Петербург, 1901. – Т. XXXIII, вып. 1. – С. 1–9 [отд. оттиск].

*Иванов, Ю.Н.* Влияние гидромелиорации на недревесную продукцию леса / Ю.Н. Иванов // Лесное хозяйство. – 1976. – №4. – С. 31–35.

*Иванов, Ю.Н.* Урожай клюквы обыкновенной на объектах гидролесомелиорации (на территории Устюженского и Кадуйского лесхозов) / Ю.Н. Иванов // Клюква. – Вильнюс, 1977. – С. 31–33.

*Иванова, А.А.* Молекулярная экология планктомицетов северных переувлажнённых экосистем и анализ геномов типичных представителей: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.03 – микробиология / Иванова Анастасия Александровна. – Москва, 2018. – 26 с.

*Иванова, А.О.* Высокая численность планктомицетов в анаэробных слоях сфагнового болота / А.О. Иванова, С.Н. Дедыш // Микробиология. – 2006. – Т. 75, №6. – С. 823–827. [то же на англ.: *Ivanova A.O.* High abundance of planctomycetes in anoxic layers of a *Sphagnum* peat bog / A.O. Ivanova., S.N. Dedysch // Microbiology (Mikrobiologiya). – 2006. – Vol. 75, No. 6. – P. 716–719. – DOI: 10.1134/S0026261706060154].

*Иванова, В.В.* Влияние разработки торфяных месторождений на бентос рыбохозяйственных водоёмов / В.В. Иванова // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – Ленинград, 1987. – Вып. 256. Влияние торфоразработок на рыбохозяйственные водоёмы. – С. 31–37.

*Иванова, В.Н.* Особенности классификации торфяной залежи и растительных группировок



болот при прогнозировании всплывания торфа на затопленных торфяных массивах при создании водохранилищ / В.Н. Иванова, Г.С. Молкин // Типы болот СССР и принципы их классификации. – Ленинград: Наука, 1974. – С. 205–209.

*Иванова, Е.С.* Накопление и распределение ртути в почве различных биотопов окрестностей г. Череповца / Е.С. Иванова, Н.Я. Поддубная, В.Т. Комов // Актуальные проблемы экологии и здоровья человека: Материалы III Междунар. науч.-практ. конф. (Череповец, 10 марта 2015 г.). – Череповец: ФГБОУ ВПО ЧГУ, 2015. – С. 77–82.

*Иванова, М.Б.* Зависимость числа видов в зоопланктоне озёр от общей минерализации воды и величины рН / М.Б. Иванова // Биология внутренних вод. – 2005. – №1. – С. 64–68.

*Ивантер, Э.В.* Введение в количественную биологию / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск, 2003. – 304 с.

*Ивичева, К.Н.* Зообентос малых рек-притоков Верхней Сухоны / К.Н. Ивичева // Вода: химия и экология. – 2016. – №8. – С. 59–65.

*Ивичева, К.Н.* *Anax imperator* (Insecta, Odonata) в Вологодской области / К.Н. Ивичева, Д.А. Филиппов // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. – 2015. – №10–4. – С. 748.

*Ивичева, К.Н.* Водные макробеспозвоночные верховых болот центральной части Вологодской области / К.Н. Ивичева, Д.А. Филиппов // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2017. – №9. Сер. Экол. исследования. – С. 30–45. – DOI: 10.17076/eco472

*Ивичева, К.Н.* О макрозоофитосе сообществ *Fontinalis antipyretica* водоёмов и водотоков Вологодской области / К.Н. Ивичева, Д.А. Филиппов // Ярославский пед. вестник. – 2013. – Т. III (Естеств. науки), №4. – С. 166–170.

*Ивичева, К.Н.* Зообентос озера Воже / К.Н. Ивичева, И.В. Филоненко // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2015. – Т. 17, №4–4. – С. 705–711.

*Ивченко, Т.Г.* Выпуклые верховые суббореальные болота лесостепной зоны Западной Сибири на границе ареала (Челябинская область) / Т.Г. Ивченко // Ботанический журнал. – 2013а. – Т. 98, №7. – С. 885–902.

*Ивченко, Т.Г.* Растительность болот Ильменского государственного заповедника (Южный Урал) / Т.Г. Ивченко // Растительность России. – 2013б. – №22. – С. 38–62.

*Ивченко, Т.Г.* Хорология болотных комплексов Ильменского заповедника и её отображение на геоботанических картах / Т.Г. Ивченко. – Челябинск: Энциклопедия, 2009. – 142 с.

*Ившин, В.А.* Мелиорация на Вологодчине / В.А. Ившин. – Вологда, 2006. – 52 с.

*Игнатов, М.С.* Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова // Arctoa. – 2003. – Vol. 11, suppl. 1. – С. 1–608.

*Игнатов, М.С.* Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова // Arctoa. – 2004. – Vol. 11, suppl. 2. – С. 609–960.

*Извекова, Э.И.* Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: автореф. ... канд. биол. наук / Извекова Эвелина Ивановна. – Москва, 1975. –

20 с.

*Ильяшук, Б.П.* Сравнительное изучение роста и продукции водных мхов в закисленных озёрах Южной Карелии / Б.П. Ильяшук // Экология. – 1999. – №6. – С. 421–425. [то же на англ.: *Ильяшук, В.Р.* A comparative study of growth and production of aquatic mosses in acidified lakes of Southern Karelia / В.Р. Ильяшук // Russian Journal of Ecology. – 1999. – Vol. 30, No. 6. – P. 387–391.].

*Ильяшук, Б.П.* Структурно-функциональные характеристики сообществ макрозообентоса малых разнотипных озёр юго-запада Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология / Ильяшук Борис Петрович. – Санкт-Петербург, 1994. – 18 с.

*Инишева, Л.И.* Закономерности функционирования болотных экосистем в условиях воздействия природных и антропогенных факторов / Л.И. Инишева. – Томск: Изд-во ТГПУ, 2020. – 482 с.

*Инишева, Л.И.* Условия формирования и геохимия болотных вод / Л.И. Инишева // Болота и биосфера: Материалы Второй науч. шк. (8–12 сентября 2003 г.). – Томск: Изд-во ТГПУ, 2003. – С. 38–49.

*Инишева, Л.И.* Выработанные торфяные месторождения, их характеристика и функционирование / Л.И. Инишева, В.Е. Аристархова, Е.В. Порохина, А.Ф. Боровкова. – Томск: Изд-во Томск. гос. пед. ун-та, 2007. – 185 с.

*Инишева, Л.И.* Гидротермический режим торфяных болот / Л.И. Инишева, В.А. Горельский, Н.Г. Инишев [и др.] // Мелиорация и водное хоз-во. – 2014. – №1. – С. 22–26.

*Инишева, Л.И.* Элементы водного баланса и гидрохимическая характеристика олиготрофных болот южно-таёжной подзоны Западной Сибири / Л.И. Инишева, Н.Г. Инишев // Водные ресурсы. – 2001. – №4. – С. 410–417.

*Инишева, Л.И.* Биохимические факторы формирования состава болотных вод и миграция веществ в системе геохимически сопряжённых ландшафтов олиготрофных болот / Л.И. Инишева, Н.В. Юдина, А.В. Головченко, А.В. Савельева // Почвоведение. – 2021. – №4. – С. 420–428. – DOI: 10.31857/S0032180X21040080 [то же на англ.: *Inisheva, L.I.* Biochemical factors controlling the composition of bog water and migration of substances in the system of geochemically linked mire landscapes / L.I. Inisheva, N.V. Yudina, A.V. Golovchenko, A.V. Savelyeva // Eurasian Soil Science. – 2021. – Vol. 54, No. 4. – P. 499–506. – DOI: 10.1134/S1064229321040086].

*Инишева, Л.И.* Динамика углеродсодержащих соединений в водах олиготрофного болота / Л.И. Инишева, Н.В. Юдина, И.В. Соколова // Вестник Томск. гос. пед. ун-та. – 2013. – Вып. 8(136). – С. 126–130.

Инструкция по разведке торфяных месторождений. – Москва: Геолторфоразведка, 1973. – 218 с.

*Исаков, Ю.А.* Материалы по экологии водоплавающих птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища / Ю.А. Исаков, М.П. Распопов // Труды Дарвин. гос. заповедника на Рыбинском водохранилище. – Москва, 1949. – Вып. I. – С. 172–244.

*Истомина, Е.С.* Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе / Е.С. Истомина,

М.М. Коренева, С.Н. Тюремнов. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1938. – 68 с. + 19 л.

Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / под ред. С.В. Дёгтевой, В.И. Пономарева. – Сыктывкар, 2014. – 426 с.

Казакова, О.Н. Ландшафтное районирование Вологодской области / О.Н. Казакова, Н.Н. Павлова, З.В. Дашкевич // Природное районирование Вологодской области для целей сельского хозяйства. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1970. – С. 239–285.

Калецкая, М.Л. Всплывшие торфяники северной части Рыбинского водохранилища / М.Л. Калецкая, Т.Н. Кутова, В.В. Немцев // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1959. – Вып. V. – С. 157–189.

Калиничева, В.Г. Сравнительный характер влияния стоков торфоразработок на химические показатели воды и гидробионтов / В.Г. Калиничева // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – Ленинград, 1987. – Вып. 256. Влияние торфоразработок на рыбохозяйственные водоёмы. – С. 41–46.

Калюжный, И.Л. Оценка выноса органического вещества водами олиготрофного болотного массива / И.Л. Калюжный // Метеорология и гидрология. – 1999. – №11. – С. 98–105.

Калюжный, И.Л. Теплоаккумуляция и теплооборот в торфяной залежи олиготрофных болотных массивов / И.Л. Калюжный // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеоиздат, 1979. – Вып. 261. – С. 81–89.

Калюжный, И.Л. Изменение водного режима болот севера и северо-запада России под влиянием климатических факторов / И.Л. Калюжный, С.А. Лавров, К.Д. Романюк // Водные ресурсы. – 2012. – Т. 39, №1. – С. 13–25. [то же на англ.: *Kalyuzhnyi, I.L. Variations in water regime of bogs in Northern and Northwestern Russia under the effect of climatic factors* / I.L. Kalyuzhnyi, S.A. Lavrov, K.D. Romanyuk // *Water Resources*. – 2012. – Vol. 39, No. 1. – P. 44–55. – DOI: 10.1134/S0097807812010046].

Калюжный, И.Л. Гидрохимический режим и химический состав вод олиготрофных болотных массивов / И.Л. Калюжный, Л.Я. Левандовская // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеоиздат, 1974. – Вып. 222: Вопросы гидрологии болот. – С. 99–118.

Калюжный, И.Л. Детальные гидрохимические исследования олиготрофного массива – заказника Ламмин-Суо / И.Л. Калюжный, Л.Я. Левандовская, В.В. Клепиков // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. – Вып. XV. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). – С. 83–94.

Камшилова, Т.Б. Накопление ртути в мышцах и темпы роста окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus) из озёр Полистово-Ловатского верхового болотного массива / Т.Б. Камшилова, В.Т. Комов, В.А. Гремячих // Вода: химия и экология. – 2013. – №12(65). – С. 58–63.

Канюкова, Е.В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) фауны России и сопредельных стран / Е.В. Канюкова. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 297 с.

Капустин, Д.А. *Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales) – новый для

России вид эвгленовых водорослей / Д.А. Капустин, Д.А. Филиппов, И.В. Соколова, Е.С. Гусев // *Новости систематики низших растений*. – 2016. – Т. 50. – С. 112–119 + 1 л. вкл.

*Кармазина, Е.В.* Бриофлора болот национального парка «Русский Север» (Вологодская область) / Е.В. Кармазина // *Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана: Материалы междунар. симп. (Петрозаводск, 30 августа – 2 сентября 2005 г.)*. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. – С. 111–120.

*Кармазина, Е.В.* Мохообразные национального парка «Русский Север» / Е.В. Кармазина. – Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. – 47 с.

*Карофельд, Э.К.* Влияние атмосферного загрязнения на некоторые охраняемые верховые болота северо-восточной Эстонии / Э.К. Карофельд // *Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению*. – Ленинград, 1991. – С. 63–67.

*Карофельд, Э.К.* О временной динамике грядово-мочажинного комплекса на верховых болотах Эстонии / Э.К. Карофельд // *Ботанический журнал*. – 1986. – Т. 71, №11. – С. 1535–1542.

*Катанская, В.М.* Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения / В.М. Катанская. – Ленинград: Наука, 1981. – 187 с.

*Катанская, В.М.* Методика исследования высшей водной растительности / В.М. Катанская // *Жизнь пресных вод*. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 4, Ч. 1. – С. 160–182.

*Катанская, В.М.* Методы изучения высшей водной растительности / В.М. Катанская, И.М. Распопов // *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1983. – С. 129–176.

*Кац, Н.Я.* Болота европейской части Союза ССР. 1. Типы торфяно-болотных образований и их географическое распределение / Н.Я. Кац // *Ботанический журнал СССР*. – 1936а. – Т. 21, №3. – С. 293–343.

*Кац, Н.Я.* Болота европейской части Союза ССР. 2. Водные и болотные растительные ценозы и закономерности их структуры / Н.Я. Кац // *Ботанический журнал СССР*. – 1936б. – Т. 21, №4. – С. 431–472.

*Кац, Н.Я.* Болота земного шара / Н.Я. Кац. – Москва: Наука, 1971. – 295 с.

*Кац, Н.Я.* Болота и торфяники. Пособие для университетов / Н.Я. Кац. – Москва: Учпедгиз, 1941. – 400 с.

*Кац, Н.Я.* О выпуклых болотах побережий морей на западных границах СССР / Н.Я. Кац // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* – 1961. – Т. 64, вып. 2. – С. 44–64.

*Кац, Н.Я.* О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и меридиальной зональности / Н.Я. Кац. – Москва, 1928. – 60 с.

*Кац, Н.Я.* Об олиготрофных выпуклых сосново-сфагновых торфяниках, их строении и растительности / Н.Я. Кац // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* – 1975. – Т. 80, вып. 5. – С. 84–93.

*Кац, Н.Я.* Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение /

Н.Я. Кац. – Москва: ОГИЗ, 1948. – 320 с. + 8 л. вкл.

*Кац, Н.Я.* Атлас и определитель плодов и семян в торфах и илах / Н.Я. Кац, С.В. Кац. – Москва: МОИП, 1946. – 141 с.

*Кац, Н.Я.* Атлас растительных остатков в торфе / Н.Я. Кац, С.В. Кац. – Москва–Ленинград: Сельхозгиз, 1933. – 70 с.

*Кац, Н.Я.* О палеоботанических методах и их корреляции / Н.Я. Кац, С.В. Кац // Ботанический журнал. – 1971. – Т. 56, №2. – С. 246–253.

*Кац, Н.Я.* Атлас и определитель плодов и семян, встречающихся в четвертичных отложениях СССР / Н.Я. Кац, С.В. Кац, М.Г. Кипиани. – Москва: Наука, 1965. – 365 с.

*Кац, Н.Я.* Атлас растительных остатков в торфах / Н.Я. Кац, С.В. Кац, Е.И. Скобеева. – Москва: Недра, 1977. – 371 с.

*Кац, Н.Я.* Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа / Н.Я. Кац, М. Кириллович, Н. Лебедева // Землеведение. – 1936. – Т. 38, вып. 1. – С. 1–31.

*Качалкин, А.В.* Особенности дрожжевых группировок в филлосфере сфагновых мхов / А.В. Качалкин, А.М. Глушакова, А.М. Юрков, И.Ю. Чернов // Микробиология. – 2008. – Т. 77, №4. – С. 533–541. [то же на англ.: *Kachalkin, A.V.* Characterization of yeast groupings in the phyllosphere of *Sphagnum* mosses / A.V. Kachalkin, A.M. Glushakova, A.M. Yurkov, I.Y. Chernov // Microbiology (Mikrobiologiya). – 2008. – Vol. 77, №4. – P. 474–481. – DOI: 10.1134/S0026261708040140].

*Качалова, Т.В.* Внутриболотные озёра / Т.В. Качалова // Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1976. – С. 254–306.

*Квасов, Д.Д.* Позднечетвертичная история крупных озёр и внутренних морей Восточной Европы / Д.Д. Квасов. – Ленинград: Наука, 1975. – 278 с.

*Кизилова, А.К.* Микроорганизмы цикла метана в естественных торфяных почвах и гидрологических элементах осушенных торфяников / А.К. Кизилова, А.А. Сирин, И.К. Кравченко // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2011. – Т. 13, №1(5). – С. 1204–1207.

*Кипенварлиц, А.Ф.* Изменение почвенной фауны низинных болот под влиянием мелиорации и сельскохозяйственного освоения / А.Ф. Кипенварлиц. – Минск: Сельхозгиз БССР, 1961. – 198 с.

*Кириллова, О.С.* Агарикоидные базидиомицеты национального парка «Русский Север» (Вологодская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24 – микология / Кириллова Ольга Сергеевна. – Москва, 2007. – 24+2 с.

*Кирюшкин, В.Н.* Формирование и развитие болотных систем / В.Н. Кирюшкин. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1980. – 87 с.

*Киселёв, И.А.* Жизнь в болотах и болотные отложения / И.А. Киселёв // Жизнь пресных вод СССР. Т. III. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 623–682.

*Китаев, С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов / С.П. Китаев. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – 394 с.

- Классификация видов торфа и торфяных залежей. – Москва, 1951. – 68 с.
- Климентов, Л.В.* О содержании понятия «плавни» / Л.В. Климентов // Ботанический журнал. – 1964. – Т. 49, №1. – С. 127–130.
- Кожова, О.М.* Введение в гидробиологию: Учебное пособие / О.В. Кожова. – Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1987. – 242 с.
- Козлова, Р.П.* Болотные массивы средней Карелии (их растительность и строение торфяной залежи) / Р.П. Козлова // Болота Карелии и пути их освоения. – Петрозаводск, 1971. – С. 5–36.
- Козлова, Р.П.* Основные фации евтрофных и мезоолиготрофных болотных массивов Карелии / Р.П. Козлова // Пути изучения и освоения болот Северо-Запада. – Ленинград: Наука, 1974. – С. 11–25.
- Козлова, Т.В.* Флора Оларёвского торфяного болота, подвергнутого осушению и торфодобыче / Т.В. Козлова // Молодые исследователи – регионам: Материалы междунар. науч. конф. Т. II. – Вологда: Изд. ВоГТУ, 2014. – С. 85–87.
- Козловская, Л.С.* Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв / Л.С. Козловская. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. – 212 с.
- Козловская, О.И.* Характеристика процессов заболачивания мелководий на водохранилищах Верхней Волги / О.И. Козловская // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы совещ. – Москва: ГЕОС, 1999. – С. 55–58.
- Колесников, В.Б.* Влияние пожаров на состав населения панцирных клещей сфагнового болота в лесостепи / В.Б. Колесников // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 82–87. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10031
- Количественные методы в почвенной зоологии / под ред. М.С. Гилярова, Б.Р. Стригановой. – Москва: Наука, 1987. – 288 с.
- Колкутин, В.И.* Изменение площадей всплывших торфяных островов на Рыбинском водохранилище / В.И. Колкутин // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. – Вып. XV. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). – С. 100–104.
- Комиссаров, В.В.* Почвенный покров / В.В. Комиссаров, М.Я. Борисов // Природа Вологодской области. – Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. – С. 155–172.
- Комов, В.Т.* Химический состав воды озёр Полистово-Ловатского массива верховых болот / В.Т. Комов, М.В. Гапеева, А.В. Долотов // Труды Гос. природного заповедника «Рдейский». Вып. 2. – Великий Новгород, 2013. – С. 108–119.
- Комов, В.Т.* Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод Северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озёр Дарвинского заповедника / В.Т. Комов, В.И. Лазарева // Структура и функционирование экосистем кислых озёр [Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 3–30.

*Комов, В.Т.* Гидрохимическая характеристика озёр Дарвинского заповедника / В.Т. Комов, И.К. Степанова // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 31–42.

*Комулайнен, С.Ф.* Влияние ландшафта на особенности структуры фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии / С.Ф. Комулайнен // Биология внутр. вод. – 2007. – №1. – С. 55–60.

*Конойко, М.А.* Методика и результаты исследований грядово-мочажинного комплекса / М.А. Конойко // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкций палеогеографических условий. – Таллинн, 1989. – С. 75–80.

*Конойко, М.А.* Растительность верховых болот Белоруссии и её классификация / М.А. Конойко // Ботанический журнал. – 1971. – Т. 56, №10. – С. 1407–1420.

*Константинов, А.С.* Общая гидробиология: учебник для студентов биол. спец. ун-тов / А.С. Константинов. – Москва: Высш. шк., 1967. – 431 с.

*Константинов, А.С.* Общая гидробиология: учебник для студентов биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. / А.С. Константинов. – Москва: Высш. шк., 1986. – 472 с.

*Константинова, Н.А.* Анализ ареалов печёночников севера Голарктики / Н.А. Константинова // Arctoa. – 2000. – Vol. 9. – С. 29–94. – DOI: 10.15298/arctoa.09.06

*Копенкина, Л.В.* История торфяного дела в России / Л.В. Копенкина. – Тверь: ТГТУ, 2015. – 227 с.

*Копотева, Т.А.* Экзогенные сукцессии на болотах Приамурья / Т.А. Копотева // Ботанический журнал. – 1995. – Т. 80, №5. – С. 68–73.

*Копылов, А.И.* Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем / А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов. – Ижевск: КнигоГрад, 2011. – 332 с.

*Копылов, А.И.* Трофические взаимоотношения между планктонными бактериями, гетеротрофными нанофлагеллятами и вирусами в мезотрофном Шекснинском водохранилище / А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, Е.А. Заботкина, Н.Г. Косолапова // Успехи современной биологии. – 2016. – Т. 136, №2. – С. 212–222.

*Кордэ, Н.В.* Методика полевого исследования донных отложений / Н.В. Кордэ // Частные методы изучения истории современных экосистем. – Москва: Наука, 1979. – С. 51–65.

*Кордэ, Н.В.* Некоторые данные к истории болот Дарвинского государственного заповедника / Н.В. Кордэ // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968. – Вып. IX. Природные ресурсы Молого-Шекснинской низменности. – С. 94–103.

*Корепанов, А.А.* Характеристика качества грунтовых вод лесных болот Волжско-Камского междуречья / А.А. Корепанов, Д.А. Корепанов // География и природные ресурсы. – 2007. – №2. – С. 184–186.

*Корнева, Л.Г.* Альгофлора планктона слабоминерализованных озёр Верхневолжского бассейна / Л.Г. Корнева // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, №4. – С. 481–491.

*Корнева, Л.Г.* Влияние кислотности вод на планктонные диатомовые водоросли в слабоминерализованных лесных озёрах Северо-Запада России / Л.Г. Корнева // Биология внутренних вод. –

1996. – №1. – С. 33–42.

*Корнева, Л.Г.* Оценка рН по современным планктонным диатомовым в слабоминерализованных лесных озёрах / Л.Г. Корнева // Биология внутренних вод. – 1997. – №1. – С. 36–40.

*Корнева, Л.Г.* Разнообразие и экология диатомовых водорослей в мелководных слабоминерализованных лесных озёрах в градиенте рН [Электронный ресурс] / Л.Г. Корнева // Вопросы современной альгологии. – 2015. – №3(10). – Режим доступа: <http://algology.ru/788> (дата обращения: 10.02.2016).

*Корнева, Л.Г.* Таксономический состав и экология Chlorophyta и Streptophyta в слабоминерализованных мелководных лесных озёрах / Л.Г. Корнева // Альгология. – 2012. – Т. 22, №3. – С. 258–274. [то же на англ.: *Korneva, L.G.* Taxonomic composition and ecology of green algae (Chlorophyta and Streptophyta) in shallow weakly mineralized forest lakes / L.G. Korneva // International Journal on Algae. – 2012. – Vol. 14, №4. – P. 331–347. – DOI: 10.1615/InterJAlgae.v14.i4.40].

*Корнева, Л.Г.* Таксономический состав и экология золотистых водорослей (Chrysophyta) в слабоминерализованных мелководных лесных озёрах Вологодской области / Л.Г. Корнева // Биология внутренних вод. – 2006. – №2. – С. 3–12.

*Корнева, Л.Г.* Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Л.Г. Корнева. – Кострома: Костромской печатный дом, 2015. – 283 с.

*Корнева, Л.Г.* Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озёрах / Л.Г. Корнева // Структура и функционирование экосистемы кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 70(73)]. – Л.: Наука, 1994. – С. 65–98.

*Корнева, Л.Г.* Новые и интересные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) из разнотипных озёр Дарвинского заповедника (Вологодская обл.) / Л.Г. Корнева, С.И. Генкал // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81, №2. – С. 15–20 + 1 л. вкл.

*Коровчинский, Н.М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) / Н.М. Коровчинский. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. – 410 с.

*Королькова, Е.О.* Устойчивость болотных фитоценозов Полистовского заповедника к рекреационному воздействию / Е.О. Королькова, А.В. Шкурко // Социально-экологические технологии. – 2016. – №4. – С. 50–77.

*Коронатова, Н.Г.* Влияние метеорологических факторов на рост сфагновых мхов лесостепного рьяма / Н.Г. Коронатова, Н.П. Косых // Материалы конф. «IX Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – С. 105–108.

*Короткина, М.Я.* Ботанический анализ торфа / М.Я. Короткина // Методы исследования торфяных болот. – М., 1939. – Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы. – С. 5–59. [Труды Центр. торф. опытной станции. Т. VI].

*Корчагин, А.А.* К бриофлоре Вологодской губернии. Sphagnaceae (Из работ Вологодской обл. с.-х. станции) / А.А. Корчагин // Журнал Русского бот. о-ва. – 1927. – Т. XII, вып. 4. –



С. 389–416.

*Корчагин, А.А.* Леса Молого-Шекснинского междуречья (Дубняки, черноольшатники и ельники) / А.А. Корчагин, М.В. Сенянинова-Корчагина // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда, 1957. – Вып. IV. – С. 291–402.

*Коршиков, А.А.* Некоторые данные о распределении водорослей и жгутиковых в Луцинском болоте / А.А. Коршиков // Труды Звенигород. Гидрофиз. станции. Применение методов физической химии к изучению пресных вод. – Москва, 1928. – С. 404–420.

*Косов, В.И.* Торфяно-болотные системы в экосфере (интеграция техносферы с биогеосферой) / В.И. Косов, В.В. Панов. – Тверь, ТГТУ, 2001. – 188 с.

*Косолапов, Д.Б.* Структура микробного планктонного сообщества Шекснинского водохранилища / Д.Б. Косолапов, А.И. Копылов, З.М. Мыльникова, Н.Г. Косолапова // Труды ИБВВ РАН. – 2016. – Вып. 74(77). Гетеротрофное звено внутренних и контурных сообществ пресноводных экосистем. – С. 5–20. – DOI: 10.24411/0320-3557-2016-10007

*Косолапова, Н.Г.* Особенности распределения гетеротрофных жгутиконосцев и бактерий в кислотных и нейтральных озёрах Карелии / Н.Г. Косолапова, Д.Б. Косолапов // Биология внутр. вод. – 2011. – №2. – С. 27–34. [то же на англ.: *Kosolapova, N.G.* Distribution patterns of heterotrophic flagellates and bacteria in acidic and neutral Karelian lakes / N.G. Kosolapova, D.B. Kosolapov // *Inland Water Biology*. – 2011. – Vol. 4, No. 2. – P. 157–164. – DOI: 10.1134/S1995082911010111].

*Косых, Н.П.* Фитомасса, продукция и разложение растительных остатков в олиготрофных болотах средней тайги Западной Сибири / Н.П. Косых, Н.П. Мироничева-Токарева, Е.К. Паршина // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2009. – Вып. 3(81). – С. 63–69.

*Кот, Н.А.* Всплывание торфа в искусственных водоёмах / Н.А. Кот. – Минск: Наука и техника, 1980. – 160 с.

*Котов, А.А.* Адаптации ветвистоусых ракообразных отряда Anomopoda (Cladocera) к бентосному образу жизни / А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, №9. – С. 1043–1059. [то же на англ.: *Kotov, A.A.* Adaptations of Anomopoda Crustaceans (Cladocera) to the benthic mode of life / A.A. Kotov // *Entomological Review*. – 2006. – Vol. 86, suppl. 2. – P. S210–S225. – DOI: 10.1134/S0013873806110157].

Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы / под ред. Г.Ю. Конечной, Т.А. Сусловой. – Вологда: ВГПУ, изд-во «Русь», 2004. – 359 с.

Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные / отв. ред. Н.Л. Болотова, Э.В. Ивантер, В.А. Кривохатский. – Вологда, 2010. – 215 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Л.В. Бардунов, В.С. Новиков. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. – 855 с.

Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-е изд. – Москва: ВНИИ Экология, 2021. – 1128 с.

*Краснова, А.Н.* Болота приозёрных ландшафтов Северо-Двинской водной системы /

А.Н. Краснова // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы совещ. – Москва: ГЕОС, 1999а. – С. 15–17.

*Краснова, А.Н.* Сплавиннообразование на озёрах Северо-Двинской водной системы / А.Н. Краснова // Биол. основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почв. покрова Восточной Фенноскандии: Тез. докл. Междунар. конф. и выездной сессии отделения Общей биологии РАН (г. Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г.). – Петрозаводск, 1999б. – С. 134–135.

*Краснова, А.Н.* Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы / А.Н. Краснова. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999в. – 200 с.

*Криволицкий, Д.А.* Субфоссильные панцирные клещи в торфяных отложениях голоцена Архангельской области / Д.А. Криволицкий, Е.А. Сидорчук // Доклады Академии наук. – 2003. – Т. 392, №3. – С. 421–425. [то же на англ.: *Krivolutskii, D.A.* Subfossil oribatid mites in the Holocene deposits of the Arkhangelsk Oblast / D.A. Krivolutskii, E.A. Sidorchuk // *Doklady Biological Sciences*. – 2003. – Vol. 392, №1–6. – P. 428–431.].

*Крылов, А.В.* Зоопланктон водных объектов ГПЗ «Рдейский» / А.В. Крылов // Труды Гос. природного заповедника «Рдейский». – В. Новгород, 2009. – Вып. 1. – С. 52–67.

*Крылов, А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек / А.В. Крылов. – М.: Наука, 2005. – 263 с.

*Крылов, А.В.* Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) / А.В. Крылов, Н.А. Завьялов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1998. – Т. 103, вып. 5. – С. 3–7.

*Крылов, А.В.* Распределение зоопланктона в малых реках в зависимости от строительной деятельности бобров / А.В. Крылов, Н.А. Завьялов // Биология внутр. вод. – 2004. – №1. – С. 48–51.

*Крылов, А.В.* Зоопланктон пресных водоёмов в условиях влияния гидрофильных птиц / А.В. Крылов, Д.В. Кулаков, И.В. Чалова, В.Г. Папченков. – Ижевск: Издатель Пермиков С.А., 2012. – 182 с.

*Крылов, П.И.* Зоопланктон кислотного озера: стратегия выживания в условиях дефицита пищи / П.И. Крылов, Е.А. Полякова, Я.Р. Галимов // Труды Зоол. ин-та РАН. – СПб., 1997. – Т. 272. Реакция озёрных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. – С. 87–106.

*Крылова, Е.Г.* Структура и сукцессии растительности озёр Некрасовской поймы / Е.Г. Крылова, А.И. Кузьмичев // Биология внутренних вод. – 2000. – №1. – С. 13–19.

*Крючкова, Н.М.* Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона / Н.М. Крючкова. – М.: Наука, 1989. – 124 с.

*Кудина, Л.Н.* Влияние стоков и компонентов разрабатываемых торфяников на зоопланктон рыбохозяйственных водоёмов / Л.Н. Кудина // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – Ленинград, 1987. – Вып. 256. Влияние торфоразработок на рыбохозяйственные водоёмы. – С. 26–30.

*Кудинов, К.А.* Стадии и циклы развития экосистем лесных болот Молого-Шекснинского

междуречья / К.А. Кудинов, В.С. Писанов // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. – Вып. XV. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). – С. 59–62.

*Кудрицкий, Д.М.* Основы гидрографического дешифрирования аэрофотоснимков / Д.М. Кудрицкий, И.В. Попов, Е.А. Романова. – Ленинград: Гидромет. изд-во, 1956. – 344 с.

*Кузнецов, А.В.* Необходимость сохранения Уломских болот, как места концентрации редких видов птиц / А.В. Кузнецов, М.В. Бабушкин // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 289–290.

*Кузнецов, А.В.* Изменения растительности в местах гнездования скопы на болотах Верхневолжья (Дарвинский заповедник) / А.В. Кузнецов, Е.Б. Груздев // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России: Материалы совещ. «Редкие птицы центра Европейской части России» (Москва, 25–26 января, 1995). – Москва, 1998. – С. 227–228.

*Кузнецов, А.В.* Тенденции изменений численности мигрирующих водоплавающих птиц на Рыбинском водохранилище за вторую половину XX столетия / А.В. Кузнецов, В.В. Немцев, И.А. Кузнецов // Труды Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. – Череповец, 2006. – Вып. XVI. – С. 84–112.

*Кузнецов, О.Л.* Анализ флоры болот Карелии / О.Л. Кузнецов // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, №2. – С. 153–167.

*Кузнецов, О.Л.* Динамика растительности верховых болот / О.Л. Кузнецов // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2012. – Т. 14, №1(5). – С. 1288–1291.

*Кузнецов, О.Л.* Классификация болотных сообществ из *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum* и *S. angustifolium* в Карелии / О.Л. Кузнецов // Вопросы классификации болотной растительности. – Санкт-Петербург: Наука, 1993. – С. 54–67.

*Кузнецов, О.Л.* Особенности торфонакопления и динамики некоторых типов болотных массивов Карелии / О.Л. Кузнецов // Направления исследований в современном болотоведении России. – Санкт-Петербург–Тула, 2010. – С. 96–112.

*Кузнецов, О.Л.* Растительность болот / О.Л. Кузнецов // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. – С. 61–68.

*Кузнецов, О.Л.* Симпозиум «Природа, динамика и генезис грядово-мочажинного комплекса» (Кириши Ленинградской обл., 13–16.IX 1977) / О.Л. Кузнецов // Ботанический журнал. – 1978. – Т. 63, №6. – С. 933–936.

*Кузнецов, О.Л.* Структура и динамика аапа болот Северной Карелии / О.Л. Кузнецов // Ботанический журнал. – 1982. – Т. 67, №10. – С. 1394–1400.

*Кузнецов, О.Л.* Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 – ботаника, 03.00.16 – экология / Кузнецов Олег

Леонидович. – Петрозаводск, 2006. – 53 с.

*Кузнецов, О.Л.* Структура и динамика фаций аапа болот Северной Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Кузнецов Олег Леонидович. – Петрозаводск, 1981. – 22+2 с.

*Кузнецов, О.Л.* Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) / О.Л. Кузнецов // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2005. – Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. – С. 15–46.

*Кузнецов, О.Л.* Аапа болота Архангельской области, их разнообразие и генезис / О.Л. Кузнецов, С.А. Кутенков, Е.Ю. Чуракова // Водно-болотные угодья и пути миграции птиц в Баренцевом / Евроарктическом регионе и вдоль Зелёного пояса Фенноскандии: Материалы междунар. науч.-практ. конф. 13–15 сентября 2011 г., Мурманск, Россия. – Петрозаводск, 2013. – С. 122–131.

*Кузнецов, О.Л.* Парциальные бриофлоры болот Карелии / О.Л. Кузнецов, А.И. Максимов // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2005. – Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. – С. 138–145.

*Кузнецов, О.Л.* Стратиграфия и прирост торфяных залежей верховых болот побережья Белого моря в голоцене / О.Л. Кузнецов, Л.В. Филимонова // Геология морей и океанов: Материалы XIX Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии. Москва, 14–18 ноября 2011 г. Т. III. – Москва: ГЕОС, 2011. – С. 192–196.

*Кузнецов, С.И.* Микробиологическое изучение внутренних водоёмов. Лабораторное руководство / С.И. Кузнецов, В.И. Романенко. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1963. – 129 с.

*Кузнецов, С.И.* К вопросу о распределении болотных микроорганизмов в зависимости от физико-химических свойств болотной воды / С.И. Кузнецов, А.П. Щербаков // Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере. – Москва, 1925. – Т. VI, вып. 2–3. – С. 54–62 + 2 л. вкл.

*Кузьмина, В.В.* Особенности процессов пищеварения у окуня *Perca fluviatilis* из «кислых» озёр Дарвиновского заповедника (Вологодская область) / В.В. Кузьмина, И.Л. Голованова, В.Т. Комов // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т. 38, №3. – С. 365–370.

*Кузьмина, Е.О.* Реакция сфагновых мхов на жидкие стоки животноводческих комплексов / Е.О. Кузьмина // Экология. – 1993. – №2. – С. 10–14.

*Кузьмичев, А.И.* Генезис долинных болот / А.И. Кузьмичев // Генезис и динамика болот. Вып. I. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – С. 178–183.

*Кузьмичев, А.И.* Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис / А.И. Кузьмичев. – Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1992. – 215 с.

*Кузьмичев, А.И.* Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный указатель научной литературы (1853–2001 гг.). 2-е изд., доп. / А.И. Кузьмичев. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2002. – 272 с.

*Кузьмичев, А.И.* Тенденции развития гидробиологии в России / А.И. Кузьмичев // Биология внутр. вод. – 2000. – №4. – С. 4–13.

Кузьмичев, А.И. Парциальные флоры пресных водоёмов Европейской России / А.И. Кузьмичев, А.Н. Краснова // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86, №1. – С. 65–72.

Кузьмичев, А.И. Флора и растительность озёр Северо-Двинской водной системы / А.И. Кузьмичев, А.Н. Краснова // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, №3. – С. 358–367.

Кузьмичев, А.И. Современная наука о гидрофитах: теоретический аспект / А.И. Кузьмичев, А.В. Славгородский // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике фитобиоты России. – Рыбинск, 2006. – С. 13–50.

Куликова, Г.Г. Атлас рисунков к «Краткому пособию к ботаническому анализу торфа» / Г.Г. Куликова. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1974а. – 58 с.

Куликова, Г.Г. Краткое пособие к ботаническому анализу торфа / Г.Г. Куликова. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1974б. – 94 с.

Куликова, Г.Г. Растительный покров торфяных болот Среднего Приобья и закономерности его размещения / Г.Г. Куликова, О.Л. Лисс, А.В. Предтеченский [и др.] // Вестник Московского университета. Сер. Биология, почвоведение. – 1971. – №2. – С. 53–57.

Куликова, Е.Ф. Условия обитания ихтиофауны в гумифицированных водоёмах юго-западной Карелии / Е.Ф. Куликова // Учён. записки Карельского пед. ин-та. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1961. – Т. XI, вып. 2. Биол. науки. – С. 15–46 + 1 л. вкл.

Куликова, Т.П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря / Т.П. Куликова. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. – 324 с.

Куликовский, М.С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (Bacillariophyta) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 1. Род *Eunotia* / М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2007а. – Т. 92, №2. – С. 245–254.

Куликовский, М.С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (Bacillariophyta) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 3. Сем. *Symbellaceae* / М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2009а. – Т. 94, №1. – С. 36–41.

Куликовский, М.С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (Bacillariophyta) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 4. *Achnanthaceae* / М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2009б. – Т. 94, №11. – С. 1625–1632.

Куликовский, М.С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (Bacillariophyta) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 2. Сем. *Fragilariaceae* / М.С. Куликовский // Ботанический журнал. – 2008а. – Т. 93, №2. – С. 245–254.

Куликовский, М.С. Видовой состав и распределение диатомовых водорослей в сфагновых болотах Европейской России: Полистово-Ловатский массив / М.С. Куликовский // Биология внутр. вод. – 2009в. – №2. – С. 32–40. [то же на англ.: *Kulikovskiy, M.S. The species composition and distribution of diatoms in Sphagnum bogs of European Russia: The Polistovo-Lovatskii land tract* / M.S. Kulikovskiy // *Inland Water Biology*. – 2009. – Vol. 2, No. 2. – P. 135–143. – DOI: 10.1134/S1995082909020059].

Куликовский, М.С. Видовой состав и распределение диатомовых водорослей в сфагновых

болотах Европейской России: экосистемы Приволжской возвышенности / М.С. Куликовский // Биология внутр. вод. – 2008б. – №4. – С. 39–47. [то же на англ.: *Kulikovskiy, M.S.* The species composition and distribution of diatoms in *Sphagnum* bogs of European Russia: ecosystems of the Volga Upland / M.S. Kulikovskiy // *Inland Water Biology*. – 2008. – Vol. 1, No. 4. – P. 347–355. – DOI: 10.1134/S1995082908040068].

*Куликовский, М.С.* Виды рода *Navicula* Vory s. str. (Bacillariophyta) в сфагновых болотах Приволжской возвышенности и Полистово-Ловатском массиве (Россия) / М.С. Куликовский // *Альгология*. – 2009г. – Т. 19, №1. – С. 95–105.

*Куликовский, М.С.* Виды рода *Pinnularia* Ehrenberg (Bacillariophyta) в сфагновых болотах Приволжской возвышенности и Полистово-Ловатском массиве (Россия) / М.С. Куликовский // *Альгология*. – 2008в. – Т. 18, №4. – С. 432–448. [то же на англ.: *Kulikovskiy, M.S.* Species of the genus *Pinnularia* Ehr. (Bacillariophyta) from *Sphagnum* bogs of Privolzhskaya hills and the Polistovo-Lovatsky tract (Russia) / M.S. Kulikovskiy // *International Journal on Algae*. – 2009. – Vol. 11, No. 1. – P. 34–56. – DOI: 10.1615/InterJAlgae.v11.i1.40].

*Куликовский, М.С.* Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот Европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Куликовский Максим Сергеевич. – Санкт-Петербург, 2007б. – 25 с.

*Куликовский, М.С.* История изучения флор диатомовых водорослей в сфагновых болотах России и некоторых сопредельных государств / М.С. Куликовский // *Новости систематики низших растений*. – 2008г. – Т. 42. – С. 36–54.

*Куличевская, И.С.* Анализ бактериального сообщества, развивающегося при разложении сфагнума / И.С. Куличевская, С.Э. Белова, В.В. Кевбрин [и др.] // *Микробиология*. – 2007. – Т. 76, №5. – С. 702–710. [то же на англ.: *Kulichevskaya, I.S.* Analysis of the bacterial community developing in the course of *Sphagnum* moss decomposition / I.S. Kulichevskaya, S.E. Belova, V.V. Kevbrin [et al.] // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. – 2007. – Vol. 76, No. 5. – P. 621–629. – DOI: 10.1134/S0026261707050165].

*Куличевская, И.С.* Анализ филогенетического состава бактериальных сообществ малых лесных озёр и верховых болот на водосборах Верхней Волги / И.С. Куличевская, С.Э. Белова, В.Т. Комов [и др.] // *Микробиология*. – 2011. – Т. 80, №4. – С. 543–551. [то же на англ.: *Kulichevskaya, I.S.* Phylogenetic composition of bacterial communities in small boreal lakes and ombrotrophic bogs of the upper Volga basin / I.S. Kulichevskaya, S.E. Belova, V.T. Komov [et al.] // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. – 2011. – Vol. 80, №4. – P. 549–557. – DOI: 10.1134/S0026261711040114].

*Куличевская, И.С.* Новый нитчатый планктомицет группы *Isosphaera-Singulisphaera* из сфагнового болота / И.С. Куличевская, А.А. Иванова, С.Э. Белова, С.Н. Дедыш // *Микробиология*. – 2012. – Т. 81, №4. – С. 486–492. [то же на англ.: *Kulichevskaya, I.S.* A novel filamentous planctomycete of the *Isosphaera-Singulisphaera* group isolated from a *Sphagnum* peat bog / I.S. Kulichevskaya, A.A. Ivanova, S.E. Belova, S.N. Dedysh // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. – 2012. –

Vol. 81, No. 4. – P. 446–452. – DOI: 10.1134/S0026261712040121].

Куличевская, И.С. Выявление представителей Planctomycetes в сфагновых болотах с использованием молекулярных и культуральных подходов / И.С. Куличевская, Т.А. Панкратов, С.Н. Дедыш // Микробиология. – 2006. – Т. 75, №3. – С. 389–396. [то же на англ.: *Kulichevskaya, I.S.* Detection of representatives of the planctomycetes in *Sphagnum* peat bogs by molecular and cultivation approaches / I.S. Kulichevskaya, T.A. Pankratov, S.N. Dedysh // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. – 2006. – Vol. 75, No. 3. – P. 329–335. – DOI: 10.1134/S0026261706030155].

Кулишкина, С.Г. Опыт сравнительной оценки дохода от использования ягод *Rubus chamaemorus* L. и древесины *Pinus sylvestris* L. в сфагновом сосняке (Вологодская область) / С.Г. Кулишкина, В.Н. Косицын // Растительные ресурсы. – 1995. – Т. 31, вып. 3. – С. 101–105.

Курашов, Е.А. Определительные ключи остракод внутренних водоёмов Европейской части России / Е.А. Курашов. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. – 152 с.

Курашов, Е.А. Низкомолекулярные вторичные метаболиты высших водных растений и перспективы управления автотрофным звеном в водных экосистемах / Е.А. Курашов, Ю.В. Крылова // Биология внутренних вод: Материалы XV Шк.-конф. молодых учёных (Борок, 19–24 октября 2013 г.). – Кострома: Костромской печатный двор, 2013. – С. 29–60.

Курашов, Е.А. Летучие низкомолекулярные метаболиты водных макрофитов, произрастающих на территории России, и их роль в гидроэкосистемах / Е.А. Курашов, Ю.В. Крылова, Г.Г. Митрукова, А.М. Чернова // Сибирский экол. журн. – 2014. – Т. 21, №4. – С. 573–591. [то же на англ.: *Kurashov, E.A.* Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems / E.A. Kurashov, G.G. Mitrukova, J.V. Krylova, A.M. Chernova // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2014. – Vol. 7, No. 4. – P. 433–448. – DOI: 10.1134/S1995425514040064].

Курашов, Е.А. Компонентный состав летучих низкомолекулярных органических веществ *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) в начале вегетационного сезона / Е.А. Курашов, Ю.В. Крылова, А.М. Чернова, Г.Г. Митрукова // Вода: химия и экология. – 2013. – №5(59). – С. 67–80.

Курбатова, И.Е. Космический мониторинг трансформации болотных ландшафтов в условиях антропогенных воздействий / И.Е. Курбатова, Т.В. Верещака, А.А. Иванова // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2021. – Т. 18, №4. – С. 216–227. – DOI: 10.21046/2070-7401-2021-18-4-216-227

Курбатова, С.А. Ответ зоопланктона микрокосмов на закисление / С.А. Курбатова // Известия РАН. Сер. биол. – 2005. – №1. – С. 100–108. [то же на англ.: *Kurbatova, S.A.* Response of microcosm zooplankton to acidification / S.A. Kurbatova // *Biology Bulletin*. – 2005. – Vol. 32, No. 1. – С. 85–92. – DOI: 10.1007/s10525-005-0013-6].

Курбатова, С.А. Ракообразные и коловратки в хищном питании *Utricularia* / С.А. Курбатова, И.Ю. Ершов // Биология внутр. вод. – 2009. – №3. – С. 87–92. [то же на англ.: *Kurbatova, S.A.* Crustaceans and rotifers in the predatory feeding of *Utricularia* / S.A. Kurbatova, I.Y. Yershov // *Inland Water Biology*. – 2009. – Vol. 2, No. 3. – P. 271–275. – DOI: 10.1134/S1995082909030122].

Куркин, К.А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов / К.А. Куркин // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79, №1. – С. 3–13.

Куркин, К.А. Луговой тип растительности и его отграничение от других типов / К.А. Куркин // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81, №1. – С. 12–20.

Курьина, И.В. Экология раковинных амёб олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири как индикаторов водного режима / И.В. Курьина // Известия Пензенского гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. – 2011. – №25. – С. 368–375.

Курьина, И.В. Применение зооиндикаторов для реконструкции условий природной среды голоцена в торфяной залежи низинного болота / И.В. Курьина, Е.Э. Веретенникова, Л.В. Залиш [и др.] // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96, №8. – С. 973–986. – DOI: 10.7868/S0044513417080086

Курьина, И.В. Исследование климатических сезонов года и их влияние на компоненты болотного биогеоценоза (на примере олиготрофного болота подтаёжной подзоны Западно-Сибирской равнины) / И.В. Курьина, Л.Б. Филандышева, У.А. Бокова (Булатова) [и др.] // Вестник Томского гос. ун-та. – 2013. – №376. – С. 182–191.

Кутенков, С.А. Болотные экосистемы / С.А. Кутенков // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. – Архангельск, 2006. – С. 57–75.

Кутенков, С.А. Гидрологические и гидрохимические характеристики участков болотных лесов у оз. Нижнее Падозеро (Карелия) / С.А. Кутенков // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 88–94. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10055

Кутенков, С.А. Классификация болотных лесов среднетаёжной подзоны Карелии / С.А. Кутенков // Труды Карельского науч. центра РАН. – Петрозаводск, 2005. – Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. – С. 47–64.

Кутенков, С.А. Компьютерная программа для построения стратиграфических диаграмм состава торфа «Korpi» / С.А. Кутенков // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2013. – №6. – С. 171–176.

Кутенков, С.А. Черноольховые леса Карелии / С.А. Кутенков // Лесоведение. – 2010. – №1. – С. 12–21.

Кутенков, С.А. Эколого-ценотическая структура и динамика болотных лесов Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Кутенков Станислав Анатольевич. – Петрозаводск, 2004. – 23 с.

Кутенков, С.А. Новые находки мхов в Вологодской области. 6 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 3 – Новые бриологические находки. 3 / С.А. Кутенков, М.А. Бойчук, И.Б. Кучеров // Arctoa. – 2014. – Vol. 23. – С. 219–221. [Софронова, Е.В. New bryophyte records. 3 – Новые бриологические находки. 3 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2014. – Vol. 23. – С. 219–238. – DOI: 10.15298/arctoa.23.19].

Кутенков, С.А. Растительность и стратиграфия залежи болотных лесов Вашкинского района Вологодской области / С.А. Кутенков, И.Б. Кучеров, Н.В. Стойкина // Растительность бо-



лот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны: Материалы II Междунар. науч. семинара (г. Минск, 24–25 сентября 2015 г.). – Минск: Колорград, 2015. – С. 67–68.

*Кутенков, С.А.* Особенности растительности и торфяных отложений пойменного болота Равдукорби (Карелия) / С.А. Кутенков, В.Л. Миронов // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. – 2015. – №6(151). – С. 40–47.

*Кутенков, С.А.* Динамика растительности болота Гладкое в верховьях исчезающей реки Ужла (Вологодская область) / С.А. Кутенков, Д.А. Филиппов // Материалы конф. «IX Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – С. 125–129.

*Кутикова, Л.А.* Бделлоидные коловратки фауны России / Л.А. Кутикова // Труды Зоол. ин-та РАН. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. – Т. 305. – С. 1–315.

*Кутикова, Л.А.* Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida) / Л.А. Кутикова. – Ленинград: Наука, 1970. – 744 с.

*Кутова, Т.Н.* Экологическая характеристика растений зоны временного затопления северной части Рыбинского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Кутова Т.Н. – Ленинград, 1958. – 15 с.

*Кутова, Т.Н.* Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища / Т.Н. Кутова // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда, 1957. – Вып. IV. – С. 403–466.

*Кутова, Т.Н.* Сукцессии растительных сообществ в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища / Т.Н. Кутова, С.Ф. Немцева // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Ленинград: Наука, 1980. – №47. – С. 15–20.

*Кухарская, Е.В.* Зоопланктон бассейна реки Чулым: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 – зоология / Кухарская Елена Владимировна. – Томск, 2011. – 20 с.

*Кухарская, Е.В.* Распределение зоопланктона в болотных экосистемах бассейна среднего течения р. Чулым (Томская область) / Е.В. Кухарская, В.Н. Долгин // Вестник Томск. гос. пед. ун-та. – 2009. – Вып. 3(81). – С. 70–76.

*Кучеров, И.Б.* Местонахождения охраняемых видов сосудистых растений в Вашкинском районе Вологодской области / И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2014. – Т. 8, №2. – С. 76–89.

*Кываск, В.* Конъюгаты верховых болот Эстонии / В. Кываск // Ежегодник О-ва естествоиспытателей АН ЭССР. – Таллин, 1972. – Т. 61. – С. 76–85.

*Лазарева, В.И.* Зоопланктон малых озёр Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Лазарева Валентина Ивановна. – Москва, 1991а. – 27 с.

*Лазарева, В.И.* Зоопланктон малых озёр южной Карелии при различном уровне рН и гумификации / В.И. Лазарева // Экология. – 1996. – №1. – С. 33–39.

*Лазарева, В.И.* К вопросу о влиянии экспериментального закисления на состав и структуру доминантных комплексов зоопланктона / В.И. Лазарева // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Санкт-Петербург: Наука, 1995. – №98. – С. 16–22.

*Лазарева, В.И.* Малые озёра Дарвинского заповедника как эталонные экосистемы при изучении процессов закисления поверхностных вод и реакции биоты на ацидификацию / В.И. Лазарева // Антропогенные изменения экосистем малых озёр (причины, последствия, возможность управления). – Санкт-Петербург, 1991б. – Ч. 1. – С. 291–294.

*Лазарева, В.И.* Методические подходы к анализу структуры трофической сети озёр: современное состояние проблемы / В.И. Лазарева // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 185–188.

*Лазарева, В.И.* Особенности экологии ветвистоусых ракообразных в кислотных озёрах юга Вологодской области / В.И. Лазарева // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. – С. 100–114.

*Лазарева, В.И.* Распределение озёрного зоопланктона по градиентам закисления и гумификации / В.И. Лазарева // Биология внутренних вод. – 1998. – №1. – С. 21–28.

*Лазарева, В.И.* Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище / В.И. Лазарева // Биология внутренних вод. – 2004. – №4. – С. 59–68.

*Лазарева, В.И.* Состав и обилие зимнего зоопланктона малых озёр Дарвинского заповедника / В.И. Лазарева // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Ленинград: Наука, 1991в. – №90. – С. 19–24.

*Лазарева, В.И.* Трансформация сообществ зоопланктона малых озёр при закислении / В.И. Лазарева // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр. [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 150–169.

*Лазарева, В.И.* Число видов и таксономическое разнообразие в сообществах зоопланктона малых озёр, подверженных закислению / В.И. Лазарева // Зооценозы водоёмов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия [Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 69(72)]. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. – С. 3–19.

*Лазарева, В.И.* Экология зоопланктона разнотипных водоёмов бассейна Верхней Волги: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 – экология / Лазарева Валентина Ивановна. – Тольятти, 2009. – 33 с.

*Лазарева, В.И.* Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трёх небольших озёрах с различным уровнем закисления вод: зоопланктон / В.И. Лазарева, Н.Н. Жгарева, В.А. Гусаков, В.К. Иванов // Биология внутренних вод. – 2003а. – №1. – С. 49–57.

*Лазарева, В.И.* Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трёх небольших

озёрах с различным уровнем закисления вод: зообентос и литоральные зооценозы / В.И. Лазарева, Н.Н. Жгарева, В.А. Гусаков, В.К. Иванов // Биология внутренних вод. – 2003б. – №4. – С. 73–84.

*Лазарева, В.И.* Геосистемы водосборов и формирование химического состава вод малых болотных озёр, подверженных влиянию закисления / В.И. Лазарева, В.Т. Комов // Водные ресурсы. – 1998. – №6. – С. 683–693. [то же на англ.: *Lazareva, V.I.* Watershed geosystems and the formation of water chemical composition in small bog lakes subject to acidification / V.I. Lazareva, V.T. Komov // Water Resources. – 1998. – Vol. 25, No 6. – P. 628–638.].

*Лазарева, В.И.* Влияние водного питания на химический состав вод, трофический статус и уровень закисления болотных озёр / В.И. Лазарева, В.Т. Комов, И.К. Степанова // Биология внутренних вод. – 1998. – №3. – С. 52–59.

*Лазарева, В.И.* Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет / В.И. Лазарева, И.М. Лебедева, Н.К. Овчинникова // Биология внутренних вод. – 2001. – №4. – С. 62–73.

*Лазарева, В.И.* Особенности продуцирования и деструкции органического вещества в болотных озёрах, испытывающих воздействие кислотных атмосферных осадков / В.И. Лазарева, Н.М. Минеева, Н.А. Лаптева [и др.] // Биология внутренних вод. – 2000а. – №2. – С. 81–93.

*Лазарева, В.И.* Органическое вещество и особенности распределения биогенных элементов в болотных озёрах, подверженных антропогенному закислению: азот и фосфор / В.И. Лазарева, И.К. Степанова, В.Т. Комов // Биология внутренних вод. – 2000б. – №1. – С. 118–124.

*Лазарева, В.И.* Органическое вещество и особенности распределения биогенных элементов в болотных озёрах, подверженных антропогенному закислению: Органическое вещество / В.И. Лазарева, И.К. Степанова, В.Т. Комов // Биология внутренних вод. – 1999. – №1–3. – С. 101–107.

*Лаптева, Н.А.* Микрофлора и микробиологические процессы в кислотных озёрах Дарвинского заповедника / Н.А. Лаптева, В.А. Гаврилова // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр. [Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 99–114.

*Лапшина, Е.Д.* Болота юго-востока Западной Сибири (ботаническое разнообразие, история развития и динамика накопления углерода в голоцене): автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Лапшина Елена Дмитриевна. – Томск, 2004. – 40 с.

*Лапшина, Е.Д.* К экологической оценке современного состояния и истории развития речных пойм / Е.Д. Лапшина // Сибирский экологический журнал. – 1995. – Т. 2, №4. – С. 297–304.

*Лапшина, Е.Д.* Растительность болот юго-востока Западной Сибири / Е.Д. Лапшина. – Ханты-Мансийск, 2010. – 184 с. + 9 л. вкл.

*Лапшина, Е.Д.* Структура и динамика болот поймы реки Оби (на юге Томской области): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Лапшина Елена Дмитриевна. – Томск, 1987. – 18+2 с.

*Лапшина, Е.Д.* Флора болот юго-востока Западной Сибири / Е.Д. Лапшина. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2003. – 296 с. + 8 л. вкл.

*Лапшина, Е.Д.* Влияние увлажнённости климата на развитие болот в голоцене / Е.Д. Лапшина, Е.А. Заров // Материалы конф. «IX Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – С. 141–144.

*Ларгин, И.Ф.* Качественная характеристика торфа и торфяных залежей / И.Ф. Ларгин // Справочник по торфу. – Москва: Недра, 1982. – С. 6–40.

*Ларгин, И.Ф.* Исследование состава и свойств торфяно-болотных вод в целях охраны окружающей среды / И.Ф. Ларгин, Н.В. Лавров // Методы изучения болот и их охрана (Материалы конф.). – Вильнюс: Мокслас, 1986. – С. 53–57.

*Ласточкин, Д.А.* Группировки *Oligochaeta* и *Soropoda* / Прибрежные сообщества Валдайского озера / Д.А. Ласточкин // Записки Гос. гидролог. ин-та. – Л., 1927. – Т. 1. – С. 163–168.

*Ласточкин, Д.А.* Пути эволюции пойменных водоёмов / Д.А. Ласточкин // Доклады АН СССР. Н.с. – 1945. – Т. 49, №3. – С. 223–226.

*Лебедева, Н.В.* Развитие болотных массивов подножий склонов и их водопроводящей сети на примере болот Корзинской низины / Н.В. Лебедева // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. – Вып. XV. – С. 49–57.

*Лебедева, Н.В.* Связь растительного покрова с внутренней водопроводящей сетью болотных массивов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Лебедева Надежда Васильевна. – Ленинград, 1952. – 18 с.

*Лебедева, Н.В.* Связь растительного покрова с движением воды в болотных массивах / Н.В. Лебедева // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42, №4. – С. 635–639.

*Левандовски, К.* Предварительная характеристика стрекоз (*Odonata*) болота Целау / К. Левандовски // Флора и фауна болота Целау: Тез. докл. междунар. науч. конф. – Калининград, 1996. – С. 22–24 (рус.) + 47–49 (англ.).

*Левашов, А.Н.* Евтрофные напорного грунтового питания болота Верховажского района как места локализации популяций редких растений / А.Н. Левашов, Н.Н. Жукова // Сетевое взаимодействие учреждений образования Вологодской области: направления и результаты естественнонауч. исследований: сб. ст. – Вологда: Древности Севера, 2016. – С. 44–50.

*Левашов, А.Н.* Находки редких и охраняемых сосудистых растений в вологодской части бассейна реки Вага / А.Н. Левашов, Н.Н. Жукова, А.Ю. Романовский [и др.] // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2019. – Т. 13, №3. – С. 253–275. – DOI: 10.24411/2072-8816-2019-10052

*Левашов, А.Н.* Орхидные Верховажского района Вологодской области: состояние изученности и вопросы охраны / А.Н. Левашов, Н.Н. Жукова, А.Б. Чхобадзе, Д.А. Филиппов // Научное обозрение. Биологические науки. – 2020. – №3. – С. 30–37. – DOI: 10.17513/srbs.1192

*Левашов, А.Н.* Сосудистые растения долин рек Кема и Унжа (Вологодская область) / А.Н. Левашов, А.Ю. Романовский, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2021. – Вып. 93(96). –

С. 60–83. – DOI: 10.47021/0320-3557-2021-60-83

*Левашов, А.Н.* Находки редких и охраняемых сосудистых растений в вологодской части бассейна реки Кубены / А.Н. Левашов, А.Ю. Романовский, Д.А. Филиппов // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2023. – Т. 17, №1. – С. 35–68. – DOI: 10.24412/2072-8816-2023-17-1-35-68

*Левашов, А.Н.* Мониторинг болот / А.Н. Левашов, Т.А. Сулова, Л.Г. Шестакова // Комплексная экол. практика школьников и студентов. – Санкт-Петербург: Крисмас+, 2002. – С. 50–76.

*Левкина, Л.М.* Альгофлора верхового болота Волковское Московской области / Л.М. Левкина, Т.П. Сизова, Г.Д. Успенская // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. – 1984. – №3. – С. 39–42.

*Леонов, М.М.* Видовое разнообразие и морфология солнечников (Heliozoa) водоёмов и водотоков Европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 – зоология / Леонов Михаил Михайлович. – Москва, 2012. – 26 с.

*Леонов, М.М.* Солнечники (Heliozoa, Sarcodina, Protista) пресных и морских вод Европейской России: видовой состав, морфология, распространение / М.М. Леонов // Биология внутренних вод. – 2010. – №4. – С. 54–66. [то же на англ.: *Leonov M.M.* Heliozoans (Heliozoa, Sarcodina, Protista) of fresh and marine waters of the European part of Russia: Species composition, morphology, and distribution // *Inland Water Biology*. – 2010. – Vol. 3, No. 4. – P. 344–355. – DOI: 10.1134/S1995082910040073].

*Леонов, М.М.* Фауна солнечников водоёмов и водотоков лесостепи Среднерусской возвышенности / М.М. Леонов // Биология внутренних вод. – 2009. – №1. – С. 8–14. [то же на англ.: *Leonov, M.M.* Heliozoan fauna of waterbodies and watercourses of the Central Russian Upland forest-steppe / М.М. Leonov // *Inland Water Biology*. – 2009. – Vol. 2, No. 1. – P. 6–12. – DOI: 10.1134/S1995082909010027].

*Леонов, М.М.* Солнечники (Centrohelida, Actinophryida) сфагновых болот Центральной России / М.М. Леонов, А.П. Мыльников // Вестник зоологии. – 2009. – Т. 43, №3. – С. 199–207.

*Леонов, М.М.* Центрохелидные солнечники из южной Карелии / М.М. Леонов, А.П. Мыльников // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, №5. – С. 515–523.

*Леонтьев, А.М.* К экологии сфагновых мхов на северо-западных берегах Рыбинского водохранилища / А.М. Леонтьев // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда, 1956. – Вып. III. – С. 3–26.

*Леострин, А.В.* Дополнения к флоре Европейской части России / А.В. Леострин, А.А. Ефимова, Г.Ю. Конечная [и др.] // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2018. – №8. Сер. Биogeография. – С. 15–25. – DOI: 10.17076/bg741

*Липатова, В.В.* Растительность пойм / В.В. Липатова // Растительность европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1980. – С. 346–372.

*Лисс, О.Л.* Типы зарастания озёрных котловин на северо-западе Московской области / О.Л. Лисс // Науч. докл. высш. школы. Биологические науки. – 1967. – №8. – С. 77–83.

*Лиштван, И.И.* Физические процессы в торфяных залежах / И.И. Лиштван, Е.Т. Базин, В.И. Косов. – Минск.: Наука и техника, 1989. – 284 с.

*Лиштван, И.И.* Основные свойства торфа и методы их определения / И.И. Лиштван, Н.Т. Король. – Минск.: Наука и техника, 1975. – 320 с.

*Лиштван, И.И.* Гидрохимические исследования торфяных месторождений верхового типа / И.И. Лиштван, А.М. Мамцис, В.П. Петрухин // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 207–213.

*Лобуничева, Е.В.* Зарослевый зоопланктон некоторых малых озёр Вологодской области / Е.В. Лобуничева // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 188–192.

*Лобуничева, Е.В.* Зоопланктон как кормовая база рыб малых озёр Вологодской области / Е.В. Лобуничева // Материалы Ежегод. смотров-сессий аспирантов и молодых учёных по отраслям науки: Естеств. и физико-мат. науки (21 ноября 2007 г.). – Вологда, 2007. – С. 76–83.

*Лобуничева, Е.В.* Зоопланктон малых водоёмов разных ландшафтов Вологодской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология, 03.00.18 – гидробиология / Лобуничева Екатерина Валентиновна. – Борок, 2009. – 20 с.

*Лобуничева, Е.В.* Зоопланктон малых озёр с заболоченными водосборами (Вологодская область) / Е.В. Лобуничева // Биология внутренних вод: тез. докл. XIV Шк.-конф. молодых учёных (Борок, 26–30 октября 2010 г.). – Борок, 2010а. – С. 29–30.

*Лобуничева, Е.В.* Пространственная структура зоопланктона малых озёр Коношско-Верхневажского ландшафта Вологодской области / Е.В. Лобуничева // Экология водных беспозвоночных: Сб. материалов Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Борок, ИБВВ РАН, 30 октября – 2 ноября 2010 г. – Ярославль: Принтхаус, 2010б. – С. 189–192.

*Лобуничева, Е.В.* Оценка экологического состояния малых водоёмов: Учебное пособие / Е.В. Лобуничева, М.Я. Борисов, И.В. Филоненко, Д.А. Филиппов. – Вологда: Б.и., 2013. – 218 с.

*Лобуничева, Е.В.* Особенности влияния пузырчатки средней (*Utricularia intermedia* Hayne) на структуру приозёрных болотных сообществ Вологодской области (на примере малых озёр национального парка «Русский Север») / Е.В. Лобуничева, А.А. Михайлова, В.Л. Зайцева // Эколого-геогр. исследования природных объектов России и сопредельных государств: Материалы всерос. (с междунар. участием) конф. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2014. – С. 72–77.

*Лобуничева, Е.В.* Зоопланктон внутриболотных первичных озёр Шиченгского болота (Вологодская область) / Е.В. Лобуничева, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 95–100. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10056

*Лобуничева, Е.В.* Зоопланктон мочажин печорско-онежских олиготрофных болот (Воло-

годская область) / Е.В. Лобуничева, Д.А. Филиппов // Вестник Томского гос. пед. ун-та. – 2009. – Вып. 3(81). – С. 82–86.

*Лобуничева, Е.В.* Зоопланктон пойменных болот и рек северо-запада Вологодской области / Е.В. Лобуничева, Д.А. Филиппов // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. – 2012. – Т. 18, №5. – С. 9–13.

*Лобуничева, Е.В.* О зоопланктоне пойменных болот северо-запада Вологодской области / Е.В. Лобуничева, Д.А. Филиппов // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: Материалы докл. II Всерос. конф. с междунар. участием (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 8–12 апреля 2013 г.). – Сыктывкар, 2013. – С. 132–134.

*Лоопман, А.* О ландшафтно-экологических условиях в грядово-мочажинных комплексах выпуклых олиготрофных болот / А. Лоопман, А. Пайдла // Известия АН ЭстССР. – 1981. – Т. 30. Биология. №1. – С. 62–73.

*Лопатин, В.Д.* «Гладкое» болото (Торфяная залежь и болотные фации) / В.Д. Лопатин // Очерки по растительному покрову СССР. Сб. 1 [Учён. записки Ленингр. гос. ун-та им. А.А. Жданова. №166. Сер. геогр. наук. Вып. 9]. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. – С. 95–181.

*Лопатин, В.Д.* Зависимость значения рН и хода оттаивания от растительности и микрорельефа на верховом болоте / В.Д. Лопатин // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. геологии и географии. – 1956а. – Вып. 2, №12. – С. 86–98.

*Лопатин, В.Д.* Закономерности развития болот и лугов и их связь с режимом влажности почвы: докл. ... докт. биол. наук по совокупности опубл. работ / Лопатин Валентин Данилович. – Петрозаводск, 1971. – 52 с.

*Лопатин, В.Д.* О методике полевого изучения биогеоценоза и анализа полученных данных / В.Д. Лопатин // Экология. – 1988. – №1. – С. 23–28.

*Лопатин, В.Д.* О наиболее существенных экологических особенностях болот / В.Д. Лопатин // Экология. – 1997. – №6. – С. 419–422.

*Лопатин, В.Д.* О некоторых общих вопросах болотоведения / В.Д. Лопатин // Болота Европейского Севера СССР. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. – С. 5–17.

*Лопатин, В.Д.* О новой трактовке определения болота / В.Д. Лопатин // Экология. – 1986. – №1. – С. 70–72.

*Лопатин, В.Д.* О новом определении болота / В.Д. Лопатин // Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. – С. 41–48.

*Лопатин, В.Д.* Растительные ассоциации и фации болота «Чистый мох» / В.Д. Лопатин // Учён. записки Ленингр. гос. ун-та. Сер. геогр. наук. – Ленинград, 1956б. – Т. 213, вып. 11. – С. 240–256.

*Лоскутова, О.А.* Биоразнообразие беспозвоночных и водорослей в озёрах болотного заказника «Океан» / О.А. Лоскутова, Л.Г. Хохлова, Е.Н. Патова [и др.] // Известия Самарского

научного центра РАН. – 2010. – Т. 12, №1(4). – С. 957–962.

*Лукашук, А.О.* Водные полужесткокрылые (Hemiptera: Heteroptera) водоёмов верховых болот Березинского биосферного заповедника / А.О. Лукашук // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 101–104. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10047

*Лукин, Е.И.* Пиявки пресных и солоноватых водоёмов / Е.И. Лукин // Фауна СССР. Пиявки. Т. 1. – Ленинград: Наука, 1976. – С. 1–484.

*Лукина, Е.В.* Растительность всплывших торфяников Горьковского водохранилища / Е.В. Лукина // Учён. записки Горьковского ун-та. Сер. биология. – Горький, 1974. – Вып. 157. – С. 30–40.

*Лукницкая, А.Ф.* Дополнительные данные к флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematorphyceae) Мшинской болотной системы (Ленинградская область) / А.Ф. Лукницкая // Новости систематики низших растений. – 2012. – Т. 46. – С. 52–59.

*Лукницкая, А.Ф.* К флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematorphyceae) некоторых болот и заболоченных территорий Карельского перешейка (Ленинградская область, Россия) / А.Ф. Лукницкая // Новости систематики низших растений. – 2010. – Т. 44. – С. 81–89.

*Лукницкая, А.Ф.* К флоре пресноводных зелёных водорослей (Streptophyta, Zygnematorphyceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области (заказники «Котельский» и «Болото Ламмин-Суо») / А.Ф. Лукницкая // Новости систематики низших растений. – 2007. – Т. 41. – С. 33–40.

*Лукницкая, А.Ф.* Предварительные данные к флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematorphyceae) Мшинской болотной системы (Ленинградская область) / А.Ф. Лукницкая // Новости систематики низших растений. – 2011. – Т. 45. – С. 50–58.

*Лукницкая, А.Ф.* Пресноводные зелёные водоросли (Chlorophyta, Zygnematorphyceae) в экосистемах особо охраняемых природных территорий северо-запада России / А.Ф. Лукницкая // Новости систематики низших растений. – 2005. – Т. 39. – С. 44–51.

*Лыч, Н.* Гороховское болото Шекснинского района / Н. Лыч // Мир через культуру: Шексна. Сб. детских исслед. работ обл. краевед. олимпиады. – Вологда-Молочное, 2010. – С. 98–104.

*Львов, Ю.А.* Торфяное болото как система болотных фаций / Ю.А. Львов // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. – 1977. – №9. – С. 97–103.

*Львов, Ю.А.* Кусково-Каракольская группа болот поймы р. Чулыма / Ю.А. Львов, В.А. Базанов, Е.Я. Мульдьяров, С.В. Шумкова // Вопросы биологии. – Томск, 1973. – С. 98–108.

*Маевский, П.Ф.* Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. испр. и доп. / П.Ф. Маевский. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. – 635 с.

*Мазей, Ю.А.* Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в северотаёжном сосново-сфагновом болоте (Карелия, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2009. – Т. 114, №6. – С. 15–23.

*Мазей, Ю.А.* Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагновом боло-



те на начальном этапе его становления / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова // Известия РАН. Сер. биол. – 2007. – №6. – С. 738–747.

*Мазей, Ю.А.* Структура сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте (Среднее Поволжье, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова // Поволжский экологический журнал. – 2008. – №1. – С. 39–47.

*Мазей, Ю.А.* Видовой состав и структурная дифференциация сообщества раковинных амёб в пределах ровной сфагновой сплавины заболачивающегося озера в северной тайге (Карелия, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова, А.Н. Цыганов, В.А. Чернышов // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. Сер. Естеств. науки. – 2009а. – №14(18). – С. 64–72.

*Мазей, Ю.А.* Структура сообщества раковинных амёб в грядово-озерковом болотном комплексе северной тайги (Карелия, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова, А.Н. Цыганов, В.А. Чернышов // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2010. – Т. 12, №1. – С. 99–102.

*Мазей, Ю.А.* Структура сообщества раковинных амёб в сфагновой сплаvine северотаёжного болота (Карелия, Россия) / Ю.А. Мазей, О.А. Бубнова, В.А. Чернышов // Поволжский экол. журн. – 2009б. – №2. – С. 115–124.

*Мазей, Ю.А.* Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых градиентов в сфагновом болоте, восстанавливаемом после выработки торфа / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов // Поволжский экологический журнал. – 2007. – №1. – С. 24–33.

*Мазей, Ю.А.* Пресноводные раковинные амёбы / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 300 с.

*Мазей, Ю.А.* Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагновом болоте на севере Карелии (Прибеломорская низменность) / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов, О.А. Бубнова // Зоологический журнал. – 2009в. – Т. 88, №7. – С. 771–782.

*Мазей, Ю.А.* Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных амёб мохового болота в Среднем Поволжье / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов, О.А. Бубнова // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, №10. – С. 1155–1167.

*Мазинг, В.В.* Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении / В.В. Мазинг // Типы болот СССР и принципы их классификации. – Ленинград: Наука, 1974. – С. 6–12.

*Мазинг, В.В.* К классификации элементов гидрографической сети верховых болот / В.В. Мазинг // Учён. записки Тартуского гос. ун-та. – Тарту, 1963. – Вып. 145. Труды по ботанике, 7. Докл. совещ. по геобот. исследованию болот Северо-Запада СССР. – С. 253–257.

*Мазинг, В.В.* Некоторые вопросы крупномасштабного картирования растительности / В.В. Мазинг // Принципы и методы геоботанического картографирования. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 47–53 + 1 л. вкл.

*Мазинг, В.В.* Немецко-английско-шведско-финско-эстонско-русский терминологический словарь по болотоведению / В.В. Мазинг. – Тарту, 1960. – 110 с.

*Мазинг, В.В.* О функциональной структуре растительности (на примере верховых болот) /

В.В. Мазинг // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 3. – С. 57–63.

*Мазинг, В.В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова / В.В. Мазинг // Известия АН ЭССР. Сер. биол. наук. – 1965. – Вып. 1. – С. 98–111.

*Мазинг, В.В.* Пожары на верховых болотах и смены растительности на болотных гарях / В.В. Мазинг // Учён. записки Тартуского ун-та. – Тарту, 1960. – №93. – С. 96–122.

*Мазинг, В.В.* Принципы и единицы классификации растительности верховых болот / В.В. Мазинг // Учён. записки Тартуского ун-та. – Тарту, 1958. – Вып. 64. – С. 63–101.

*Мазинг, В.В.* Структурная организация болот / В.В. Мазинг // Чтения памяти В.Н. Сукачёва: XI: Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование. – Москва: Наука, 1994. – С. 38–60.

*Мазинг, В.В.* Структурные уровни растительного покрова / В.В. Мазинг // Учён. записки Тартуского ун-та. – 1988. – Вып. 812. – С. 122–141.

*Мазинг, В.В.* Что такое структура биогеоценоза / В.В. Мазинг // Проблемы биогеоэкологии. – Москва: Наука, 1973. – С. 148–157.

*Мазуренко, М.Т.* Бриофилы – специальная экологическая группа растений / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1989. – Т. 94, вып. 4. – С. 64–73.

*Макарёноква, Н.Н.* О водорослях болота в нижнем течении р. Илеза (Тарногский район, Вологодская область) / Н.Н. Макарёноква, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 105–109. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10032

*Маковский, В.И.* Растительность и стратиграфия торфяной залежи болот в окрестностях озёр Большое Миассово, Большой и Малый Таткуль (Ильменский заповедник) / В.И. Маковский // Биогеоэкологические исследования на Южном Урале. – Свердловск, 1978. – Вып. 108. – С. 35–52.

*Максимов, А.И.* Экология сфагновых мхов-торфообразователей болот Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Максимов Анатолий Иванович. – Ленинград, 1991. – 17 с.

*Максимов, А.И.* Геохимическая характеристика торфяных залежей / А.И. Максимов, Г.Ф. Егорова, В.А. Степаненкова, Т.А. Ширяева // Методы исследований болотных экосистем таёжной зоны. – Ленинград: Наука, 1991. – С. 97–110.

*Максимова, Т.А.* Влияние небольших доз удобрений на растительность осоково-сфагнового болота / Т.А. Максимова, В.Ф. Юдина // Экология. – 1999. – №6. – С. 416–420.

*Максутова, Н.К.* Ландшафтный мониторинг охраняемых природных территорий: Учеб.-метод. пособие / Н.К. Максимова, Е.А. Скупинова. – Вологда: Полиграфист, 2003. – 117 с.

*Малащук, А.А.* Постпирогенная динамика растительного покрова болота Барское (Вологодский район) / А.А. Малащук // Молодые исследователи – регионам: Материалы междунар. науч. конф. – Вологда: Изд. ВоГТУ, 2014. – Т. II. – С. 94–96.

*Малик, Л.К.* Роль современной речной сети в прогрессирующем заболачивании террито-

рии / Л.К. Малик // Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири. – Москва, 1977. – С. 104–123.

*Мальцюс, Ю.В.* Индикаторное значение растительности низинных болот восточной Литвы при определении некоторых физико-агрохимических свойств почвы: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Мальцюс Ю.В. – Вильнюс, 1974. – 46 с.

*Мануйлова, Е.Ф.* Ветвистоусые рачки фауны СССР / Е.Ф. Мануйлова. – Москва–Ленинград: Наука, 1964. – 326 с.

*Мануйлова, Е.Ф.* Влияние дистрофности водоёма на фауну Cladocera / Е.Ф. Мануйлова // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Труды Первой науч. сессии Карело-Финского гос. ун-та. 12–15 мая 1947 г. Вып. II. Секции биол., хим. и физ.-матем. наук. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1949. – С. 86–93.

*Марков, Е.С.* Мелиорация заболоченных пойм / Е.С. Марков. – Москва, 1958. – 117 с.

*Марков, К.К.* О колебаниях уровня Ладожского и Онежского озёр в послеледниковое время / К.К. Марков, В.С. Порецкий, Е.В. Шляпина // Труды Комиссии по изучению четвертичного периода. – Ленинград, 1934. – Т. 4, вып. 1. – С. 71–113.

*Мартыненко, Н.А.* Коллекция культур десмидиевых водорослей болот Пермского края / Н.А. Мартыненко // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 110–114. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10033

*Мартышев, Ф.Г.* Разведение рыбы в торфяных карьерах / Ф.Г. Мартышев. – М.: Советская наука, 1957. – 134 с.

*Масленников, П.В.* Видовое разнообразие пресноводных моллюсков различных типов пойменных и болотных озёр бассейна реки Чулым (Средняя Обь) [Электронный ресурс] / П.В. Масленников, В.Н. Долгин // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – №3. – Режим доступа: <http://science-education.ru/ru/article/view?id=13615> (дата обращения: 30.05.2016).

*Маслов, А.А.* Динамика древостоя и нижних ярусов на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: концептуальная модель процессов в масштабе десятилетий / А.А. Маслов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2001б. – Т. 106, вып. 4. – С. 71–77.

*Маслов, А.А.* Динамика соснового древостоя на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: вспышка большого соснового лубоеда и её причины / А.А. Маслов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2001а. – Т. 106, вып. 3. – С. 45–51.

*Маслов, Б.С.* Гидрология торфяных болот / Б.С. Маслов. – Москва: Россельхозакадемия, 2009. – 265 с.

*Матвієнко, О.М.* Загальні відомості про Клюквене болото / О.М. Матвієнко // Учені записки Харківського державного університету ім. О.М. Горького. – Харків, 1938. – Кн. 14. Труды Н.-Д. Института Ботаники. Т. III. – С. 29–70.

*Матвеев, В.И.* К 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности профессора Игоря Михайловича Распопова / В.И. Матвеев, В.В. Соловьева, С.В. Саксонов // Самарская Лука. – 2008. – Т. 17, №1(23). – С. 161–183.

*Матвиенко, А.М.* Золотистые водоросли / А.М. Матвиенко. – Москва: Советская наука, 1954. – 188 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3).

*Матей, В.Е.* Морфология жаберного аппарата рыб из кислотных озёр / В.Е. Матей, Ч.Х. Джаго, Т.А. Хайнс // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – СПб.: Наука, 1994. – С. 213–228.

Материалы наблюдений болотных станций за 1973 г. Вып. 1 / под ред. И.П. Фоминой. – Ленинград: Изд. Сев.-Зап. упр. Гидрометеослужбы, 1974. – 591 с.

*Матюшенко, В.П.* О геоботанических основах гидрологии торфяных болот / В.П. Матюшенко // Труды Науч.-исслед. торфяного ин-та. – 1934. – Вып. 14. – С. 182–201.

*Маяметс, А.А.* Растительность озёр, расположенных в районе с. Ныва (Северо-Западная Эстония) / А.А. Маяметс // Растительный покров водно-болотных угодий Приморской Прибалтики. – Таллин, 1986. – С. 87–107.

*Медведева, М.А.* Возможности различных многоспектральных спутниковых данных для оценки состояния неиспользуемых пожароопасных и обводняемых торфоразработок / М.А. Медведева, А.Е. Возбранная, А.А. Сирин, А.А. Маслов // Исследование Земли из космоса. – 2017. – №3. – С. 76–84. – DOI: 10.7868/S0205961417020051

*Мелентьева, Н.В.* Химический состав вод лесных болот / Н.В. Мелентьева // Гидроморфные лесо-болотные комплексы. – Красноярск: Изд. ИЛиД СО АН СССР, 1986. – С. 50–62.

*Мельянцева, В.Г.* Влияние дистрофикации водоёма на ихтиофауну / В.Г. Мельянцева // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Труды Первой науч. сессии Карело-Финского гос. ун-та. 12–15 мая 1947 г. Вып. II. Секции биол., хим. и физ.-матем. наук. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1949. – С. 115–122.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / гл. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. – Москва: Наука, 1975. – 240 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Бактериопланктон и его продукция / сост. А.П. Романова, М.В. Фурсенко. – Ленинград, 1984. – 22 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зообентос и его продукция / сост. А.А. Салазкин, А.Ф. Алимов, Н.П. Финогонова, Г.Г. Винберг. – Ленинград, 1983. – 51 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция / сост. А.А. Салазкин, М.Б. Иванова, В.А. Огородникова. – Ленинград, 1982. – 34 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Фитопланктон и его продукция / сост. Г.М. Лаврентьева, В.В. Бульон. – Ленинград, 1981. – 32 с.

Методическое руководство по типологическому дешифрированию торфяных месторождений / сост. В.В. Янушевский. – Москва., 1967. – 86 с.

Методы исследований болотных экосистем таёжной зоны. – Ленинград: Наука, 1991. – 128 с.

Методы исследования торфяных болот. Ч. 1. Полевое исследование / под ред. М.И. Нейштадта. – Москва, 1939а. – 171 с. [Труды Центр. торф. опытной станции. Т. V].

Методы исследования торфяных болот. Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы / под ред. М.И. Нейштадта. – Москва, 1939б. – 319 с. [Труды Центр. торф. опытной станции. Т. VI].

*Метс, Л.* Всплывание дна в озерах грядово-озеркового комплекса / Л. Метс // Учён. записки Тартуского гос. ун-та. – Тарту, 1963. – Вып. 145. Труды по ботанике, 7. Докл. совещ. по геобот. исследованию болот Северо-Запада СССР. – С. 264–269.

*Метс, Л.* О движении воды и развитии микрорельефа в грядово-озерковом комплексе верховых болот / Л. Метс // Учён. записки Тартуского ун-та. – Тарту, 1978. – №440. – С. 46–55.

*Метс, Л.Я.* Колебание верхних слоёв сфагнового болота в зависимости от осадков / Л.Я. Метс // Природа болот и методы их исследований. – Ленинград.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. – С. 213–217.

*Минаева, Т.Ю.* Вклад пространственного варьирования популяционных характеристик сосудистых растений в динамику растительности верховых болот / Т.Ю. Минаева // Материалы конф. «IX Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – С. 161–164.

*Минаева, Т.Ю.* Особенности биологии семенного размножения некоторых видов однодольных болотных растений / Т.Ю. Минаева // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, №4. – С. 482–495.

*Минаева, Т.Ю.* Биологическое разнообразие болот и изменение климата / Т.Ю. Минаева, А.А. Сирин // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131, №4. – С. 393–406. [то же на англ.: *Minaeva, T.Yu.* Peatland biodiversity and climate change / T.Yu. Minaeva, A.A. Sirin // *Biology Bulletin Reviews*. – 2012. – Vol. 2, No. 2. – P. 164–175. – DOI: 10.1134/S207908641202003X].

*Минаева, Т.Ю.* Торфяные пожары - причины и пути предотвращения / Т.Ю. Минаева, А.А. Сирин // Наука и промышленность. – 2002. – №9. – С. 3–8.

*Минеева, Н.М.* Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги / Н.М. Минеева. – Ярославль: Принтхаус, 2009. – 277 с.

*Минеева, Н.М.* Пигментные характеристики фитопланктона малых лесных озёр как показатели кислотных условий / Н.М. Минеева // Оценка продуктивности фитопланктона. – Новосибирск: Наука, 1993. – С. 124–130.

*Минеева, Н.М.* Продукционные характеристики фитопланктона озёр Дарвинского заповедника / Н.М. Минеева // Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 43–64.

*Минкина, Ц.И.* Опыт применения пыльцевого анализа к изучению динамики развития торфяной залежи / Ц.И. Минкина // Труды конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. –

Москва: Изд. МГУ, 1950. – С. 235–249.

*Миркин, Б.М.* Вопросы динамики биогеоценозов речных пойм / Б.М. Миркин // Бюл. МО-ИП. Отд. биол. – 1967. – Т. 72, вып. 2. – С. 56–65.

*Миркин, Б.М.* Закономерности развития растительности речных пойм / Б.М. Миркин. – Москва, 1974. – 174 с.

*Миркин, Б.М.* Сукцессии растительности речных пойм (Вопросы классификации смен и основные направления статистического анализа) / Б.М. Миркин // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55, №10. – С. 1405–1418.

*Миркин, Б.М.* Фитоценология: принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – Москва: Наука, 1978. – 212 с.

*Миркин, Б.М.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – Москва: Наука, 1989. – 223 с.

*Миронов, В.Л.* Об экстремальных условиях вегетации *Sphagnum majus* в болотных топях Карелии / В.Л. Миронов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 115–118. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10057

*Миронов, В.Л.* Растительный покров и динамика приозёрного болота у оз. Логмозеро (Южная Карелия) / В.Л. Миронов // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2012а. – Т. 14, №1–5. – С. 1324–1327.

*Миронов, В.Л.* Специфика приозёрных болот у Верхнего и Нижнего Падозера (средняя тайга) / В.Л. Миронов // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2012б. – №1. – С. 132–137.

*Миронов, В.Л.* Травяные ассоциации приозёрных болот Южной Карелии / В.Л. Миронов, О.Л. Кузнецов // Учёные записки Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Ест. и техн. науки. – 2011. – №6(119). – С. 24–27.

*Михайлова, А.А.* Питание *Utricularia intermedia* Наупе в приозёрных болотных сообществах национального парка «Русский Север» (Вологодская область) / А.А. Михайлова, В.Л. Зайцева // Ломоносов-2014: XXI Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных. Секция «Биология». 7–14 апреля 2014 г.: Тез. докл. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2014. – С. 123.

*Михайлова, А.А.* Сезонная динамика питания *Utricularia intermedia* Наупе в приозёрных болотных сообществах национального парка «Русский Север» (Вологодская область) / А.А. Михайлова, В.Л. Зайцева, Е.В. Лобуничева // Наука, образование, общество: проблемы и перспективы развития: Сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. 28 февраля 2014 г. – Тамбов: Изд-во ТРОО «Бизнес-Наука-Общество», 2014. – Ч. 9. – С. 76–78.

*Моисеенко, Т.И.* Влияние закисления на водные экосистемы / Т.И. Моисеенко // Экология. – 2003. – №2. – С. 110–119. [то же на англ.: *Moiseenko, T.I.* Effects of acidification on aquatic ecosystems / T.I. Moiseenko // Russian Journal of Ecology. – 2003. – Vol. 36, No. 2. – P. 93–102. – DOI: 10.1007/s11184-005-0017-y].

*Моисеенко, Т.И.* Закисление и сопряжённое поведение химических элементов вод /

Т.И. Моисеенко // Геохимия. – 2005. – №10. – С. 1120–1127. [то же на англ.: *Moiseenko, T.I. Acidification and related behavior of chemical elements in water / T.I. Moiseenko // Geochemistry International. – 2005. – Vol. 43, No. 10. – P. 1028–1035.*].

*Мокшин, П.Ю.* Зоопланктон болотных водоёмов в осенне-весенний период / П.Ю. Мокшин, Е.Н. Животова, А.В. Черевичко // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 119–125. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10048

*Молкин, Г.С.* Всплывание торфа на затопленных болотах при создании водохранилищ / Г.С. Молкин // Труды Ленгидропроекта. Сб. 7. – Ленинград, 1968. – С. 196–209.

*Молкин, Г.С.* О всплывании торфа на Верхнесвирском водохранилище / Г.С. Молкин // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. – Вып. XV. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). – С. 111–117.

*Молкин, Г.С.* О предварительном прогнозировании всплывания торфа и его дрейфа к гидросооружениям / Г.С. Молкин // Труды Ленгидропроекта. Сб. 12. – Ленинград, 1973. – С. 155–167.

*Монаков, А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных / А.В. Монаков. – Москва: Наука, 1998. – 320 с.

*Московченко, Д.В.* Биогеохимические особенности верховых болот Западной Сибири / Д.В. Московченко // География и природные ресурсы. – 2006. – №1. – С. 63–70.

*Мотекайтите, В.П.* Рудерализация болотных фитоценозов под влиянием стоков с мусоросвалок / В.П. Мотекайтите // Вопросы классификации болотной растительности. – Санкт-Петербург: Наука, 1993. – С. 113–118.

*Мульдьяров, Е.Я.* Болота юго-востока Томской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Мульдьяров Емельян Ярушкович. – Томск, 1989. – 17 с.

*Мульдьяров, Е.Я.* Пойменные болота Чулыма и вопросы их рационального использования / Е.Я. Мульдьяров // Проблемы охраны природы Западной Сибири. – Томск, 1980. – С. 38–50.

*Муравьева, Л.В.* Факторы зарастания аквальных торфокарьерных комплексов на территории Верхневолжья / Л.В. Муравьева // Вестник ТвГУ. Сер. География и геоэкология. – 2008. – №5. – С. 43–47.

*Муравьева, Л.В.* Факторы и динамика зарастания аквально-территориальных торфокарьерных комплексов на территории Верхневолжья / Л.В. Муравьева, О.А. Тихомиров // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология. – 2009. – Вып. 13. – С. 200–210.

*Мухин, И.А.* Об инфузориях некоторых внутриболотных водоёмов (болото Алексеевское-1, Вологодская область) / И.А. Мухин, Д.А. Филиппов // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. – 2015. – №11-1. – С. 126–127.

*Мыльников, А.П.* Фауна гетеротрофных жгутиконосцев небольшого заболоченного озера / А.П. Мыльников, Н.Г. Косолапова // Биология внутр. вод. – 2004. – №4. – С. 18–28.

*Нагайцева, Ю.Н.* Влияние скопы *Pandion haliaetus* на биогеоценозы её гнездовых место-

обитаний / Ю.Н. Нагайцева // Русский орнитологический журнал. – 2005а. – Т. 14, вып. 293. – С. 634–642.

*Нагайцева, Ю.Н.* Локальные трансформации почвенного и растительного покрова верховых болот под влиянием жизнедеятельности скопы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Нагайцева Юлия Николаевна. – Москва, 2005б. – 18 с.

*Нагайцева, Ю.Н.* О возможностях ретроспективного мониторинга гнездовой скопы на верховых болотах Дарвинского заповедника / Ю.Н. Нагайцева // Науч. тр. МПГУ. Сер.: Ест. науки. Сб. ст. – Москва: Изд-во «Прометей» МПГУ, 2005в. – С. 448–453.

*Нагайцева, Ю.Н.* Орнитогенные изменения почвы под гнёздами скопы на олиготрофных сфагновых болотах Дарвинского заповедника / Ю.Н. Нагайцева, Д.Ю. Милосердов // Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: Материалы V междунар. конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново, 4–7 февраля 2008 г. – Иваново: Изд-во «Иванов. гос. ун-т», 2008. – С. 131–133.

*Напреенко, М.Г.* Флора и растительность верховых болот Калининградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Напреенко Максим Геннадьевич. – Калининград, 2002. – 24 с.

Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 8. Гидрометеорологические наблюдения на болотах. – Ленинград.: Гидрометеиздат, 1972. – 296 с. [3-е изд., перераб. и доп. – 1990. – 360 с.].

Наставление по гидрографическим исследованиям рек, озёр и болот. Ч. I. Положение, программа, камеральные работы и составление описаний рек, озёр и болот. – Свердловск–Москва: Гидрометеиздат, 1944. – 72 с.

*Негробов, В.В.* Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона / В.В. Негробов, К.Ф. Хмелёв. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1999. – 184 с.

*Нейштадт, М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене / М.И. Нейштадт. – Москва: Изд-во АН СССР, 1957. – 404 с. + 8 л. вкл.

*Нейштадт, М.И.* К семидесятилетию Николая Яковлевича Каца / М.И. Нейштадт // Ботанический журнал. – 1966. – Т. 51, №6. – С. 901–905.

*Нейштадт, М.И.* Новый многоязычный терминологический словарь по торфу / М.И. Нейштадт // Известия АН СССР. Сер. геогр. – 1985. – №3. – С. 138.

*Нейштадт, М.И.* Основные понятия болотоведения / М.И. Нейштадт // Торф. пром-сть. – 1968. – №5. – С. 24–25.

*Нейштадт, М.И.* Геоботанический анализ торфа / М.И. Нейштадт, Г.Н. Эндельман. – Минск: АН БССР, 1935. – 80 с. + 18 л.

*Немцев, В.В.* Птицы / В.В. Немцев // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна Дарвинского заповедника (оперативно-информационный материал). – Москва, 1988. – С. 29–57.

*Немцева, Н.Д.* Динамика растительности болота Большой Мох / Н.Д. Немцева // Материа-



лы юбилейной науч. конф., посвящ. 60-летию Дарвин. гос. природного биосферного заповедника «Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений». – Череповец: Порт-Апрель, 2005. – С. 72–73.

*Немцева, Н.Д.* К вопросу о динамике растительности верховых болот Дарвинского заповедника (на примере болота Большой Мох) / Н.Д. Немцева // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению. – Ленинград, 1991. – С. 57–59.

*Немцева, Н.Д.* Растительность болот Дарвинского заповедника / Н.Д. Немцева // Труды Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. – Череповец, 2006. – Вып. XVI. – С. 209–216.

*Немцева, Н.Д.* Флора болот Дарвинского государственного заповедника. 1. Флора сосудистых растений / Н.Д. Немцева // Флора и растительность Тверской области. – Тверь, 1996. – С. 69–81.

*Неофитова, В.К.* Грибная флора верховой неосушенной залежи торфа и её роль в процессе торфообразования / В.К. Неофитова // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Биология, география и геология. – 1953. – №10. – С. 45–50.

*Неретина, А.Н.* Десмидиевые и диатомовые водоросли олиготрофного болота «Ельничное озеро» (Мордовия, Россия) / А.Н. Неретина, О.Г. Гришуткин // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Материалы Четвёртого Междунар. полевого симп., Новосибирск, 4–17 августа 2014 г. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2014. – С. 90–92.

*Нечаева, Е.Г.* Геохимия болот Южнотаёжного Прииртышья и их ресурсные достоинства Е.Г. Нечаева // География и природные ресурсы. – 1981. – №4. – С. 105–113.

*Нечипорук Т.В.* Технология совместного выращивания карпа и карпокарасёвого гибрида в торфяных карьерах и рыбохозяйственных прудах: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.02.10 – частная зоотехния, технология производства продуктов животноводства / Нечипорук Татьяна Викторовна. – Балашиха, 2017. – 29 с.

*Нешатаев, В.Ю.* Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения / В.Ю. Нешатаев // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71, №4. – С. 429–440.

*Нешатаева, В.Ю.* Растительность полуострова Камчатка: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Нешатаева Валентина Юрьевна. – Санкт-Петербург, 2006. – 62 с.

*Нешатаева, В.Ю.* Растительность болот Южно-Камчатского федерального заказника / В.Ю. Нешатаева, В.Ю. Нешатаев // Растительность России. – 2001. – №2. – С. 58–70.

*Никаноров, А.М.* Гидрохимия / А.М. Никаноров. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1989. – 351 с.

*Никитинский, В.Я.* Жизненный и физико-химический режим торфяного карьера и условия развития в нём личинок *Anopheles maculipennis* / В.Я. Никитинский // Рус. журн. троп. медицины. – 1926. – №3.

*Николаев, В.И.* Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных

болот центральной России и стратегия их сохранения: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.08 – зоология, 03.00.16 – экология / Николаев Валерий Иванович. – Москва, 2006. – 48 с.

*Ниценко, А.А.* Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека / А.А. Ниценко. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. – 51 с.

*Ниценко, А.А.* Краткий курс болотоведения / А.А. Ниценко. – Москва: Высш. школа, 1967а. – 147 с.

*Ниценко, А.А.* О классификации болотных комплексов / А.А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1960. – Т. 45, №11. – С. 1630–1639.

*Ниценко, А.А.* О понятии верхового, низинного и переходного в современном болотоведении / А.А. Ниценко // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Ленинград: Наука, 1972. – С. 17–22.

*Ниценко, А.А.* О происхождении грядово-мочажинного рельефа на болотах / А.А. Ниценко // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Биология. – 1964. – Вып. 4, №21. – С. 75–87.

*Ниценко, А.А.* О терминологии основных понятий болотоведения (Из работ Болотной комиссии Всесоюзного ботанического общества) / А.А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1967б. – Т. 52, №11. – С. 1692–1696.

*Ниценко, А.А.* Основные понятия болотоведения и их классификация / А.А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1962. – Т. 47, №7. – С. 945–956.

*Новаковский, А.Б.* Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Препринт / А.Б. Новаковский. – Сыктывкар, 2004. – 28 с.

*Новиков, С.М.* Болота как гидрологический объект / С.М. Новиков // Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации. – Москва: ГЕОС, 2001. – С. 93–122.

*Новиков, С.М.* К оценке площади болот, заболоченных земель и прогнозных запасов торфа на территории Российской Федерации / С.М. Новиков, Л.И. Усова // Сборник работ по гидрологии. – Санкт-Петербург, 2002. – Вып. 25. – С. 3–10.

*Новиков, С.М.* Новые данные о площади болот и запасах торфа на территории России / С.М. Новиков, Л.И. Усова // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене: Материалы симп. – Петрозаводск, 2000. – С. 49–52.

*Новосёлов, А.С.* Динамика выделения соснового терпентина на торфяных почвах / А.С. Новосёлов. – Вологда: ВоГУ, 2015. – 81 с.

*Новосёлов, А.С.* Водно-болотные угодья Сокольского района Вологодской области / А.С. Новосёлов, В.П. Уханов. – Вологда: ВоГУ, 2020. – 167 с.

*Носков, Н.Ф.* Гидробиологическое исследование торфяных карьеров на месторождениях низинного и верхового типов залежи / Н.Ф. Носков, М.А. Петрова, Р.А. Шахматова // Учён. записки [Горьковский гос. ун-т им. Н.И. Лобачевского]. Сер. биол. Вып. 84. – Горький, 1968. – С. 298–303.

*Носкова, М.Г.* Полевой атлас-определитель сфагновых мхов таёжной зоны Европейской России / М.Г. Носкова. – Тула: Аквариус, 2016. – 112 с.

*Носкова, М.Г.* Болота вологодской части Вепсской возвышенности / М.Г. Носкова, В.А. Смагин, Д.А. Филиппов // Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование. Междунар. симп. (Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 г.): Тез. докл. – Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2015. – С. 59–60.

*Носкова, М.Г.* Болота вологодской части Вепсской возвышенности / М.Г. Носкова, В.А. Смагин, Д.А. Филиппов, В.П. Денисенков // Известия РГО. – 2018. – Т. 150, вып. 4. – С. 31–53. – DOI: 10.7868/S0869607118040035

*Овчинникова, А.И.* Агроклиматическая характеристика вегетационного периода / А.И. Овчинникова // Природное районирование Вологодской области для целей сельского хозяйства. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1970. – С. 52–73.

*Одум, Ю.* Экология: в двух томах / Ю. Одум; пер. с англ. – Москва: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Озёрные ресурсы Вологодской области. Сб. ст. / под ред. А.А. Ляпкиной, Н.Н. Шевелёва. – Вологда: ВГПИ, 1981. – 151 с.

*Оксиюк, О.П.* Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши / О.П. Оксиюк, В.Н. Жукинский, Л.П. Брагинский [и др.] // Гидробиологический журнал. – 1993. – Т. 28, №4. – С. 62–76.

*Олсуфьев, Н.Г.* Слепни. Семейство Tabanidae / Н.Г. Олсуфьев // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 7, вып. 2. – Ленинград: Наука, 1977. – С. 1–435.

*Оплеснина, Р.Н.* Прогноз всплываемости торфа при затоплении Мартюшевского болота / Р.Н. Оплеснина // Известия Коми филиала Всесоюз. геогр. о-ва. – Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1965. – №10. – С. 110–116.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / под ред. В.Р. Алексева, С.Я. Цалолихина. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. – 495 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / под ред. В.Р. Алексева, С.Я. Цалолихина. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2016. – 457 с.

Определитель обитающих в почве личинок насекомых / под ред. М.С. Гилярова. – Москва: Наука, 1964. – 919 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос) / отв. ред. Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1977. – 511 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные: Губки, Книдарии, Турбеллярии, Коловратки, Гастротрихи, Нематоды, Волосатики, Олигохеты, Пиявки, Мшанки, Тихоходки / под ред. С.Я. Цалолихина. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – 396 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные: Листоногие, Ветвистоусые, Веслоногие, Остракоды, Кумовые, Мизиды, Изоподы, Декаподы, Амфиподы / под ред. В.Р. Алексева. – Санкт-Петербург: Наука, 1995. – 628 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые: Акариды, Оribати́ды, Галакариды, Гидрахниды, Пауки, Ногохвостки, Поденки, Веснянки, Стрекозы, Клопы / под ред. Э.П. Нарчук, Д.В. Туманова, С.Я. Цалолихина. – Санкт-Петербург: Наука, 1997. – 448 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые насекомые (Комары, Мухи) / под ред. С.Я. Цалолихина. – Санкт-Петербург: Наука, 1999. – 996 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые: Ручейники, Бабочки, Жуки, Большекрылые, Сетчатокрылые / под ред. Э.П. Нарчук. – Санкт-Петербург: Наука, 2001. – 836 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины / под ред. В.В. Богатова, С.Я. Цалолихина. – Санкт-Петербург: Наука, 2004. – 528 с.

*Орлов, Е.Д.* Грунтовое водное питание на объектах лесосоушения в Карелии / Е.Д. Орлов. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1991. – 164 с.

*Орлов, Е.Д.* Особенности лесохозяйственного освоения переходных и верховых болот Молого-Шекснинской низменности (Вологодская область): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01 – лесные культуры, селекция, семеноводство и озеленение городов / Орлов Евгений Дмитриевич. – Ленинград, 1974. – 20 с.

*Орлова, Н.И.* Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения / Н.И. Орлова // Труды С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей. – Санкт-Петербург: Алга-Фонд, 1993. – Т. 77, вып. 3. – С. 1–262.

*Орлова, Н.И.* Схема флористического районирования Вологодской области / Н.И. Орлова // Ботанический журнал. – 1990. – Т. 75, №9. – С. 1270–1277.

Основные направления действий по сохранению и рациональному использованию торфяных болот России. – Москва, 2003. – 22 с.

Оценка состояния и перспективы развития минерально-сырьевой базы торфа и сапропеля Вологодской области (отчёт в трёх книгах) / Филиал ГПП «Севзапгеология», опытно-методическая экспедиция; отв. исполнит. Л.М. Соколова. – Санкт-Петербург, 2003. – Кн. 1. – 139 с.; Кн. II. – 289 с.

*Паламар, Г.М.* Альгофлора різних типів боліт Західного Полісся / Г.М. Паламар // Ботанический журнал АН УРСР. – 1954. – Т. 11, №4. – С. 51–58.

*Паламарь-Мордвинцева, Г.М.* Зелёные водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2) / Г.М. Паламарь-Мордвинцева. – Ленинград: Наука, 1982. – 620 с. [Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2)].

*Пальдяева, Г.М.* Распределение орибатид в сосняках гидрологического профиля Дарвинского государственного заповедника / Г.М. Пальдяева // Фауна и экология беспозвоночных животных: Межвуз. сб. науч. тр. – Москва: МГПИИ им. В.И. Ленина, 1984. – С. 28–36.

Панкова, Н.Л. Структура и динамика растительного покрова водоёмов Окского заповедника / Н.Л. Панкова. – Рязань: НП «Голос губернии», 2014. – 165 с. + 16 л. вкл. [Труды Окского гос. природ. биосферного заповедника. Вып. 31].

Панкратов, Т.А. Целлюлозолитические стрептомицеты из сфагновых болот и факторы, определяющие их активность / Т.А. Панкратов, С.Н. Дедыш // Микробиология. – 2009. – Т. 78, №2. – С. 261–267. [то же на англ.: *Pankratov, T.A. Cellulolytic streptomycetes from Sphagnum peat bogs and factors controlling their activity / T.A. Pankratov, S.N. Dedysh // Microbiology (Mikrobiologiya).* – 2009. – Vol. 78, No. 2. – P. 227–233. – DOI: 10.1134/S0026261709020143].

Панкратов, Т.А. Ведущая роль Actinobacteria в процессах аэробной деструкции целлюлозы в сфагновых болотах / Т.А. Панкратов, С.Н. Дедыш, Г.А. Заварзин // Доклады Академии наук. – 2006. – Т. 410, №4. – С. 564–567. [то же на англ.: *Pankratov, T.A. The leading role of actinobacteria in aerobic cellulose degradation in Sphagnum peat bogs / T.A. Pankratov, S.N. Dedysh, G.A. Zavarzin // Doklady Biological Sciences.* – 2006. – Vol. 410, No. 1. – P. 428–430. – DOI: 10.1134/S0012496606050243].

Панкратов, Т.А. Молекулярная диагностика филогенетического состава бактерий в ультрапресных водах верхового сфагнового болота Молого-Шекснинского водосбора / Т.А. Панкратов, И.С. Куличевская, С.Э. Белова [и др.] // Экол. состояние конт. водоёмов Арктической зоны в связи с пром. освоением северных территорий: Тез. докл. на Междунар. конф. (г. Архангельск, 21–25 июня 2005 г.). – Санкт-Петербург, 2005. – С. 81–82.

Панкратова, В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В.Я. Панкратова // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. – Ленинград: Наука, 1977. – Вып. 112. – С. 1–154.

Панкратова, В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В.Я. Панкратова // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. – Ленинград: Наука, 1983. – Вып. 134. – С. 1–296.

Панкратова, В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) / В.Я. Панкратова // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. – Ленинград: Наука, 1970. – Вып. 102. – С. 1–344.

Панов, В.В. Болотные формы *Pinus sylvestris* (Pinaceae) / В.В. Панов // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, №5. – С. 647–659.

Панов, В.В. Восстановление торфяных болот: учебное пособие / В.В. Панов. – Томск: Изд-во Томск. гос. пед. ун-та, 2006а. – 70 с.

Панов, В.В. Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот / В.В. Панов // Ботанический журнал. – 2006б. – Т. 91, №3. – С. 32–40.

Панов, В.В. О переходности болот и формировании переходных местообитаний / В.В. Панов // Направления исследований в современном болотоведении России. – Санкт-Петербург – Тула, 2010. – С. 78–95.

Панов, В.В. О разделении понятий «болото», «болото – водный объект» и «болотный вод-

ный объект» / В.В. Панов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 130–140. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10035

*Панов, В.В.* О роли гидростатики в развитии торфяного болота / В.В. Панов // Труды Инсторфа. – 2011. – №3(56). – С. 3–11.

*Панов, В.В.* Об организации болотных морфосистем на основе стереофотограмметрического метода наблюдений / В.В. Панов // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению. – Ленинград, 1991. – С. 100–103.

*Панов, В.В.* Связь степени разложения с относительной влажностью и плотностью торфяных отложений / В.В. Панов // Труды Инсторфа. – 2014. – №9(62). – С. 11–15.

*Панов, В.В.* Фациальные признаки целостности торфяного тела / В.В. Панов // Труды Инсторфа. – 2022. – №26(79). – С. 3–13.

*Панов, В.В.* Функциональная неоднородность деятельного слоя сфагновых болот / В.В. Панов // Вестник Томского гос. пед. ун-та. – 2008. – Вып. 4(78). – С. 21–25.

*Панов, В.В.* Эволюционная связь степени разложения, влажности и плотности торфяной залежи / В.В. Панов // Вестник Тверского гос. техн. ун-та. – 2005. – Вып. 6. – С. 40–43.

*Панов, В.В.* Полуторавековая дискуссия об определении болота в России / В.В. Панов, О.В. Галанина // Известия РГО. – 2021. – Т. 153, вып. 2. – С. 72–90. – DOI: 10.31857/S0869607121020075

*Панов, В.В.* Об особенностях влияния сточных вод на торфяные болота / В.В. Панов, Ю.Н. Женихов, К.Ю. Женихов // Труды Инсторфа. – 2017. – №16(69). – С. 18–24.

*Панов, В.В.* Выращивание и использование биомассы тростника на обводняемых выработанных торфяных болотах (материалы научно-экспериментальной работы) / В.В. Панов, Е.Е. Кукушкина, Ю.Н. Женихов, К.Л. Шахматов. – Тверь: Изд-во Триада, 2016. – 159 с.

*Папченков, В.Г.* Картирование растительного покрова водоёмов и водотоков / В.Г. Папченков // Материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2006. – С. 135–142.

*Папченков, В.Г.* Растительный покров водоёмов и водотоков Средней Волги / В.Г. Папченков. – Ярославль: Изд-во ЦМП МУБиНТ, 2001. – 213 с.

*Папченков, В.Г.* Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова / В.Г. Папченков // Биология внутр. вод. – 2013. – №1. – С. 24–31. – DOI: 10.7868/S0320965212030102 [то же на англ.: *Papchenkov, V.G.* The degree of overgrowth of the Rybinsk Reservoir and productivity of its vegetation cover / V.G. Papchenkov // Inland Water Biology. – 2013. – Vol. 6, No. 1. – P. 18–25. – DOI: 10.1134/S1995082912030108].

*Папченков, В.Г.* Флора и растительность Шекснинского водохранилища / В.Г. Папченков, О.И. Козловская // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83, №11. – С. 13–23.

*Папченков, В.Г.* Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины: Проект / В.Г. Папченков, А.В. Щербаков, А.Г. Лапиров. – Рязань: Сервис, 2003. – 21 с.

*Парамонов, Н.М.* К познанию фауны типулоидных комаров (Diptera: Tipuloidea) верховых болот Республики Беларусь / Н.М. Парамонов, Г.Г. Сушко // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2010. – №4(58). – С. 43–46.

*Парфёнов, В.И.* Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В.И. Парфёнов, Г.А. Ким, Г.Ф. Рыковский. – Мн., 1985. – 294 с.

*Паршина, Е.К.* Деструкция растительного вещества в болотных экосистемах таёжной и лесотундровой зон Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника, 03.00.27 – почвоведение / Паршина Евгения Константиновна. – Томск, 2009. – 24 с.

Паспорт торфяного месторождения «Соколье» / Геологоразведочная экспедиция по разведке торфяных месторождений СЗТГУ. – 1979. – 6 с.

*Патова, Е.Н.* Водоросли лесных водоёмов и болота «Гусиное» / Е.Н. Патова, М.Н. Гарус // Труды Печоро-Илычского заповедника. – Сыктывкар, 2005. – Вып. 14. – С. 243–246.

*Патова, Е.Н.* Ассоциации азотфиксирующих цианобактерий со сфагновыми мхами в пойменном болоте средней тайги (Европейский Северо-Восток) / Е.Н. Патова, М.Д. Сивков, Н.Н. Гончарова, Т.П. Шубина // Теоретическая и прикладная экология. – 2020. – №1. – 117–123. – DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-117-123

*Пепеляева, Е.А.* По вопросу исследования дна водоёмов мытищенских торфяных карьеров Московской области / Е.А. Пепеляева // Труды Всесоюз. ин-та торфа. – Москва–Ленинград: Сельхозгиз, 1933. – Вып. 3. Сектор изучения торфяной залежи. – С. 160–165.

*Перфильев, И.А.* Флора Северного края. Ч. I. Высшие споровые, голосеменные и однодольные / И.А. Перфильев. – Архангельск: Севкрайгиз, 1934. – 160 с.

*Перфильев, И.А.* Флора Северного края. Ч. II–III. Двудольные / И.А. Перфильев. – Архангельск: Севкрайгиз, 1936. – 398 с.

*Песенко, Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – Москва: Наука, 1982. – 288 с.

*Пестов, С.В.* Двукрылые (Diptera) болота Шиченгское (Вологодская область) / С.В. Пестов, Д.А. Филиппов // Экология родного края: проблемы и пути решения: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. 28–29 апреля 2016 г. Кн. 1. – Киров: Изд-во «Радуга-ПРЕСС», 2016. – С. 410–415.

*Пестов, С.В.* Структура хортобионтной энтомофауны среднетаёжного болота (Вологодская область) / С.В. Пестов, Д.А. Филиппов // Теоретическая и прикладная экология. – 2021. – №2. – С. 215–221. – DOI: 10.25750/1995-4301-2021-2-215-221

*Петров, В.Н.* Экологическая характеристика, распространение и прогнозная экстраполяция встречаемости вида красной водоросли *Paludicola turfosa* (Boyu) M.L. Vis & Necchi на территории Республики Беларусь / В.Н. Петров // Ботаника (исследования). – 2022. – Вып. 51. – С. 39–44.

*Печенюк, Е.В.* Пойменные болота Хопёрского заповедника – местообитания редких видов растений / Е.В. Печенюк // Заповедное дело: Науч.-метод. записки комиссии по по заповедному

делу. – Москва, 1999. – Вып. 5. – С. 79–85.

*Пидгайко, М.Л.* Зоопланктон водоёмов Европейской части СССР / М.Л. Пидгайко. – Москва: Наука, 1984. – 207 с.

*Пидопличка, А.П.* Определитель остатков травянистых растений и зелёных мхов (Bryales) в торфе / А.П. Пидопличка. – Минск, 1936. – 68 с.

Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1961–1970 гг. Ч. 1 / сост. И.А. Киселёв, И.В. Потоцкая, Т.В. Башкирова, Н.В. Ставицкая; под ред. И.А. Киселёва. – Ленинград: БАН СССР, 1979. – 275 с.

Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1961–1970 гг. Ч. 2 / сост. И.А. Киселёв, И.В. Потоцкая, Т.В. Башкирова, Н.В. Ставицкая; под ред. И.А. Киселёва. – Ленинград: БАН СССР, 1979. – 269 с.

Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1971–1975 гг. / сост. И.А. Киселёв, И.В. Потоцкая, Т.В. Башкирова, Н.В. Ставицкая; под ред. И.А. Киселёва, А.А. Стрелкова. – Ленинград: БАН СССР, 1980. – 499 с.

Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1976–1979 гг. / сост. И.В. Потоцкая, Т.В. Башкирова; отв. ред. И.Н. Андроникова. – Ленинград: БАН СССР, 1981. – 507 с.

Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1980–1982 гг. / сост. И.В. Потоцкая, Н.В. Ставицкая; отв. ред. И.Н. Андроникова. – Ленинград: БАН СССР, 1984. – 420 с.

*Платонов, Г.М.* Болота лесостепи Средней Сибири / Г.М. Платонов. – Москва: Наука, 1964. – 116 с.

*Подшивалина, В.Н.* Зоопланктон болотных озёр на разных этапах развития / В.Н. Подшивалина / Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 141–146. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10036

*Покровская, И.В.* Об использовании в пищу водной фауны лесными воробьиными птицами / И.В. Покровская // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – 1976. – №32. – С. 40–43.

*Покровская, И.В.* Использование лесными птицами водных беспозвоночных при выкармливании птенцов / И.В. Покровская, С.В. Герд // Учёные записки гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена. – Ленинград, 1955. – Т. 110. – С. 93–102.

*Покровский, В.С.* Купачные сплавины в дельте р. Аму-Дарьи / В.С. Покровский // Известия АН ТССР. – 1953. – №2. – С. 84–86.

*Полкошникова, О.В.* Антропогенное влияние на развитие болот и торфонакопление / О.В. Полкошникова, П.И. Хорошев // Известия АН СССР. Сер. геогр. – 1984. – №5. – С. 43–51.

*Поляков, Ю.А.* О распределении радионуклидов в природных объектах зоны Дарвинского заповедника / Ю.А. Поляков, В.В. Криницкий, Л.Н. Калишина, Л.Ф. Назарова // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1973. – Вып. XIII. Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Радиоэкол. и физико-хим. исследования почв и растений. – С. 6–31.



Поляков, Ю.А. Радиоактивность растений Дарвинского государственного заповедника (по данным 1958–1959 гг.) / Ю.А. Поляков, Т.Н. Кутова, А.М. Леонтьев, И.А. Сергачева // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1961. – Вып. VII. – С. 147–173.

Поляков, Ю.А. К вопросу о выпадении  $\text{Sr}^{90}$  в средних широтах СССР / Ю.А. Поляков, А.М. Леонтьев, Л.К. Мельников // Почвоведение. – 1962. – №11. – С. 45–50.

Полянский, В.И. К флоре водорослей Череповецкого района Вологодской области / В.И. Полянский // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова. Сер. Споровые растения. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 88–125.

Полянский, В.И. Новые формы пресноводных водорослей из окрестностей г. Череповца Вологодской области / В.И. Полянский // Бот. материалы Отд. Споровых растений Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1941. – Т. V, вып. 7–9. – С. 106–110.

Попов, С.Ю. К экологической изменчивости *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci) / С.Ю. Попов // Arctoa. – 1996. – Vol. 6. – С. 161–164. – DOI: 10.15298/arctoa.06.08

Попов, С.Ю. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России / С.Ю. Попов // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, №2. – С. 89–96.

Попов, С.Ю. Ценогическое распределение и экологические предпочтения сфагновых мхов (Sphagnaceae) в северной тайге Европейской России (Пинежский заповедник, Архангельская область) / С.Ю. Попов, В.Э. Федосов // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2017. – №9. Экологические исследования. – С. 3–29. – DOI: 10.17076/есo610

Попова, А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata) / А.Н. Попова // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1953. – Вып. 50. – 235 с.

Попова, Т.А. Заращение водоёмов на Северо-Западе России воздушно-водной и водной растительностью в различных экологических условиях / Т.А. Попова, И.А. Бычкова // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2012. – Т. 14, №1–6. – С. 1515–1518.

Попова, Т.Г. Эвгленовые водоросли / Т.Г. Попова. – Москва: Советская наука, 1955. – 282 с. [Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7].

Попова, Э.И. К вопросу о влиянии гуминовых вод на жизнь в малых водоёмах: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Попова Э.И. – Л., 1954. – 23 с.

Порк, М. О флоре водорослей верховых болот Эндла / М. Порк // Ежегодник О-ва естествоиспытателей АН ЭССР. – Таллин, 1959. – Т. 51. – С. 107–118.

Постановление Правительства Вологодской области от 27.07.2009 №1146 «Об утверждении Положения о комплексном (ландшафтном) государственном природном заказнике “Шиченгский” Сямженского муниципального района Вологодской области».

Постановление Правительства Вологодской области от 21.10.2013 №1028 «О внесении изменений в отдельные постановления Правительства области».

Постановление Правительства Вологодской области №125 от 24.02.2015 «Об утверждении

перечня (списка) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области».

Постановление Правительства Вологодской области №25 от 14.01.2019 «О признании не действующими на территории области отдельных решений исполнительных комитетов областного Совета депутатов трудящихся и областного Совета народных депутатов».

Постановление правительства Вологодской области №966 от 21.10.2019 «О создании особо охраняемой природной территории областного значения государственного природного заказника «Болото “Доброозерское” в Бабаевском районе Вологодской области».

Постановление Правительства Вологодской области №942 от 25.07.2022 «Об утверждении перечней редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, занесённых в Красную книгу Вологодской области, перечней видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, нуждающихся в научном мониторинге на территории Вологодской области, и о внесении изменений в постановление Правительства области от 29 марта 2004 года №320 и признании утратившими силу некоторых постановлений Правительства области».

*Потапова, Т.М.* Гидрохимическая характеристика заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири / Т.М. Потапова // Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири. – Санкт-Петербург: ВВМ, 2009. – С. 365–394.

*Потапова, Т.М.* Основные факторы формирования химического состава воды немелиорированных олиготрофных болот / Т.М. Потапова // Гидрохимические материалы. – 1991. – Т. 110. – С. 3–16.

*Потапова, Т.М.* Оценка возможности использования олиготрофных болот как индикаторов влияния атмосферного загрязнения на качество поверхностных вод / Т.М. Потапова // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1988. – Вып. 333. – С. 23–29.

*Потапова, Т.М.* Вынос минеральных и биогенных веществ с территории мелиорированных болот Северо-Запада (на примере Ларьянского болотного массива) / Т.М. Потапова, К.Е. Иванов, А.Е. Золотарев // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Геология. География. – 1982. – Вып. 4, №24. – С. 78–83.

*Потапова, Т.М.* Гидрохимическая характеристика неосушенных верховых болот Северо-Запада ЕТС (на примере Ширинского болотного массива) / Т.М. Потапова, К.Е. Иванов, Д.В. Фирсанов // Гидрохимические материалы. – Ростов-на-Дону, 1987. – Т. 98. – С. 102–120.

*Потапова, Т.М.* Установление гидрохимического фона верховых болот различных регионов России для обоснования нормативов допустимого воздействия на болота / Т.М. Потапова, М.Л. Марков, О.В. Задонская // Вестник С.-Петерб. ун-та. Науки о Земле. – 2020. – Т. 65, вып. 3. – С. 455–467. – DOI: 10.21638/spbu07.2020.303

*Потапова, Т.М.* Оценка антропогенных изменений химического состава болотных вод и стока растворённых веществ с территории естественных и мелиорированных верховых болот / Т.М. Потапова, С.М. Новиков // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 7. Геология. География. – 2006. – Вып. 2. – С. 85–95.

*Потапова, Т.М.* Специфические особенности химического состава болотных вод Северо-Запада (на примере Ширинского болотного массива) / Т.М. Потапова, А.К. Чарыков // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Геология. География. – 1983. – Вып. 1, №6. – С. 94–97.

*Потёмкин, А.Д.* Печеночники (Marchantiophyta) и антоцеротовые (Anthocerotophyta) Дарвинского государственного природного биосферного заповедника (в пределах Вологодской области) / А.Д. Потёмкин, В.М. Коткова // Новости систематики низших растений. – 2019. – Т. 53, ч. 2. – С. 401–416. – DOI: 10.31111/nsnr/2019.53.2.401

Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы: Учебник для студентов биол. спец. ун-тов / под ред. В.Д. Федорова, В.И. Капкина. – Москва: Изд-во «ПИМ», 2006. – 367 с.

*Предтеченский, А.В.* Современное состояние и перспектива использования космодетекторов при изучении торфяных ресурсов / А.В. Предтеченский, П.И. Хорошев, Б.И. Пряничников // Методы исследования торфяных и сапропелевых отложений. Межвуз. сб. науч. тр. – Калинин: Изд. КГУ, 1987. – С. 5–12.

*Прейс, Ю.И.* Структура и динамика грядово-мочажинных болот Енисейского Заполярья (на примере долины р. Хантайки): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Прейс Юлия Ивановна. – Томск, 1990. – 21 с.

*Прейс, Ю.И.* Особенности стратиграфии, динамики и генезиса олиготрофного грядово-мочажинного комплекса в междуречье Оби и Васюгана (среднетаёжная подзона Западной Сибири) / Ю.И. Прейс, Л.В. Карпенко // Известия Томского политехн. ун-та. – 2005. – Т. 308, №1. – С. 48–53.

*Пржиборо, А.А.* Водные и околводные макробеспозвоночные и количественная оценка их обилия / А.А. Пржиборо // Экосистемы заказника «Раковые озёра»: история и современное состояние (Труды С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей. Сер. 6. Т. 6). – Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2012. – С. 53–65, 208, 252–272.

*Пржиборо, А.А.* Реофильные по происхождению двукрылые (Insecta: Diptera) – необычные компоненты сообществ сфагновых болот юга Чили / А.А. Пржиборо // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 147–156. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10037

*Пржиборо, А.А.* Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: Diptera) в прибрежных сообществах малых озёр Северо-Запада России: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология / Пржиборо Андрей Александрович. – Санкт-Петербург, 2001. – 24 с.

Природа Вологодской области / гл. ред. Г.А. Воробьев. – Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. – 434 с.

Природа заказника «Озеро Щучье» / под ред. Е.А. Волковой, Г.А. Исаченко, В.Н. Храмцова. – Санкт-Петербург, 2017. – 188 с. + 3 л. вкл.

Природа Сестрорецкой низины / под ред. Е.А. Волковой, Г.А. Исаченко, В.Н. Храмцова. – Санкт-Петербург, 2011. – 264 с. +41 л. вкл.

Программа и методика биогеоэкологических исследований / отв. ред. Н.В. Дылис. –

Москва: Наука, 1974. – 403 с.

*Прозоров, Ю.С.* Болота нижнеамурских низменностей / Ю.С. Прозоров. – Новосибирск: Наука, Сибир. отд-ние, 1974. – 213 с.

*Прозоров, Ю.С.* Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов / Ю.С. Прозоров. – Москва: Наука, 1985. – 209 с.

*Прокин, А.А.* Водные макробеспозвоночные террасных и водораздельных болот Среднерусской лесостепи / А.А. Прокин // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 157–176. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10049

*Прокин, А.А.* Относительная приуроченность некоторых видов водных жесткокрылых (Coleoptera: Hydraenidae, Hydrophilidae) к сообществам макрозообентоса болота «Клюквенное – 1» / А.А. Прокин // Труды молодых ученых ВГУ. – Воронеж, 2001. – Вып. 3. – С. 140–145.

*Прокин, А.А.* Состав и структура макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Прокин Александр Александрович. – Борок, 2005. – 24 с.

*Прокин, А.А.* Новые указания водных жесткокрылых (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) для Вологодской и Тюменской областей / А.А. Прокин, П.Н. Петров, А.С. Сажнев [и др.] // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы VI Всерос. симп. (с междунар. участием) по амфибиотическим и водным насекомым, посвящ. памяти известного российского учёного-энтомолога Л.И. Жильцовой. – Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2016. – С. 114–117.

*Прокин, А.А.* Материалы к изучению террасных водоёмов Усманского бора (III): макрозообентос / А.А. Прокин, А.Е. Силина // Труды Воронеж. гос. заповедника. – Воронеж: Воронеж. гос. пед. ун-т, 2007. – Вып. XXIV. – С. 300–367.

*Прокин, А.А.* Макрозообентос узлов слияния рек / А.А. Прокин, А.И. Цветков // Поволжский экологический журнал. – 2013. – №2. – С. 200–216.

*Прокин, А.А.* Сукцессии водных экосистем Евразии: попытка создания модели в свете работ С.М. Разумовского и В.В. Жерихина / А.А. Прокин, А.В. Черевичко, А.В. Крылов // Палеоэнтомология: сообщества и кризисы. Конф., посвящ. 70-летию юбилею (памяти) В.В. Жерихина (10–11 ноября 2015 г. Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва). Тез. докл. – Москва, 2015. – С. 24–28.

*Прокина, К.И.* Видовое разнообразие и морфология гетеротрофных жгутиконосцев и центрохелидных солнечников разнотипных водных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 – зоология / Прокина Кристина Игоревна. – Борок, 2020. – 24 с.

*Прокина, К.И.* Гетеротрофные жгутиконосцы сфагновых болот и озёр Усманского бора Воронежской области / К.И. Прокина, А.П. Мыльников // Биология внутренних вод. – 2017. – №2. – С. 66–75. – DOI: 10.7868/S0320965217020127 [то же на англ.: *Prokina, K.I.* Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs and lakes in Usman pine forest, Voronezh oblast / K.I. Prokina, A.P. Mylnikov // Inland Water Biology. – 2017. – Vol. 10, No. 2. – P. 182–191. – DOI:

10.1134/S1995082917020110].

*Прокина, К.И.* Первые сведения о гетеротрофных жгутиконосцах болот Архангельской области / К.И. Прокина, А.П. Мыльников, О.В. Галанина, Д.А. Филиппов // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96, №5. – С. 499–510. – DOI: 10.7868/S0044513417050099 [то же на англ.: *Prokina, K.I.* First reports on heterotrophic flagellates in the mires of Arkhangelsk Region, Russia / K.I. Prokina, A.P. Mylnikov, O.V. Galanina, D.A. Philippov // Biology Bulletin. – 2017. – Vol. 44, No. 9. – P. 1067–1078. – DOI: 10.1134/S1062359017090096].

*Прокина, К.И.* Материалы о свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцах болот Северной и Южной Осетии / К.И. Прокина, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 177–182. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10038

*Прокина, К.И.* О гетеротрофных жгутиконосцах сфагновых мочажин верховых болот Европейского Севера России / К.И. Прокина, Д.А. Филиппов, А.П. Мыльников // Материалы VI Междунар. симп. «Биология сфагновых мхов» (Санкт-Петербург; Ханты-Мансийск. 28 июля – 11 августа 2016 г.). – Томск: Изд. Дом Томск. гос. ун-та, 2016. – С. 56–58.

*Протасов, А.А.* Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикоология / А.А. Протасов. – Киев, 2008. – 106 с.

*Протасов, А.А.* Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии / А.А. Протасов. – Киев: Академперіодика, 2011. – 724 с.

*Протасов, А.А.* О взаимосвязи разнообразия со структурными показателями сообществ гидробионтов / А.А. Протасов // Биология внутренних вод. – 2012. – №4. – С. 5–10. [то же на англ.: *Protasov A.A.* On the interrelation of diversity and structural and functional indicators of hydrobiont communities / A.A. Protasov // Inland Water Biology. – 2012. – Vol. 5, No. 4. – P. 299–303. – DOI: 10.1134/S1995082912040128].

*Протасов, А.А.* О структуре фундаментальной и прикладной гидробиологии / А.А. Протасов // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, №3. – С. 5–13.

*Протасов, А.А.* Гидробиология в датах. Хронология ключевых научных событий / А.А. Протасов, М.Г. Карпинский // Морской экологический журнал. – 2011. – Т. 10, №3. – С. 86–100.

*Прохоров, В.И.* Водные и водно-воздушные гифомицеты болот Звенигородской биологической станции / В.И. Прохоров, В.В. Бодягин // Микология и фитопатология. – 2008. – Т. 42, №1. – С. 53–56.

*Пряничников, Б.И.* Выявление и возможная оценка торфяных месторождений по космическим фотоснимкам / Б.И. Пряничников, С.В. Никаноров // Материалы VII Всесоюз. совещ. по болотоведению. – Калинин: Изд. КГУ, 1984. – С. 42–48.

*Пукинская, М.Ю.* Флористические находки в Вытегорском районе Вологодской области / М.Ю. Пукинская // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97, №6. – С. 811–813 + 1 вкл.

*Пыстина, Т.Н.* Лишайники таёжных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной

и средней тайги) / Т.Н. Пыстина. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 239 с.

*Пьявченко, Н.И.* К познанию природы грядово-мочажинных болотных комплексов карельского типа / Н.И. Пьявченко // Труды Ин-та леса АН СССР. – Москва: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. XIII. – С. 130–147.

*Пьявченко, Н.И.* Лесное болотоведение (Основные вопросы) / Н.И. Пьявченко. – Москва: Изд-во АН СССР, 1963а. – 192 с.

*Пьявченко, Н.И.* О принципах биогеоценотической классификации болот / Н.И. Пьявченко // Проблемы биогеоценологии. – Москва: Наука, 1973. – С. 174–189.

*Пьявченко, Н.И.* О происхождении грядового микрорельефа на гипново-осоковых болотах Западной Сибири / Н.И. Пьявченко // Проблемы ботаники. – Москва–Ленинград, 1962. – Т. 6. – С. 318–327.

*Пьявченко, Н.И.* Потоки вещества и энергии в болотных биогеоценозах / Н.И. Пьявченко // Чтения памяти академика В.Н. Сукачёва. II. Обменные процессы в биогеоценозах: Докл. на втором ежегодном чтении памяти академика В.Н. Сукачёва. 19 октября 1983 г. – Москва: Наука, 1984. – С. 5–31.

*Пьявченко, Н.И.* Пути образования грядово-мочажинного микрорельефа на болотах / Н.И. Пьявченко // Экология. – 1985б. – №2. – С. 77–80.

*Пьявченко, Н.И.* Степень разложения торфа и методы её определения / Н.И. Пьявченко. – Красноярск, 1963б. – 55 с.

*Пьявченко, Н.И.* Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение / Н.И. Пьявченко. – Москва, 1985а. – 152 с.

*Пьявченко, Н.И.* О роли атмосферной пыли в питании болот / Н.И. Пьявченко, З.А. Сибирева // Доклады АН СССР. – 1959. – Т. 124, №2. – С. 414–417.

*Пяк, А.И.* Болото в долине ручья Ортолык-Тюргунь (юго-восточный Алтай) / А.И. Пяк // Kгуловia. Сибирский ботанический журнал. – 2001. – Т. 3, №2. – С. 50–57.

*Работнов, Т.А.* Болота б. Никольского уезда Северо-Двинской губернии / Т.А. Работнов // Известия Гос. Лугового ин-та им. проф. В.Р. Вильямса. – 1929. – №4–6. – С. 34–47.

*Работнов, Т.А.* О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова / Т.А. Работнов // Ботанический журнал. – 1978. – Т. 63, №11. – С. 1605–1611.

*Работнов, Т.А.* Что считать лугом? / Т.А. Работнов // Ботанический журнал. – 1959. – Т. 44, №1. – С. 35–43.

*Работнов, Т.А.* Является ли объём физической среды ресурсом для растений? / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – Т. 97, вып. 5. – С. 81–82.

*Равкин, Е.С.* Население птиц болот юга лесной зоны Восточно-Европейской равнины / Е.С. Равкин, И.И. Бышнев // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы совещ. – Москва, 1999. – С. 135–138.

Разнообразие водных беспозвоночных Вологодской области / сост. Н.В. Думнич, Е.В. Лобуничева, М.Я. Борисов, И.В. Филоненко. – Вологда, 2008. – 128 с.

Разнообразие насекомых Вологодской области / под ред. Ю.Н. Беловой, А.А. Шабунова. – Вологда: Центр операт. полиграфии «Коперник», 2008. – 367 с. + 8 л. вкл.

*Разумовский, С.М.* Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. – Москва: Наука, 1981. – 231 с.

*Райда, Е.В.* Водоросли болот ландшафтного заказника «Вишняки» (Полтавская область) / Е.В. Райда // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2005. – Вип. 1–2, №709. – С. 67–71.

*Распопов, И.М.* Высшая водная растительность больших озёр Северо-Запада СССР / И.М. Распопов. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1985. – 197 с.

*Распопов И.М.* Сплавиновидные образования *Poa palustris* L. / И.М. Распопов // Ботанический журнал. – 1958. – Т. 43, №1. – С. 112–114.

*Рассказов, Н.М.* Основные особенности химического состава болотных вод (на примере юго-восточной части Западной Сибири) / Н.М. Рассказов // Известия Томского политехн. ун-та. – 2005. – Т. 308, №4. – С. 55–58.

*Рассказов, Н.М.* Природные условия формирования и химический состав воды водораздельных низинных болот Васюганья (Томская область) / Н.М. Рассказов // Болота и биосфера: Материалы II науч. школы. – Томск: Изд-во ТГПУ, 2003. – С. 62–64.

*Рассказов, Н.М.* Болотные воды Томской области / Н.М. Рассказов, П.А. Удодов, А.Д. Назаров, Т.Я. Емельянова // Известия Томского политехн. ин-та. – 1975. – Т. 297. – С. 102–117.

*Резников, А.А.* Методы анализа природных вод / А.А. Резников, Е.П. Муликовская, И.Ю. Соколов. – Москва: Недра, 1970. – 488 с.

Решение исполнительного комитета Вологодского областного Совета депутатов трудящихся от 24.05.1973 №259 «Об утверждении списка торфяных месторождений, подлежащих охране».

Решение исполнительного комитета Вологодского областного совета народных депутатов от 30.06.1987 №353 «Об утверждении государственных заказников и памятников природы областного значения».

Решение исполнительного комитета Вологодского областного Совета народных депутатов от 14.08.1978 №479 «Об охране клюквенных болот на территории области».

Решение исполнительного комитета Вологодского областного Совета народных депутатов от 17.08.1979 №515 «Об охране клюквенных болот на территории области».

Решение исполнительного комитета Вологодского областного Совета народных депутатов от 06.12.1989 №524 «О сохранности в естественном состоянии ряда торфоболот, торфяных месторождений на территории Вологодской области».

*Ривьер, И.К.* Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги / И.К. Ривьер. – Ижевск, 2012. – 381 с. + 4 л. вкл.

*Родионова, Л.А.* Питание пузырчатки (*Utricularia* sp.) животными организмами / Л.А. Родионова // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1959. – №3. – С. 131–134.

*Розенберг, Г.С.* О периодизации экологии / Г.С. Розенберг // Экология. – 1992. – №4. – С. 3–19.

*Романис, Т.В.* Свойства торфяных отложений болотных водоёмов верхового болота Шиченгское (Вологодская область) / Т.В. Романис, Д.А. Филиппов // V Междунар. молодёжная науч. конф. «Экология – 2015»: Материалы V Междунар. молодёжной науч. конф. «Экология – 2015» (22–24 сентября 2015 г.). – Архангельск, 2015. – С. 53–54.

*Романов, В.В.* Болота и их свойства / В.В. Романов. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1953а. – 53 с.

*Романов, В.В.* Гидрофизика болот / В.В. Романов. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1961. – 365 с.

*Романов, В.В.* Испарение с болот Европейской территории СССР / В.В. Романов. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1962. – 228 с.

*Романов, В.В.* Исследование испарения со сфагновых болот / В.В. Романов // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеор. изд-во, 1953б. – Вып. 39 (93). Вопросы гидрологии болот. – С. 116–135.

*Романова, Е.А.* Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот (с использованием аэрофотосъёмки) / Е.А. Романова. – Ленинград: ГИМИЗ, 1961. – 244 с. + 4 л. вкл.

*Романова, Е.А.* Классификация элементов поверхностной гидрографической сети на болотах / Е.А. Романова // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеор. изд-во, 1953. – Вып. 39(93). Вопросы гидрологии болот. – С. 60–80.

*Романова, Е.А.* Методика составления типологических карт болот с использованием материалов аэрофотосъёмки для гидрологического изучения болотных ландшафтов / Е.А. Романова // Тематическое картографирование в СССР. – Ленинград: Наука, 1967. – С. 108–111.

*Романова, Е.А.* О связи между растительностью, верхними слоями торфяной залежи и водным режимом верховых болот Северо-Запада / Е.А. Романова // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград, 1960. – Вып. 89. – С. 92–122.

*Романова, Е.А.* Растительный покров как показатель уровней грунтовых вод на верховых болотах / Е.А. Романова // Труды МОИП. – Москва, 1964. – Т. 8. – С. 94–101.

*Романова, Е.А.* Роль гидрологического режима в развитии древесной растительности на верховых болотах / Е.А. Романова // Значение болот в биосфере. – Москва: Наука, 1980. – С. 147–152.

*Россолимо, Л.Л.* Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях / Л.Л. Россолимо. – Москва: Жизнь и знания, 1927. – 48 с.

*Россолимо, Л.Л.* Работы по гидробиологическому и гидрологическому обследованию торфяных карьеров / Л.Л. Россолимо // Труды Центр. торф. опытной станции. – Москва, 1930. – Вып. 4. – С. 54–72.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред.



В.А. Абакумова. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.

*Румянцев, Е.А.* К изучению влияния дистрофикации озёр на фауну паразитов рыб / Е.А. Румянцев // Паразитология. – 1999. – Т. 33, вып. 1. – С. 70–74.

*Рындевич, С.К.* Водные жесткокрылые болот Беларуси (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyridae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Dryopidae) / С.К. Рындевич // Веснік МДУ імя А.А. Куляшова. – 1999. – №4(4). – С. 20–26.

*Рычин, Ю.В.* Флора гигрофитов: Определитель по вегетативным признакам сосудистых растений водоёмов и сырых и влажных местообитаний центральной части Европейской территории СССР / Ю.В. Рычин. – Москва: Советская наука, 1948. – 448 с.

*Саарсе, Л.А.* Изменения уровня воды в озёрах Восточно-Европейской равнины под влиянием природных факторов / Л.А. Саарсе // История озёр Восточно-Европейской равнины. – Санкт-Петербург: Наука, С.-Петербург. отд-ние, 1992. – С. 226–232.

*Сабо, Е.Д.* Справочник по гидролесомелиорации / Е.Д. Сабо, Ю.Н. Иванов, Д.А. Шатилло. – Москва: Лесн. пром-сть, 1981. – 200 с.

*Савельева, А.В.* Характеристика гуминовых кислот торфов олиготрофных ландшафтов и особенности их изменения в процессе гумификации: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.27 – почвоведение / Савельева Анна Викторовна. – Томск, 2003. – 26 с.

*Савельева, Л.А.* Картографическая модель распространения ели в голоцене на северо-западе Русской равнины / Л.А. Савельева // Направления исследований в современном болотоведении России. – Санкт-Петербург–Тула, 2010. – С. 129–145 + 1 л. вкл.

*Савельева, Т.С.* Структура речных водосборов в болотных ландшафтах / Т.С. Савельева. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 144 с.

*Савинов, В.А.* Звери Вологодской области / В.А. Савинов, А.Н. Лобанов. – Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1958. – 208 с.

*Савинов, Ю.А.* Геоморфологическое районирование Вологодской области / Ю.А. Савинов, В.П. Романова // Природное районирование Вологодской области для целей сельского хозяйства. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1970. – С. 11–51.

*Савинов, Ю.А.* Гидрогеологическое районирование / Ю.А. Савинов, Р.А. Филенко // Природное районирование Вологодской области для целей сельского хозяйства. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1970. – С. 102–114.

*Савичев, О.Г.* Влияние болот на гидрохимический сток в бассейне Средней Оби (в пределах Томской области) / О.Г. Савичев // Известия Томского политехн. ун-та. – 2005. – Т. 308, №3. – С. 47–50.

*Савичев, О.Г.* Геохимические показатели болотных вод в таёжной зоне Западной Сибири / О.Г. Савичев // Известия РАН. Сер. геогр. – 2015. – №4. – С. 47–57.

*Савичев, О.Г.* Химический состав болотных вод на территории Томской области (Западная Сибирь) и их взаимодействие с минеральными и органоминеральными соединениями / О.Г. Савичев // Известия Томского политехн. ун-та. – 2009. – Т. 314, №1. – С. 72–77.

*Савичев, О.Г.* Водный и гидрохимический режим восточной части Васюганского болота (Западная Сибирь, Россия) / О.Г. Савичев, В.А. Базанов, А.А. Скугарев [и др.] // Известия Томского политехн. ун-та. – 2010. – Т. 316, №1. – С. 119–124.

*Савичев, О.Г.* Химический состав подземных и болотных вод таёжной зоны Западной Сибири в естественном и нарушенном состояниях / О.Г. Савичев, О.А. Камнева // Вестник науки Сибири. – 2011. – №1(1). – С. 23–29.

*Савичев, О.Г.* Вертикальная зональность и внутригодовые изменения химического состава вод Тимирязевского болота (Томск, Западная Сибирь) / О.Г. Савичев, А.В. Шмаков // Известия Томского политехн. ун-та. – 2012. – Т. 320, №1. – С. 156–161.

*Савич-Любицкая, Л.И.* Сфагновые (торфяные мхи) / Л.И. Савич-Любицкая // Флора споровых растений СССР. Т. I. Листостебельные мхи (1). – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР, 1952. – С. 1–254.

*Садоков, Д.О.* История озёрного осадконакопления в северной части Молого-Шекснинской низменности в позднеледниковье и раннем голоцене: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 1.6.14 – геоморфология и палеогеография / Садоков Дмитрий Олегович. – Санкт-Петербург, 2022. – 17 с.

*Садоков, Д.О.* Позднеледниковая и раннеголоценовая история озёрного осадконакопления на севере Молого-Шекснинской низменности на примере озера Белого (Северо-Запад России) / Д.О. Садоков, Т.В. Сапелко, Н.Ю. Бобров [и др.] // Вестник С.-Петерб. ун-та. Науки о Земле. – 2022. – Т. 67, вып. 2. – С. 266–298. – DOI: 10.21638/spbu07.2022.204

*Садоков, Д.О.* О зарастании болотных озёр Дарвинского государственного заповедника / Д.О. Садоков, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 183–188. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10062

*Садчиков, А.П.* Методы изучения пресноводного фитопланктона / А.П. Садчиков. – М.: Изд-во «Университет и школа», 2003. – 157 с.

*Сажинев, Е.* Бобры в нашем крае / Е. Сажинев // Вологодский край. – Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1962. – Вып. III. – С. 114–126.

*Сажнев, А.С.* Материалы к фауне и экологии водных жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) бобровых прудов малых водотоков Рдейского заповедника в пределах Полистово-Ловатской болотной системы (Новгородская область) / А.С. Сажнев // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 189–199. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10039

*Сажнев, А.С.* Редкие и новые для фауны Вологодской области виды жесткокрылых (Coleoptera) / А.С. Сажнев, И.А. Забалуев, Д.А. Филиппов // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. – Тула, 2017. – Вып. 51–52. – С. 27–30.

*Сажнев, А.С.* Обзор фауны водных, полуводных и амфибиотических жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Вологодской области (Россия) с приведением новых находок для региона / А.С. Сажнев, К.Н. Ивичева, А.С. Комарова, Д.А. Филиппов // Евразийский энтомологический журнал. – 2019а. – Т. 18, №1. – С. 60–74. – DOI: 10.15298/euroasentj.18.1.08

*Сажнев, А.С.* Новые находки водных жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) для фауны Вологодской области, Россия / А.С. Сажнев, А.С. Комарова, Д.А. Филиппов // Евразийский энтомологический журнал. – 2020. – Т. 19, №3. – С. 134–137. – DOI: 10.15298/euroasentj.19.3.04

*Сажнев, А.С.* Обзор жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) болот Вологодской области / А.С. Сажнев, С.В. Пестов, Д.А. Филиппов // Труды Мордовского гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. – Саранск, 2019б. – Вып. 22. – С. 160–174.

*Сажнев, А.С.* Жуки-трясинники (Coleoptera: Scirtidae), как элемент колеоптерофауны верховых болот севера Европейской части России / А.С. Сажнев, Д.А. Филиппов // Материалы конф. «IX Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – С. 192–194.

*Сажнев, А.С.* О водных и амфибиотических жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) болотных водоёмов Вологодской области / А.С. Сажнев, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 194–199. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10050

*Сазонов, С.В.* Обновлённая классификация типов фауны и фаунистических групп птиц для запада евразийской тайги / С.В. Сазонов // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2012. – №1. – С. 70–85.

*Сазонова, О.Н.* Комары пойм рек Европейской части СССР / О.Н. Сазонова // Учёные записки [Моск. обл. пед. ин-т им. Н.К. Крупской]. – Москва: Изд. МОГИ, 1963. – Т. 126. Зоология. Вып. 6. – С. 109–133.

*Салазкин, А.А.* Донная фауна малых гумифицированных озёр Карельского перешейка и некоторые особенности её развития / А.А. Салазкин // Известия ГосНИОРХ. – Ленинград, 1968. – Т. 67. Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоёмах СССР. – С. 229–239.

*Салазкин, А.А.* К вопросу о влиянии болотных вод на фауну малых рек / А.А. Салазкин // Учён. записки Ленингр. гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена. – Ленинград, 1957. – Т. 146. – С. ??.

*Салазкин, А.А.* О влиянии гумификации водоёма на размеры, вес и некоторые морфологические особенности планктонных ракообразных (Cladocera и Copepoda) / А.А. Салазкин // Зоологический журнал. – 1966. – Т.45, вып. 10. – С. 1476–1480.

*Салазкин, А.А.* Основные типы озёр гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика / А.А. Салазкин // Известия ГосНИОРХ. – Ленинград, 1976. – Т. 108. – С. 3–194.

*Салазкин, А.А.* Влияние кислых болотных вод на основные биологические особенности некоторых ветвистоусых ракообразных (Cladocera) / А.А. Салазкин, Н.И. Волхонская, Э.П. Устеленцева // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, вып. 8. – С. 1151–1154.

*Салтыковская Т.О.* К вопросу об отнесении сфагновых сосняков к лесному или болотному типу растительности / Т.О. Салтыковская // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83, №5. – С. 83–88.

*Сафронова, Т.В.* Видовой состав Chrysophyta в водоёмах водно-болотного угодья между-

народного значения «Мшинская болотная система» (Ленинградская область) / Т.В. Сафронова // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, №8. – С. 1037–1052.

*Сафронова, Т.В.* Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области и г. Санкт-Петербурга: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 – ботаника / Сафронова Татьяна Владимировна. – Санкт-Петербург, 2019. – 22 с.

*Сахвон, В.В.* Залитые водой отработанные торфоразработки как важные местообитания для редких и малочисленных видов птиц в Белоруссии / В.В. Сахвон, Д.С. Лундышев // Рус. орнитол. журн. – 2016. – Т. 25, вып. 1294. – С. 2021–2025.

*Свириденко, Б.Ф.* Структура болотной ценофлоры Северного Казахстана / Б.Ф. Свириденко // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, №3. – С. 103–115.

*Себенцов, Б.М.* Планктон торфяных карьеров в связи с нахождением в последних личинок *Anopheles* / Б.М. Себенцов // Рус. журн. троп. медицины. – 1926. – №3. – С. 34–39.

*Селянина, С.Б.* Особенности биотрансформации органических веществ в условиях болотных экосистем севера (на примере Иласского болотного массива) / С.Б. Селянина, М.В. Труфанова, О.Н. Ярыгина [и др.] // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 200–206. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10040

*Семенченко, В.П.* Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озёр (обзор) / В.П. Семенченко, В.И. Разлуцкий // Журнал Сибирского федер. ун-та. Сер. Биология. – 2009. – Т. 2, №2. – С. 191–225.

*Семерной, В.П.* Общая гидробиология: Текст лекций / В.П. Семерной. – Ярославль: ЯрГУ, 2008. – 182 с.

*Семин, В.А.* Макрофиты как индикаторы закисления и изменения трофности водоёмов / В.А. Семин, А.В. Фрейндлинг // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1983. – №7(235). – С. 68–74.

*Сенатор, С.А.* Болота Самарской области – общая характеристика, особенности, заторфованность / С.А. Сенатор // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2016. – Т. 25, №4. – С. 44–65.

*Сеньков, А.А.* Особенности химического состава природных вод лесоболотных комплексов Сибирских Увалов, Западная Сибирь / А.А. Сеньков // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы конф. – Москва: ГЕОС, 1999. – С. 227–230.

*Серебряков, И.Г.* Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – Москва: Высшая шк., 1962. – 377 с.

*Сигарёва, Л.Е.* Хлорофилл в донных отложениях волжских водоёмов / Л.Е. Сигарёва. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. – 217 с.

*Сидорова, Л.Е.* Формирование фауны орибатидных клещей на осушенных торфяниках Волго-Вятского региона: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Сидорова Л.Е. – Москва, 1984. – 16 с.

*Сидорчук, Е.А.* Панцирные клещи (Acari, Oribatei) трёх низинных болот европейского се-

вера России / Е.А. Сидорчук // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, №5. – С. 626–631. [то же на англ.: *Sidorchuk, E.A.* Oribatid mites (Acari, Oribatei) of three fens in the Northern part of European Russia / Е.А. Сидорчук // Entomological Review. – 2008. – Vol. 88, No. 4. – P. 485–490. – DOI: 10.1134/S0013873808040118].

*Сизоненко, Т.А.* Почвенная микробиота мезо-олиготрофного болота средней тайги / Т.А. Сизоненко, Ф.М. Хабибуллина, С.В. Загирова // Микология и фитопатология. – 2016. – Т. 50, №2. – С. 115–123.

*Силина, А.Е.* Предварительные результаты изучения зоофитоса болота Клюквенное-1 в Усманском бору / А.Е. Силина // Гидробиол. исследования водоёмов Среднерусской лесостепи [Труды лаб. мониторинга водных и наземных экосистем Среднерусской лесостепи: сектор гидробиол. мониторинга / биоцентр ВГУ «Веневитиново» Т. 1]. – Воронеж, 2002. – С. 67–150.

*Силина, А.Е.* Роль кровососущих комаров в выносе биомассы из сфагнового болота и пойменного озера в низовье р. Усмани / А.Е. Силина, В.И. Камолов // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. – Воронеж, 1993. – Вып. 3. – С. 79–83.

*Силина, А.Е.* Донная макрофауна болота Клюквенное-1 в Усманском бору / А.Е. Силина, А.А. Прокин // Гидробиол. исследования водоёмов Среднерусской лесостепи [Труды лаб. биоразнообразия и мониторинга наземных и водных экосистем Среднерусской лесостепи: сектор гидробиол. мониторинга / биоцентр ВГУ «Веневитиново». Т. 1]. – Воронеж, 2002. – С. 151–220.

*Силина, А.Е.* Трофическая структура макрозообентоса болотных водоёмов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности / А.Е. Силина, А.А. Прокин // Биология внутренних вод. – 2008а. – №3. – С. 35–44.

*Силина, А.Е.* Экологические группировки водных беспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи / А.Е. Силина, А.А. Прокин // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием (7–9 октября 2008 г., Саратов). – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008б. – С. 91–95.

*Силина, А.Е.* Клещи (Acariiformes) террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи / А.Е. Силина, А.А. Прокин, О.Д. Жаворонкова, П.В. Тузовский // Современные проблемы общей и прикладной паразитологии: Материалы VI науч.-практ. паразитол. конф. памяти проф. В.А. Ромашова, 6 сентября 2012 г. – Воронеж: БиомикАктив, 2013. – С. 60–71.

*Силина, А.Е.* Предварительные данные о выплыве короткоусых двукрылых болота Клюквенное-1 / А.Е. Силина, О.Н. Чалая // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. – Воронеж, 1994. – Вып. 4. – С. 120–129.

*Сирин, А.А.* Мониторинг растительного покрова вторично обводнённых торфяников Московской области / А.А. Сирин, М.А. Медведева, Д.А. Макаров [и др.] // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. – 2020. – Т. 65, №2. – С. 314–336. – DOI: 10.21638/spbu07.2020.206

*Сирин, А.А.* Эмиссия парниковых газов на торфоразработках в центре Европейской России / А.А. Сирин, Г.Г. Суворов // Метеорология и гидрология. – 2022. – №3. – С. 68–80. – DOI:

10.52002/0130-2906-2022-3-68-80 [то же на англ.: *Sirin, A.A. Greenhouse gas emissions from peat extraction in the Center of the European part of Russia / A.A. Sirin, G.G. Suvorov // Russian Meteorology and Hydrology. – 2022. – Vol. 47, No. 3. – P. 207–216. – DOI: 10.3103/S1068373922030062*].

*Сирин, А.А.* О значениях эмиссии метана из осушительных каналов / А.А. Сирин, Г.Г. Суворов, М.В. Чистотин, М.В. Глаголев // *Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. – 2012. – Т. 3, №2(6). – С. 1–10.*

*Сирин, А.А.* Изучение водообмена в болотных водах с помощью результатов анализа  $^3\text{H}$  / А.А. Сирин, Д.Б. Шумов, Л.С. Власова // *Водные ресурсы. – 1997. – Т. 24, №6. – С. 679–687.*

*Скадовский, С.* Биологические и физико-химические исследования озёр: Писарево, Круглово, Неклюдово Московской губернии / С. Скадовский, В. Савич, А. Брюхатова // *Труды Звенигород. Гидрофиз. станции. Применение методов физической химии к изучению пресных вод. – Москва, 1928а. – С. 167–214.*

*Скадовский, С.* Предварительное сообщение о результатах гидробиологического и физико-химического исследования Петровских озёр Тверской губ. / С. Скадовский, А. Щербаков, Г. Винберг // *Труды Звенигород. Гидрофиз. станции. Применение методов физической химии к изучению пресных вод. – Москва, 1928б. – С. 215–239.*

*Скадовский, С.Н.* Задачи гидробиологического исследования озёр в связи с проблемой продуктивности / С.Н. Скадовский // *Учён. записки Моск. гос. ун-та. – Москва–Ленинград: Объединённое науч.-техн. изд-во НКТП СССР, 1936. – Вып. 8. Биология. – С. 16–23.*

*Скадовский, С.Н.* Наблюдения над фауной коловраток и ракообразных в Луцинском болоте / С.Н. Скадовский // *Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. – Москва: МГУ, 1928. – С. 433–450.*

*Скадовский, С.Н.* Биология планктона и физико-химический режим Петровских озёр Оршанского торфяника Московской области / С.Н. Скадовский, А.А. Коршиков, И.Е. Амлинский, А.Л. Брюхатова // *Зоологический журнал. – 1933. – Т. XII, вып. 3. – С. 3–107 + 1 л. вкл.*

*Скальская, И.А.* Реакция зооперифитона озёр Дарвинского заповедника на ацидификацию / И.А. Скальская // *Структура и функционирование экосистем кислотных озёр [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 70(73)]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 170–185.*

*Скальская, И.А.* Сравнительный анализ структур зооперифитона и зообентоса слабоминерализованных озёр Дарвинского заповедника / И.А. Скальская, Н.Н. Жгарева // *Биология внутренних вод. – 2007. – №1. – С. 87–94.*

*Скворцов, А.К.* Гербарий. Пособие по методике и технике / А.К. Скворцов. – Москва: Наука, 1977. – 199 с.

*Скворцов, В.Э.* Стрекозы Восточной Европы и Кавказа: атлас-определитель / В.Э. Скворцов. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2010. – 623 с.

Скоробогатова, О.Н. Структура водорослей верховых болот (Нижевартовский район, ХМАО-Югра) / О.Н. Скоробогатова, О.Ю. Гидора // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 207–212. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10041

Скорородова, А.А. Содержание и формы миграции меди и цинка в природных водах Васюганского болота / А.А. Скорородова, О.Г. Савичев // Вестник Томского гос. ун-та. – 2013. – №368. – С. 166–172.

Слепухина, Т.Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского / Т.Д. Слепухина // Озеро Кубенское. Ч. III. Зоология. – Ленинград: Наука, 1977. – С. 51–86.

Слепухина, Т.Д. Зообентос и фитофильная фауна озёр Воже и Лача / Т.Д. Слепухина, Г.В. Фадеева // Гидробиология озёр Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). – Ленинград: Наука, 1978. – С. 131–178.

Слесарчук, И.С. Основные направления научной деятельности Вологодской опытно-мелиоративной станции / И.С. Слесарчук // Мелиорация земель Вологодской области. Сб. науч. тр. [СевНИИГиМ]. – Ленинград, 1987. – С. 18–24.

Слука, З.А. Влияние природной среды на морфологическое строение и биологические свойства *Sphagnum magellanicum* Brid. / З.А. Слука // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – №1. – С. 54–57.

Слука, З.А. К изучению водных свойств сфагновых мхов / З.А. Слука, С.Н. Тюремнов // Вестник Моск. ун-та. Сер. биология, почвоведение. – 1968. – №3. – С. 82–89.

Смагин, В.А. Ассоциации лесных болот класса *Vaccinieta uliginosi* на севере Европейской России / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, №3. – С. 83–94.

Смагин, В.А. Динамика зарастания торфяных карьеров (на примере выработанных торфяников Ленинградской области) / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 1982. – Т. 67, №8. – С. 1112–1117.

Смагин, В.А. Комплексы растительных сообществ болот таёжной зоны Европейской России / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 2014. – Т. 99, №11. – С. 1185–1223.

Смагин, В.А. О сукцессиях при образовании и развитии болот на месте малых озёр (Ленинградская область) / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, №1. – С. 76–87.

Смагин, В.А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа-болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 1999б. – Т. 84, №7. – С. 80–96.

Смагин, В.А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот Европейского Севера России / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 1999а. – Т. 84, №1. – С. 104–116.

Смагин, В.А. Растительность топей и мочажин верховых, переходных и аапа-болот Европейской России и её место в синтаксономии флористической школы / В.А. Смагин // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2012а. – Т. 14, №1(4). – С. 1125–1129.

Смагин, В.А. Смена растительности при зарастании мелких озёр под влиянием антропогенных факторов / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 1984. – Т. 69, №6. – С. 827–833.

Смагин, В.А. Смены растительности при зарастании мелких водоёмов под влиянием антропогенного фактора: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Смагин Виктор Алексеевич. – Ленинград, 1985. – 18 с.

Смагин, В.А. Сообщества с участием *Carex rostrata* и *Carex lasiocarpa* на болотах таёжной зоны Европейской России и их синтаксономия / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 2012б. – Т. 97, №6. – С. 761–782.

Смагин, В.А. Травяная и травяно-моховая растительность евтрофных болот таёжной зоны Европейской России и её синтаксономия / В.А. Смагин // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, №8. – С. 1302–1319.

Смагин, В.А. Сукцессии при современном заболачивании озёр Ленинградской области / В.А. Смагин, М.А. Бойчук // Ботанический журнал. 2022. Т. 107, №3. С. 269–286. – DOI: 10.31857/S000681362203005X

Смагин, В.А. Нахождение аапа-болот в Архангельской области / В.А. Смагин, М.Г. Носкова, В.П. Денисенков // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, №9. – С. 1095–1108.

Смелянский, И.Э. Механизмы сукцессий / И.Э. Смелянский // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, вып. 1. – С. 36–45.

Смирнов, И.П. Отражение комплексности сообществ верховых болот на их стратиграфии и прочности торфяной залежи (на примере некоторых болот Ленинградской обл.) / И.П. Смирнов // Вопросы классификации болотной растительности. – Санкт-Петербург: Наука, 1993. – С. 139–145.

Смирнов, И.П. Развитие грядово-мочажинного комплекса на верховом болоте (на примере юго-западного Приладожья) / И.П. Смирнов // Свойства и методы исследований торфяных и сапропелевых месторождений. – Калинин, 1983. – С. 35–40.

Смирнов, Н. Работа экологического отряда на Шиченгском озере / Н. Смирнов // Известия Вологод. о-ва изучения Северного края. – Вологда: Древности Севера, 2002. – Вып. XII. – С. 114.

Смирнов, Н.Н. Chydoridae фауны мира / Н.Н. Смирнов // Фауна СССР. Т. 1, вып. 2. – Ленинград.: Наука, 1971. – 531 с.

Смирнов, Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира / Н.Н. Смирнов // Фауна СССР. Т. 1, вып. 3. – Ленинград: Наука, 1977. – 236 с.

Смирнов, Н.Н. Историческая экология пресноводных зооценозов / Н.Н. Смирнов. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. – 225 с.

Смирнов, Н.Н. Роль высших растений в питании животного населения болот / Н.Н. Смирнов // Труды Моск. техн. ин-та рыбной пром-сти и хоз-ва им. А.И. Микояна. – Москва, 1959. – Вып. 10. – С. 75–87.

Смоляницкий, Л.Я. Метаболизм верховых болот в связи с проблемой их взаимоотношений с лесными экосистемами / Л.Я. Смоляницкий // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. – Вып. XV. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). –



С. 21–31.

*Смоляницкий, Л.Я.* Метаболическая организация выпуклых олиготрофных болот / Л.Я. Смоляницкий // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий (материалы VI Всесоюз. совещ., 5–7 сентября 1979 г.). – Минск.: Наука и техника, 1981. – С. 206–210.

*Смоляницкий, Л.Я.* Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов / Л.Я. Смоляницкий // Ботанический журнал. – 1977. – Т. 62, №9. – С. 1262–1272.

*Снятков, А.А.* Ботаническое исследование заливных лугов в долине рек Северной Двины и Вологды / А.А. Снятков. – Вологда: Типогр. Вологод. Губ. Правления, 1889. – 82 с.

*Созинов, О.В.* Эколого-ценотическая и ресурсоведческая характеристика *Comarum palustre* (Rosaceae) в условиях пойменного болота Споровское (Республика Беларусь) / О.В. Созинов, Д.Г. Груммо // Растительные ресурсы. – 2016. – Т. 52, вып. 3. – С. 321–338.

*Созинов, О.В.* Фиторазнообразие сплавинных сообществ гидрокарбонатных озёр Озёрской водно-ледниковой низины (Республика Беларусь) / О.В. Созинов, Е.В. Мойсейчик // Бюл. Брянского отд-ния РБО. – 2015. – №2(6). – С. 50–57.

*Солнцева, И.О.* Численность и видовой состав грибов в озёрах Дарвинского заповедника / И.О. Солнцева, Г.И. Виноградова, Л.В. Воронин // Биология внутренних вод. Информ. бюл. – Ленинград: Наука, 1987. – №76. – С. 4–7.

*Солоневич, Н.Г.* К биологии сфагновых мхов / Н.Г. Солоневич // Ботанический журнал. – 1966. – Т. 51, №9. – С. 1297–1302.

*Солоневич, Н.Г.* Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков / Н.Г. Солоневич // Растительность Крайнего Севера СССР и её освоение. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1956. – Вып. 2. – С. 307–497.

*Солоневич, Н.Г.* Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ / Н.Г. Солоневич // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. III, геоботаника. – 1963. – Вып. 5. – С. 3–93.

Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области / под ред. Н.Л. Болотовой, Н.К. Максutowой, А.А. Шабунова. – Вологда: Изд. ВГПУ, 2008. – 265 с. + 12 л. вкл.

*Сочава, В.Б.* Некоторые основные понятия и термины тундроведения / В.Б. Сочава // Журн. Рус. Бот. о-ва при Академии Наук СССР. – 1931. – Т. 16, №1. – С. 125–135.

Список лишенофлоры России / сост. Г.П. Урбанавичюс, отв. ред. М.П. Андреев. – Санкт-Петербург: Наука, 2010. – 194 с.

*Степанова, И.К.* Роль трофической структуры экосистем водоёмов северо-запада России в накоплении ртути в рыбе / И.К. Степанов, В.Т. Комов // Гидробиологический журн. – 2004. – Т. 40, №2. – С. 87–96.

*Степанова, И.К.* Ртуть в абиотических и биотических компонентах озёр Северо-Запада России / И.К. Степанов, В.Т. Комов // Экология. – 1996. – №3. – С. 198–202.

*Стерлягова, И.Н.* Материалы к альгофлоре Шиченгского болота (Вологодская область) / И.Н. Стерлягова, Ю.Н. Шабалина, Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы XXIII Всерос. молодёжная науч. конф. (с элементами науч. шк.) (4–8 апреля 2016 г. Сыктывкар). – Сыктывкар, 2016. – С. 41–44.

*Столбов, В.А.* К изучению водяных клещей (Hydrachnidia, Halacaroidea) болот подтаёжной зоны Тюменской области / В.А. Столбов, В.В. Попова // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 218–221. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10052

*Стройнов, Я.В.* Бактериопланктон Шиченгского болота и заражение планктонных бактерий вирусами / Я.В. Стройнов // Экологический сборник 5: Тр. молодых учёных Поволжья [Международ. науч. конф.]. – Тольятти: [Кассандра], 2015. – С. 352–355.

*Стройнов, Я.В.* Вириопланктон в разных пресноводных экосистемах: роль вирусов в смертности гетеротрофных бактерий: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10 – гидробиология / Стройнов Ярослав Витальевич. – Борок, 2014. – 22 с.

*Стройнов, Я.В.* Бактерио- и вириопланктон внутриболотных водных объектов верхового болота / Я.В. Стройнов, Д.А. Филиппов // Перспективы и проблемы современной гидробиологии: материалы Всерос. молодёжной гидробиол. конф. – Борок: [Филигрань], 2016. – С. 52–53.

*Стройнов, Я.В.* Бактерио- и вириопланктон водных объектов верхового болота (Вологодская область) / Я.В. Стройнов, Д.А. Филиппов // Биология внутренних вод. – 2017а. – №1. – С. 36–43. – DOI: 10.7868/S032096521701017X [то же на англ.: *Stroynov, Ya.V. Bacterio- and virioplankton in water bodies of a raised bog (Vologda oblast, Russia) / Ya.V. Stroynov, D.A. Philippov // Inland Water Biology. – 2017. – Vol. 10, No. 1. – P. 37–43. – DOI: 10.1134/S1995082917010175].*

*Стройнов, Я.В.* Вирио- и бактериопланктон первичных озёр Шиченгского болота (Вологодская область) / Я.В. Стройнов, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017б. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 222–227. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10042

*Стройнов, Я.В.* Вириопланктон верхового болота Шиченгское (Вологодская область) / Я.В. Стройнов, Д.А. Филиппов // Микроорганизмы и вирусы в водных экосистемах: Шестая междунар. Верещагинская Байкальская конф. 4-й Байкальский Микробиол. Симп. с междунар. участием (Иркутск, 7–12 сентября, 2015). Тез. докл. и стенд. сообщ. – Иркутск: Изд-во «Аспринт», 2015. – С. 313–314.

*Сукачёв, В.Н.* Болота, их образование, развитие и свойства. 3-е изд. / В.Н. Сукачёв. – Л., 1926. – 162 с. [то же // Избранные труды. Т. 2. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. – Ленинград: Наука, 1973. – С. 97–188.].

*Сукачёв, В.Н.* Идея развития в фитоценологии / В.Н. Сукачёв // Советская ботаника. – 1942. – №1–3. – С. 5–17.

*Суслова, Т.А.* Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов / Т.А. Суслова, А.Б. Чхобадзе, Д.А. Филиппов [и др.] // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2013. – Т. 7,

№3. – С. 93–104. – DOI: 10.24411/2072-8816-2013-10022

*Сушко, Г.Г.* Стрекозы (Insecta, Odonata) верховых болот Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко // Вестник ГрГУ им. Янки Купалы. Сер. 2. – 2010. – №3. – С. 124–128.

*Сушко, Г.Г.* Эколого-фаунистическая характеристика сообществ жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 – зоология, 03.00.16 – экология / Сушко Геннадий Геннадьевич. – Минск., 2002. – 20 с.

*Сушко, Г.Г.* Эколого-фаунистические особенности жуков-трясинников (Coleoptera, Scirtidae) в условиях верховых болот Белорусского Поозерья / Г.Г. Сушко, Д. Кубиш // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2002. – №4(22). – С. 102–105.

*Сушко, Г.Г.* Водные жесткокрылые (Coleoptera) гидрологического заказника «Ельня» / Г.Г. Сушко, И.А. Солодовников // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2000. – №3(17). – С. 92–96.

*Съвионтэцки, А.* Предварительная бактериологическая характеристика некоторых озерков болота Целау / А. Съвионтэцки, Д. Гурняк // Флора и фауна болота Целау: тез. докл. междунар. науч. конф. – Калининград, 1996. – С. 18–20 (рус.) + 43–45 (англ.).

*Табака, Л.В.* Флора и растительность приморских озёр Латвийской ССР (на примере озера Кланю и его окрестностей) / Л.В. Табака, З.Т. Эглите // Растительный покров водно-болотных угодий Приморской Прибалтики. – Таллин, 1986. – С. 108–117.

*Таликина, М.Г.* Гистофизиологическая характеристика гонад окуня *Perca fluviatilis* из кислотных озёр Дарвинского заповедника / М.Г. Таликина, В.Т. Комов, Н.М. Зеленецкий // Вопросы ихтиологии. – 1996. – Т. 36, №3. – С. 400–406.

*Тарноградский, Д.А.* Микрофлора и микрофауна Сакочавских торфяных озёр и других сфагновых водоёмов Кавказа / Д.А. Тарноградский // Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции при Горском с.-х. Ин-те. Т. IV, вып. 2–3. – Дзауджикау: Гос. Изд-во Северо-Осетинской АССР, 1945. – С. 7–11.

*Тарноградский, Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 5. Сфагнетумы Махарского ущелья (Карачаевско-Черкесская А. О.) / Д.А. Тарноградский // Труды Северо-Осетинского с.-х. ин-та. Т. 22. Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции. Т. VII, вып. 1–2. – Орджоникидзе: Северо-Осетинское кн. изд-во, 1961. – С. 3–32.

*Тарноградский, Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 6. Девдоракское сфагновое болотце / Д.А. Тарноградский // Труды Северо-Осетинского с.-х. ин-та. Т. 18. Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции. Т. VI, вып. 1–2. – Орджоникидзе: Северо-Осетинское кн. изд-во, 1957а. – С. 3–56 + 7 л. вкл.

*Тарноградский, Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 8. Осоково-сфагновые озёра в верховьях реки Балкарский Черек / Д.А. Тарноградский // Труды Северо-Осетинского с.-х. ин-та. Т. 20. Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции. Т. VI, вып. 3. – Орджоникидзе: Северо-Осетинское кн. изд-во, 1959. – С. 3–59 + 16 л. вкл.

*Тарноградский, Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. II. Тарское торфяное болото / Д.А. Тарноградский // Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции при Северо-Осетинском с.-х. Ин-те. Т. V, вып. 1. – Дзауджикау: Гос. Изд-во Северо-Осетинской АССР, 1947. – С. 19–34 + 3 л. вкл.

*Тарноградский, Д.А.* Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. VII. Сфагнетумы Кавказского государственного заповедника / Д.А. Тарноградский // Труды Северо-Осетинского с.-х. ин-та. Т. 19. Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции. Т. VI, вып. 1–2. – Орджоникидзе: Северо-Осетинское кн. изд-во, 1957б. – С. 31–39.

*Тауриньш, Э.Я.* Орнитофауна верховых болот Латвийской ССР / Э.Я. Тауриньш // Экология и миграции птиц Прибалтики: Труды 4-й Прибалтийской орнитол. конф. Рига, июль–август 1960 года. – Рига, 1961. – С. 311–315. [2-е изд.: Рус. орнитол. журн. – 2002. – Т. 11, вып. 173. – С. 65–70.].

*Тачалов, С.Н.* Динамика изменения площадей древесной растительности и торфяных сплавин на Рыбинском водохранилище / С.Н. Тачалов // Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории им. М.А. Рыкачева. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1965. – Вып. 2. – С. 115–122.

*Теплякова, Н.В.* Исследование болот на территории национального парка «Русский Север» / Н.В. Теплякова // Верещагины: их вклад в российскую науку и культуру (к 100-летию со дня рождения Н.К. Верещагина): материалы Всерос. науч. конф. – Череповец, 2009. – С. 19–24.

*Теплякова, Н.В.* Особенности строения и формирования торфяных отложений Тековского болота, расположенного на территории НП «Русский Север» / Н.В. Теплякова // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия: материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 310–311.

Терминологический словарь по экологии, геоботанике и почвоведению: Русско-англо-немецко-французский / сост. Т.Г. Горышина, А.А. Ниценко, О.С. Гребенщиков. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. – 248 с.

*Тесленко, В.А.* Определитель веснянок (Insecta, Plecoptera) России и сопредельных стран. Имаго и личинки / В.А. Тесленко, Л.А. Жильцова. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 382 с.

*Теуш, О.А.* Апеллятивные номинации болотистой местности в диалектах Европейского Севера России / О.А. Теуш // Славянский альманах. – 2019а. – №1–2. – С. 305–334. – DOI: 10.31168/2073-5731.2019.1-2.4.02

*Теуш, О.А.* Заимствованная лексика с семантикой ‘заболоченное место’ в диалектах Европейского Севера России: заимствования из ненецкого, коми, волжско-финских и тюркских языков / О.А. Теуш // Вопросы истории и культуры северных стран и территорий. – 2018б. – №3(43). – С. 67–82.

*Теуш, О.А.* Лексика саамского происхождения с семантикой ‘заболоченное место’ в диалектах Европейского Севера России / О.А. Теуш // Вопросы истории и культуры северных стран и территорий. – 2018а. – №2(42). – С. 76–101.

*Теуш, О.А.* Прибалтийско-финская по происхождению лексика с семантикой 'заболоченное место' в диалектах Европейского Севера России / О.А. Теуш // Финно-угроведение. – 2019б. – №1(60). – С. 31–49.

Технический анализ торфа / под ред. Е.Т. Базина. – Москва: Недра, 1992. – 431 с.

*Тимакова, Т.М.* Функционирование бактериопланктона в ацидофицированных водоёмах Карелии / Т.М. Тимакова // Гидробиологический журнал. – 1999. – Т. 35, вып. 3. – С. 40–48.

*Титов, Ю.В.* Динамика травяной растительности поймы реки Хопёр / Ю.В. Титов, Е.В. Печенюк. – Ленинград, 1990. – 139 с.

*Тиунов, А.В.* К вопросу об особенностях азотного питания растений олиготрофных болот / А.В. Тиунов, О.В. Галанина, Б.Ф. Хасанов // Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика: Тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (14–23 сентября 2016 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар, 2016. – С. 126–128.

*Тихомирова, Л.К.* Сплавинные комплексы Ивановского водохранилища (на примере Волжского плёса) / Л.К. Тихомирова, А.В. Никитин // Торфяные и водные ресурсы Верхневолжья и их использование. – Калинин, 1980. – С. 11–19.

*Тихоненков, Д.В.* Биоразнообразие и количественное обилие гетеротрофных жгутиконосцев (Protista) заболоченных озёр Полисто-Ловатской болотной системы / Д.В. Тихоненков // Труды Гос. природного заповедника «Рдейский». – Великий Новгород, 2009. – Вып. 1. – С. 68–92.

*Тихоненков, Д.В.* Фауна, морфология и структура сообществ свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев в разнотипных пресноводных и морских биотопах: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология, 03.00.33 – протистология / Тихоненков Денис Викторович. – Борок, 2006. – 24 с.

*Тихоненков, Д.В.* Видовой состав и распределение гетеротрофных жгутиконосцев в заболоченных биотопах Среднего Поволжья / Д.В. Тихоненков, Ю.А. Мазей // Поволжский экологический журнал. – 2007а. – №3. – С. 227–234.

*Тихоненков, Д.В.* Гетеротрофные жгутиконосцы в заболоченных ландшафтах южной тайги: роль пространства и времени в формировании видового разнообразия / Д.В. Тихоненков, Ю.А. Мазей // Зоологический журнал. – 2009а. – Т. 88, №11. – С. 1283–1290.

*Тихоненков, Д.В.* Динамика сообщества сфагнобионтных гетеротрофных жгутиконосцев / Д.В. Тихоненков, Ю.А. Мазей // Успехи современной биологии. – 2007б. – Т. 127, №6. – С. 593–600.

*Тихоненков, Д.В.* Пространственная структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в сфагновом болоте / Д.В. Тихоненков, Ю.А. Мазей // Журнал общей биологии. – 2009б. – Т. 70, №1. – С. 52–67.

*Токарев, П.Н.* Разработка методики дешифрирования на космоснимках основных типов болотных участков Карелии с использованием материалов наземных и дистанционных исследований на основе ГИС-технологий / П.Н. Токарев // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2005. – Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фен-

носкандии. – С. 65–78.

*Толмачев, А.И.* Введение в географию растений / А.И. Толмачев. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.

*Томилина, И.И.* Токсикологическая и тератогенная оценка донных отложений озёр Дарвинского заповедника / И.И. Томилина, Л.П. Гребенюк, В.Т. Комов // Труды Дарвин. гос. природ. биосфер. заповедника. – Череповец, 2006. – Вып. XVI. – С. 152–158.

*Томилина, И.И.* Оценка токсичности грунтов озёр Дарвинского заповедника / И.И. Томилина, В.Т. Комов // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Санкт-Петербург: Наука, 1996. – №100. – С. 62–65.

Торфяной фонд РСФСР. Вологодская область. – Москва, 1955. – XXIII+652 с.

Торфяной фонд РСФСР. Вологодская область. – Москва, 1970. – LIV+617 с.

Торфяной фонд РСФСР. – Москва, 1957. – 774 с.

Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации / под ред. А.А. Сирина, Т.Ю. Минаевой. – Москва: ГЕОС, 2001. – 190 с.

Торфяные ресурсы РСФСР. – Москва, 1991. – 99 с.

*Трасс, Х.Х.* Флора и растительность низинных болот западной Эстонии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Трасс Ханс Хартмутович. – Тарту, 1955. – 24 с.

*Трифонова, Н.А.* Химический и микробиологический состав вод вторичных озёр Иксинского болота (южная тайга, Западная Сибирь) / Н.А. Трифонова, М.А. Здвижков, Ю.И. Прейс // Известия Томского политехн. ун-та. Инжиниринг георесурсов. – 2010. – Т. 317, №1. – С. 143–149.

*Турбанов, И.С.* К фауне ложноскорпионов (Arachnida: Pseudoscorpiones) сфагновых болот Северо-Запада России и юга Чили / И.С. Турбанов, В.Б. Колесников, А.А. Пржиборо // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 228–235. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10058

*Тыртиков, А.П.* Заболачивание водоёмов в северной тайге Западной Сибири и динамика вечной мерзлоты / А.П. Тыртиков // Вестник Моск. ун-та. Сер. биология, почвоведение. – 1969. – №1. – С. 51–54.

*Тюремнов, С.Н.* Микроклиматические наблюдения на верховом болоте / С.Н. Тюремнов // Труды Науч.-исслед. торф. ин-та. – М., 1928. – Т. 1. – С. 107–132.

*Тюремнов, С.Н.* Торфяные месторождения и их разведка. 2-е изд., испр. и доп. / С.Н. Тюремнов. – Москва–Ленинград: Энергоиздат, 1949. – 464 с.

*Тюремнов, С.Н.* Изменение химического состава вод торфяных болот в зависимости от условий их залегания / С.Н. Тюремнов, И.Ф. Ларгин // Труды Гос. гидрол. ин-та. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1966. – Вып. 135. Вопросы мелиоративной гидрологии. – С. 223–242.

*Удоденко, Ю.Г.* Ртуть в гидроморфных почвах Воронежского государственного природного биосферного заповедника / Ю.Г. Удоденко, Т.А. Девятова, В.Т. Комов, О.В. Трегубов // Вестник Воронежского гос. ун-та. Сер.: Химия. Биология. Фармация. – 2011. – №2. – С. 148–153.

*Удоденко, Ю.Г.* Ртуть в торфяных залежах Шиченгского болота (Вологодская область) /

Ю.Г. Удоденко, Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 236–242. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10059

*Узенбаев, С.Д.* Экология хищных членистоногих мезотрофного болота / С.Д. Узенбаев. – Петрозаводск: Изд. Карельского филиала АН СССР, 1987. – 128 с.

*Уломский, С.Н.* Влияние болотного водосбора и ГРЭС на развитие озёрного планктона (на примере оз. Исетского Свердловской области) / С.Н. Уломский // Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва. – Москва: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. IV. – С. 93–96.

*Усова, Л.И.* Практическое пособие по ландшафтному дешифрированию аэрофотоснимков различных типов болот Западной Сибири / Л.И. Усова. – Санкт-Петербург: Нестор-История, 2009. – 78 с. + 3 л.

Усовершенствование ботанического анализа торфа (краткие методические указания) / сост. Г.В. Голгофская, Е.К. Лисицына. – Москва, 1968. – 9 с. + 2 л. вкл.

*Федотов, Ю.П.* Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья (флора и растительность) / Ю.П. Федотов. – Брянск, 1999. – 106 с.

*Федотов, Ю.П.* Сообщества олиготрофных болот юга лесной зоны (на примере юго-восточной части Брянской области) / Ю.П. Федотов // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79, №10. – С. 76–84.

*Федотов, Ю.П.* Флора болот Брянской области / Ю.П. Федотов. – Брянск, 2011. – 153 с.

*Федотова, А.В.* Молекулярная идентификация фильтрующихся форм бактерий и архей ультрапресных вод: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.03 – микробиология / Федотова Анна Вячеславовна. – Москва, 2013. – 24+2 с.

*Федотова, А.В.* Молекулярная идентификация фильтрующих форм бактерий и архей в воде кислотных озёр севера России / А.В. Федотова, С.Э. Белова, И.С. Куличевская, С.Н. Дедыш // Микробиология. – 2012. – Т. 81, №3. – С. 306–313. [то же на англ.: *Fedotova, A.V.* Molecular identification of filterable bacteria and archaea in the water of acidic lakes of northern Russia / A.V. Fedotova, S.E. Belova, I.S.Kulichevskaya, S.N. Dedysh // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. – 2012. – Vol. 81, №3. – P. 281–287. – DOI: 10.1134/S002626171203006X].

*Фельбаба-Клушина, Л.М.* Рослинний покрив боліт і водойм верхів'я басейну р. Тиса (Українські Карпати) та флювіальна концепція його охорони / Л.М. Фельбаба-Клушина. – Ужгород: Поліграфцентр «Ліра», 2010. – 190 с.

*Филенко, Р.А.* Воды Вологодской области / Р.А. Филенко. – Ленинград.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1966. – 132 с.

*Филимонова, З.И.* О микрофауне болотных водоёмов заповедника «Кивач» / З.И. Филимонова, Н.А. Белоусова // Проблемы заповедного дела. – 1988. – №2. – С. 178–200.

*Филимонова, З.И.* О микрофауне малых болотных водоёмов Карелии / З.И. Филимонова, Н.А. Белоусова // Вопросы комплексного изучения болот. – Петрозаводск, 1973. – С. 69–84.

*Филимонова, З.И.* Биоценозы различных элементов гидрографической сети болот в Калевальском районе / З.И. Филимонова, Р.П. Козлова // Пути изучения и освоения болот Северо-

Запада. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. – С. 25–31.

Филимонова, З.И. К вопросу изучения биоценозов ультрадистрофных водоёмов болот южной Карелии / З.И. Филимонова, Т.К. Юрковская // Учён. записки Карельского пед. ин-та. – Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1964. – Т. 15. Вопросы гидробиологии водоёмов Карелии. – С. 97–103.

Филимонова, З.И. О биоценозах некоторых типов водоёмов прибалтийских болот в бассейне реки Нюхчи / З.И. Филимонова, Т.К. Юрковская // Болота Карелии и пути их освоения. – Петрозаводск: Карелия, 1971. – С. 80–88.

Филимонова, З.И. Фауна беспозвоночных некоторых болотных местообитаний / З.И. Филимонова, Т.К. Юрковская // Науч. конф. по итогам работы Ин-та биологии Карельского филиала АН СССР за 1962 год. Май 1963 г. Тез. докл. – Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1963. – С. 151–154.

Филимонова, Л.В. Динамика уровня режима, зарастания и заторфовывания палеоводоёмов заповедника «Кивач» на фоне изменений природной среды за последние 11500 лет / Л.В. Филимонова // Направления исследований в современном болотоведении России. – Санкт-Петербург–Тула, 2010. – С. 113–126.

Филимонова, Л.В. История растительности в позднеледниковье и голоцене на территории заказника «Толвоярви» (Карелия) / Л.В. Филимонова // Труды Карельского науч. центра РАН. – 2014. – №2. Сер. Биогеография. – С. 3–13.

Филимонова, Л.В. Динамика уровня режима, зарастания и заторфовывания озера Руоколампи (заповедник «Кивач») в голоцене / Л.В. Филимонова, Т.С. Шелехова // Труды Карельского науч. центра РАН. – Петрозаводск, 2005. – Вып. 8. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. – С. 121–132.

Филиппов, В.А. О методике построения стратиграфических колонок торфяных залежей с использованием программы *Gistogram Maker* / В.А. Филиппов, Д.А. Филиппов // Труды Ин-сторфа. – 2010. – №2(55). – С. 11–14.

Филиппов, Д. Флора комплексного заказника «Шиченгский» / Д. Филиппов // Вестник НСО. Сер. Физико-математические и естественнонаучные дисциплины. Раздел Естественные дисциплины. Вып. 2. – Вологда: Изд-во «Русь», 2005б. – С. 55–61.

Филиппов, Д.А. *Oxycoccus micricarpus* (Ericaceae) в Вологодской области / Д.А. Филиппов // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2015а. – Т. 9, №3. – С. 135–144. – DOI: 10.24411/2072-8816-2015-10024

Филиппов, Д.А. *Papilio machaon* Linnaeus, 1758 (Insecta, Lepidoptera, Papilionidae) в Вологодской области / Д.А. Филиппов // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2015б. – №8–4. – С. 697–701.

Филиппов, Д.А. Анализ флоры пойменных болот бассейна Онежского озера (Вологодская область) / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. I (XIV) Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3–6 апреля



2007 г.). – Сыктывкар, 2007а. – С. 266–269.

*Филиппов, Д.А.* Антропогенные сукцессии болотных экосистем на водосборах таёжной зоны Европейского Севера / Д.А. Филиппов // Антропогенные сукцессии водосборов таёжной зоны: биоиндикация и мониторинг: Сб. ст. – Вологда: Б.и., 2007б. – С. 56–64.

*Филиппов, Д.А.* Болотные экосистемы / Д.А. Филиппов // Экосистемы бассейна реки Кубены / Под ред. Н.Л. Болотовой, Д.А. Филиппова. – Вологда: ПФ «Полиграф-Периодика», 2023а. – С. 223–234.

*Филиппов, Д.А.* Ботанические заметки о сплавинах некоторых водоёмов Вологодской области / Д.А. Филиппов // II Всерос. (XVII) молодёжная науч. конф. (с элементами науч. шк.) «Молодёжь и наука на Севере»: Материалы докл. (22–26 апреля 2013 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия). – Сыктывкар, 2013а. – Т. I. – С. 140–141.

*Филиппов, Д.А.* Вадим Анатольевич Экзерцев (16 V 1933 – 1 VI 1989) / Д.А. Филиппов // Ботанический журнал. – 2013б. – Т. 98, №6. – С. 772–785.

*Филиппов, Д.А.* Вклад В.Г. Папченкова в изучение растительного покрова Вологодской области / Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2015в. – Вып. 71(74). Горизонты гидробиологии. – С. 23–40. – DOI: 10.24411/0320-3557-2015-10002

*Филиппов, Д.А.* Гидробиология болот / Д.А. Филиппов // Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование. Междунар. симп. (Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 г.): Тез. докл. – Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2015г. – С. 75–76.

*Филиппов, Д.А.* Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) / Д.А. Филиппов // Вода: химия и экология. – 2014а. – №7(73). – С. 10–17.

*Филиппов, Д.А.* Из истории стационарных исследований водно-болотных угодий Вологодской области / Д.А. Филиппов // Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика: Тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (14–23 сентября 2016 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар, 2016в. – С. 137–139.

*Филиппов, Д.А.* История формирования и современное состояние сети охраняемых болот Вологодской области / Д.А. Филиппов // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала (к 75-летию Печоро-Илычского заповедника): материалы докл. науч.-практ. конф. (7–10 ноября 2005 г., Республика Коми, г. Сыктывкар). – Сыктывкар, 2006а. – С. 206–211.

*Филиппов, Д.А.* К познанию болот Вологодской области: Кемско-Иткольский болотный район / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докл. XVII Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 5–9 апреля 2010 г.). – Сыктывкар, 2010а. – С. 68–70.

*Филиппов, Д.А.* К познанию болот Вологодской области: Куножско-Кичменьгский болотный район / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докл. XVI Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 6–10 апреля

2009 г.). – Сыктывкар, 2009а. – С. 222–224.

*Филиппов, Д.А.* К познанию флоры верховых болот центральных районов Вологодской области / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докл. Тринадцатой молодёжной науч. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3–7 апреля 2006 г.). – Сыктывкар, 2007в. – С. 257–259.

*Филиппов, Д.А.* Кустарниково-гигрофильно-травяные сообщества пойменных болот Европейского Севера России / Д.А. Филиппов // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны. Материалы междунар. науч.-практ. семинара. Минск, Беларусь. 30 сентября – 1 октября 2009 г. – Мн.: Право и экономика, 2009б. – С. 244–246.

*Филиппов, Д.А.* Направления исследований болот Вологодской области / Д.А. Филиппов // Болота и биосфера: Материалы Пятой Науч. Шк. (11–14 сентября 2006 г.). – Томск: Изд-во ЦНТИ, 2006б. – С. 261–266.

*Филиппов, Д.А.* Находки некоторых редких видов на болотах северо-запада Вологодской области / Д.А. Филиппов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2008а. – Т. 113, вып. 3. – С. 64.

*Филиппов, Д.А.* Некоторые итоги изучения болот Южно-Прионежского болотного района (северо-запад Вологодской области) / Д.А. Филиппов // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия. Материалы Всерос. конф. с междунар. участием (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008б. – С. 261–265.

*Филиппов, Д.А.* Новые встречи редких птиц в Вологодской области (наблюдения 2022 года) / Д.А. Филиппов // Рус. орнитологический журнал. – 2023б. – Т. 32, вып. 2280. – С. 910–912.

*Филиппов, Д.А.* Новые находки мхов в Вологодской области. 5 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 2 – Новые бриологические находки. 2 / Д.А. Филиппов // Arctoa. – 2013в. – Vol. 22. – С. 241–242. [Софронова, Е.В. New bryophyte records. 2 – Новые бриологические находки. 2 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2013. – Vol. 22. – С. 239–262. – DOI: 10.15298/arctoa.22.33].

*Филиппов, Д.А.* Новые сведения о редких птицах Вологодской области / Д.А. Филиппов // Рус. орнитол. журн. – 2016а. – Т. 25, вып. 1282. – С. 1644–1645.

*Филиппов, Д.А.* О верховых болотах вологодской части бассейна Белого моря / Д.А. Филиппов // Геология морей и океанов: Материалы XIX Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии. Москва, 14–18 ноября 2011 г. – М.: ГЕОС, 2011а. – Т. III. – С. 285–289.

*Филиппов, Д.А.* О динамике некоторых пойменных болот на северо-западе Вологодской области / Д.А. Филиппов // Болота и биосфера: Материалы шестой Всерос. науч. шк. (10–14 сентября 2007 г.). – Томск: Изд-во ФГУ «Томский ЦНТИ», 2007г. – С. 288–293.

*Филиппов, Д.А.* О зарастании внутриболотных озёр Архангельской и Вологодской областей / Д.А. Филиппов // XXI Всерос. молодёжная науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (посвящ. 70-летию А.И. Таскаева): Материалы докл. 7–11 апреля 2014 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия. – Сыктывкар, 2014б. – С. 91–95.

Филиппов, Д.А. О находках некоторых редких в Вологодской области насекомых / Д.А. Филиппов // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. – 2015д. – №11–1. – С. 127.

Филиппов, Д.А. О находке *Juncus stygius* L. на северо-западе Вологодской области / Д.А. Филиппов // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. Биология. – 2008в. – Вып. 1. – С. 84–85.

Филиппов, Д.А. О пойменных болотах северной части НП «Русский Север» / Д.А. Филиппов // Научно-практическая конф., посвящ. 15-летию национального парка «Русский Север»: Сб. материалов. – Кириллов, 2008е [2007 на обл.]. – С. 7–8.

Филиппов, Д.А. О растительном покрове вторичных болотных озерков верховых болот / Д.А. Филиппов // Гидробиотаника 2015: материалы VIII Всерос. конф. с междунар. участием по водным макрофитам, п. Борок, 16–20 октября 2015 г. – Ярославль: Филигрань, 2015е. – С. 237–239.

Филиппов, Д.А. Особенности структурной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водоёмов и водотоков / Д.А. Филиппов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 251–277. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10063

Филиппов, Д.А. Остров-Мороцкое болото [Электронный ресурс] / Д.А. Филиппов // Вода России: научно-популярная энциклопедия. – 2015з. – Режим доступа: [http://water-rg.ru/Водные\\_объекты/1210/Остров-Мороцкое](http://water-rg.ru/Водные_объекты/1210/Остров-Мороцкое)

Филиппов, Д.А. Первые результаты исследования болотного массива «Алексеевское-1» (Сокольский район, Вологодская область) / Д.А. Филиппов // Вузовская наука – региону: Материалы пятой всерос. науч.-техн. конф. (21 февраля 2007 г.). – Вологда: Изд. ВоГТУ, 2007д. – Т. 2. – С. 355–357.

Филиппов, Д.А. Подходы к проблеме сохранения редких растений болотных экосистем Вологодской области / Д.А. Филиппов // Проблемы Красных книг регионов России: Материалы межрегион. науч.-практ. конф. (30 ноября – 1 декабря 2006 г., Пермь). – Пермь: Изд. Перм. гос. ун-та, 2006в. – С. 189–193.

Филиппов, Д.А. Пойменные болота в системе охраняемых природных территорий Вологодской области / Д.А. Филиппов // Современные экологические проблемы Севера (к 100-летию со дня рождения О.И. Семенова-Тян-Шанского): Материалы Междунар. конф. (10–12 октября 2006 г.). – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2006г. – Ч. 2. – С. 189–191.

Филиппов, Д.А. Пойменные болота северо-запада Вологодской области и их рациональное использование / Д.А. Филиппов // Приоритетные направления развития науки и техники: Докл. Всерос. науч.-техн. конф. – Тула: Изд-во ТулГУ, 2007е. – С. 23–25.

Филиппов, Д.А. Последствия освоения пойменных болот Вологодской области / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. Тринадцатой молодёжной науч. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3–7 апреля 2006 г.). – Сыктывкар, 2007ж. – С. 260–262.

Филиппов, Д.А. Предварительный список листостебельных мхов Вологодской области /

Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2012а. – №6(41). – С. 24–37.

*Филиппов, Д.А.* Предварительный список макроскопических водорослей Вологодской области / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2013г. – №12(59), ч. 1. – С. 57–61.

*Филиппов, Д.А.* Прибрежно-водная растительность в структуре пойменных болот вологодского Прионежья / Д.А. Филиппов // Биология внутренних вод: Тез. докл. XIII Междунар. молодёжной шк.-конф. (Борок, 23–26 октября 2007 г.). – Борок: Б.и., 2007з. – С. 71.

*Филиппов, Д.А.* Проблема оценка статуса редкости растений болотных местообитаний Вологодской области [Электронный ресурс] / Д.А. Филиппов // Междунар. рабочее совещ. «Методы оценки угрозы исчезновения видов и определение статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона, посвящ. 50-летию создания Красного списка IUCN»: Тез. докл. (Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 29 сентября – 4 октября 2014 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар, 2014в. – С. 18. – Режим доступа: [http://ib.komisc.ru/add/conf/iucn/wp-content/uploads/Theses-of-reports\\_rus.pdf](http://ib.komisc.ru/add/conf/iucn/wp-content/uploads/Theses-of-reports_rus.pdf)

*Филиппов, Д.А.* Разнообразие верховых болот Вологодской области / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVIII Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 4–8 апреля 2011 г.). – Сыктывкар, 2011б. – С. 59–61.

*Филиппов, Д.А.* Растительный покров пойменных болот северо-запада Вологодской области / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. шк.-конф. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007и. – Ч. II. – С. 254–257.

*Филиппов, Д.А.* Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель) / Д.А. Филиппов. – Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010б. – 217 с.

*Филиппов, Д.А.* Редкие виды сосудистых растений болот Вологодской области / Д.А. Филиппов // Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия: Тез. докл. Междунар. конф. (19–23 сентября 2005 г., Вологда). – Вологда, 2005а. – С. 172.

*Филиппов, Д.А.* Ресурсы болотных экосистем Вологодской области и их охрана / Д.А. Филиппов // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана: Материалы междунар. симп. (Петрозаводск, 30 августа – 2 сентября 2005 г.). – Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2006д. – С. 255–266.

*Филиппов, Д.А.* Структура и динамика экосистем пойменных болот бассейна Онежского озера (Вологодская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология, 03.00.05 – ботаника / Филиппов Дмитрий Андреевич. – Сыктывкар, 2008г. – 23 с.

*Филиппов, Д.А.* Структура растительного покрова болот в поймах малых рек северо-запада Вологодской области / Д.А. Филиппов // Материалы докладов I Всерос. молодёжной науч. конф. «Молодёжь и наука на Севере» (в 3-х томах). Т. III. XV Всерос. молодёжная науч. конф.

«Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 14–18 апреля 2008 г.). – Сыктывкар, 2008д. – С. 312–314.

Филиппов, Д.А. Структура растительного покрова пойменных болот севера Русской равнины / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2009в. – №4. – С. 47–49.

Филиппов, Д.А. Уломское болото [Электронный ресурс] / Д.А. Филиппов // Вода России: научно-популярная энциклопедия. – 2015и. – Режим доступа: [http://water-gf.ru/Водные\\_объекты/2201/Уломское\\_болото](http://water-gf.ru/Водные_объекты/2201/Уломское_болото)

Филиппов, Д.А. Флора выработанных торфяников центральной части Вологодской области / Д.А. Филиппов // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XIX Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 2–6 апреля 2012 г.). – Сыктывкар, 2012б. – С. 55–57.

Филиппов, Д.А. Флора и растительность болот / Д.А. Филиппов // Природа Вологодской области / Под ред. Г.А. Воробьёва. – Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007к. – С. 218–226.

Филиппов, Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) / Д.А. Филиппов // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2015жс. – Т. 9, №4. – С. 86–117. – DOI: 10.24411/2072-8816-2015-10033

Филиппов, Д.А. Флора Шиченгского ландшафтного заказника и её анализ: выпускная квалификационная работа / Вологод. гос. пед. ун-т; Д.А. Филиппов; науч. рук. А.Н. Левашов. – Вологда, 2004а. – 67 с.

Филиппов, Д.А. Флора Шиченгского ландшафтного заказника и её анализ / Д.А. Филиппов // Молодые исследователи – региону: Материалы Всерос. науч. конф. студентов и аспирантов. – Вологда: Изд. ВоГТУ, 2004б. – С. 43–44.

Филиппов, Д.А. *Carex buxbaumii* Wahlenb. (Cyperaceae) в Вологодской области / Д.А. Филиппов, Ю.А. Бобров // Полевой журнал биолога. – 2023. – Т. 5, №1. – С. 5–21. – DOI: 10.52575/2712-9047-2023-5-1-5-21

Филиппов, Д.А. *Lobelia dortmanna* (Lobeliaceae) в Вологодской области / Д.А. Филиппов, Ю.А. Бобров, А.Б. Чхобадзе, А.Н. Левашов // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. – 2016. – Вып. 1. – С. 84–99. – DOI: 10.21638/spbu03.2016.106

Филиппов, Д.А. Бриофлора пойменных болот бассейна Онежского озера (Вологодская область) / Д.А. Филиппов, М.А. Бойчук // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Материалы XI Перфильевских науч. чтений, посвящ. 125-летию со дня рождения И.А. Перфильева (1882–1942), Архангельск, 23–25 мая 2007 г. Ч. 2. – Архангельск, 2007. – С. 179–183.

Филиппов, Д.А. К флоре мхов болот бассейна Онежского озера в пределах Вологодской области / Д.А. Филиппов, М.А. Бойчук // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, №4. – С. 553–561.

Филиппов, Д.А. Мхи Шиченгского ландшафтного заказника (Вологодская область) /

Д.А. Филиппов, М.А. Бойчук // Вестник Северного (Арктического) фед. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2015. – №2. – С. 80–89.

*Филиппов, Д.А.* Новые находки мхов в Вологодской области. 9 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 12 – Новые бриологические находки. 12 / Д.А. Филиппов, М.А. Бойчук // Arctoa. – 2019. – Vol. 28, №1. – С. 118. [*Софронова, Е.В.* New bryophyte records. 12 – Новые бриологические находки. 12 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2019. – Vol. 28, №1. – С. 116–142. – DOI: 10.15298/arctoa.28.10].

*Филиппов, Д.А.* Новые находки мхов в Вологодской области. 4 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 1 – Новые бриологические находки. 1 / Д.А. Филиппов, М.А. Бойчук // Arctoa. – 2012. – Vol. 21. – С. 280–281. [*Софронова, Е.В.* New bryophyte records. 1 – Новые бриологические находки. 1 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2012. – Vol. 21. – С. 275–300. – DOI: 10.15298/arctoa.21.27].

*Филиппов, Д.А.* Виктор Петрович Денисенков (к 75-летию со дня рождения) / Д.А. Филиппов, О.В. Галанина // Растительность России. – 2013. – №22. – С. 137–141.

*Филиппов, Д.А.* Материалы к флоре печёночников ландшафтного заказника «Харинский» (Вологодская область) / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2015б. – №8–5. – С. 972.

*Филиппов, Д.А.* Новые виды печёночников для флоры Вологодской области / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2008. – Т. 113, вып. 6. – С. 76–77.

*Филиппов, Д.А.* Новые находки печёночников в Вологодской области. I / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Arctoa. – 2010. – Vol. 19. – С. 264.

*Филиппов, Д.А.* Новые находки печёночников в Вологодской области. 2 / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Arctoa. – 2011a. – Vol. 20. – С. 248–249.

*Филиппов, Д.А.* Новые находки печёночников в Вологодской области. 3 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 1 – Новые бриологические находки. 1 / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Arctoa. – 2012a. – Vol. 21. – С. 279–280. [*Софронова, Е.В.* New bryophyte records. 1 – Новые бриологические находки. 1 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2012. – Vol. 21. – С. 275–300. – DOI: 10.15298/arctoa.21.27].

*Филиппов, Д.А.* Новые находки печёночников в Вологодской области. 4 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 3 – Новые бриологические находки. 3 / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Arctoa. – 2014. – Vol. 23. – С. 219. [*Софронова, Е.В.* New bryophyte records. 3 – Новые бриологические находки. 3 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2014. – Vol. 23. – С. 219–238. – DOI: 10.15298/arctoa.23.19].

*Филиппов, Д.А.* Новые находки печёночников в Вологодской области. 5 / Софронова, Е.В. (ред.) New bryophyte records. 5 – Новые бриологические находки. 5 / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Arctoa. – 2015a. – Vol. 24, №2. – С. 587–588. [*Софронова, Е.В.* New bryophyte records. 5 – Новые бриологические находки. 5 / Е.В. Софронова [и др.] // Arctoa. – 2015. – Vol. 24, №2. – С. 584–609. – DOI: 10.15298/arctoa.24.51].

Филиппов, Д.А. Новые находки печёночников в Вологодской области. 6 / Софронова, Е.В. (ред.) *New bryophyte records. 6 – Новые бриологические находки. 6* / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // *Arctoa*. – 2016. – Vol. 25, №1. – С. 190. [Софронова, Е.В. *New bryophyte records. 6 – Новые бриологические находки. 6* / Е.В. Софронова [и др.] // *Arctoa*. – 2016. – Vol. 25, №1. – С. 183–228. – DOI: 10.15298/arctoa.25.17].

Филиппов, Д.А. Печёночники окрестностей д. Марковская (Усть-Кубинский район, Вологодская область) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVIII Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 4–8 апреля 2011 г.). – Сыктывкар, 2011б. – С. 61–63.

Филиппов, Д.А. Печёночники Сойдозерского ландшафтного заказника и его окрестностей (Вытегорский район, Вологодская область) / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XIX Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 2–6 апреля 2012 г.). – Сыктывкар, 2012б. – С. 57–59.

Филиппов, Д.А. Печёночники Шиченгского ландшафтного заказника (Вологодская область) / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Бюл. Брянского отд-ния РБО. – 2015в. – №1(5). – С. 14–21.

Филиппов, Д.А. Предварительный список печёночников Вологодской области / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2013. – №2(49). – С. 22–29.

Филиппов, Д.А. Современное состояние изученности флоры печёночников Вологодской области / Д.А. Филиппов, М.В. Дулин, Е.В. Кармазина // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVI Всерос. молодёжной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 6–10 апреля 2009 г.). – Сыктывкар, 2009. – С. 224–227.

Филиппов, Д.А. Новые находки мхов в Вологодской области. 10 / Софронова, Е.В. (ред.) *New bryophyte records. 13 – Новые бриологические находки. 13* / Д.А. Филиппов, А.С. Комарова, М.А. Бойчук // *Arctoa*. – 2019. – Vol. 28, №2. – С. 234–235. [Софронова, Е.В. *New bryophyte records. 13 – Новые бриологические находки. 13* / Е.В. Софронова [и др.] // *Arctoa*. – 2019. – Vol. 28, №2. – С. 231–250. – DOI: 10.15298/arctoa.28.22].

Филиппов, Д.А. Анатолий Иванович Кузьмичев (14 II 1936 – 17 X 2009) / Д.А. Филиппов, А.Н. Краснова // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, №9. – С. 1346–1354.

Филиппов, Д.А. Новые находки мхов в Вологодской области. 8 / Софронова, Е.В. (ред.) *New bryophyte records. 10 – Новые бриологические находки. 10* / Д.А. Филиппов, С.А. Кутенков, А.И. Максимов, М.А. Бойчук // *Arctoa*. – 2018. – Vol. 27, №1. – С. 62–64. [Софронова, Е.В. *New bryophyte records. 10 – Новые бриологические находки. 10* / Е.В. Софронова [и др.] // *Arctoa*. – 2018. – Vol. 27, №1. – С. 60–86. – DOI: 10.15298/arctoa.27.07].

Филиппов, Д.А. *Blysmus compressus* (Сурегасеае) в Вологодской области / Д.А. Филиппов, А.Н. Левашов, Ю.А. Бобров // Труды ИБВВ РАН. – 2021. – Вып. 93(96). – С. 125–137. – DOI: 10.47021/0320-3557-2021-125-137

Филиппов, Д.А. Первые материалы о раковинных амёбах (Testacea) болот Вологодской об-

ласти / Д.А. Филиппов, М.М. Леонов // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 243–250. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10060

*Филиппов, Д.А.* Разнотипные болотные водоёмы и их структурные компоненты / Д.А. Филиппов, Е.В. Лобуничева, Е.С. Гусев [и др.] // XXII Всерос. молодёжная науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Материалы (6–10 апреля 2015 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия). – Сыктывкар, 2015. – С. 5–11.

*Филиппов, Д.А.* Новые находки мхов в Вологодской области. 3 / Д.А. Филиппов, А.И. Максимов, М.А. Бойчук // *Arctoa*. – 2010. – Vol. 19. – С. 264–265.

*Филиппов, Д.А.* Предварительный список насекомых болотных местообитаний Вологодской области / Д.А. Филиппов, С.В. Пестов // Труды Инсторфа. – 2014. – №10(63). – С. 3–19.

*Филиппов, Д.А.* Полевой семинар с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (Борок, 7–10 сентября 2017 г.) / Д.А. Филиппов, А.А. Пржиборо // Социально-экологические технологии. – 2017. – №4. – С. 94–109.

*Филиппов, Д.А.* Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие / Д.А. Филиппов, А.А. Прокин, А.А. Пржиборо. – Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. – 207 с.

*Филиппов, Д.А.* Вклад В.М. Катанской в познание растительного покрова Вологодской области / Д.А. Филиппов, А.Б. Чхобадзе // Вестник Вологод. гос. пед. ун-та. – Вологда, 2013. – №5. – С. 48–55.

*Филиппов, Д.А.* Об орнитофауне Шиченгского верхового болота (Вологодская область) / Д.А. Филиппов, А.А. Шабунев // Рус. орнитологический журнал. – 2013. – Т. 22, вып. 950. – С. 3413–3421.

*Филиппов, Д.А.* Серый журавль *Grus grus* в Вологодской области / Д.А. Филиппов, А.А. Шабунев // Рус. орнитологический журнал. – 2014. – Т. 23, вып. 1088. – С. 4152–4161.

*Филиппов, Д.А.* Содержание тяжёлых металлов и цезия-137 в сфагновых мхах Вологодской области как индикатор выпадения загрязняющих веществ из атмосферы / Д.А. Филиппов, В.П. Шевченко, Р.А. Алиев, В.В. Гордеев // Современные проблемы радиохимии и радиоэкологии: Материалы Молодёжной конф. с элементами науч. школы (к 25-летию аварии на ЧАЭС). Москва, 7–8 июня 2011 года. – М., 2011. – С. 63.

*Филиппова, Н.В.* Изучение сообществ грибов верховых болот таёжной зоны Западной Сибири. I. Макромицеты / Н.В. Филиппова // Микология и фитопатология. – 2014. – Т. 48, №6. – С. 386–392.

*Филиппова, Н.В.* Сообщества грибов верховых болот средней тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 – экология / Филиппова Нина Владимировна. – Новосибирск, 2016. – 19 с.

*Филоненко, И.В.* Дешифровка водно-болотных угодий Вологодской области по космическим снимкам Landsat в рамках программы «ГЭП-анализ сети ООПТ на северо-западе России» / И.В. Филоненко // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразно-



образия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 317–319.

Филоненко, И.В. Оценка площади болот Вологодской области / И.В. Филоненко, Д.А. Филиппов // Труды Инсторфа. – 2013. – №7(60). – С. 3–11.

Финаров, Д.П. Анализ опыта борьбы с всплывающими торфяниками на водохранилищах / Д.П. Финаров, Т.Д. Лапинская, Л.А. Живкович, Л.Г. Кузнецова // Труды координационных совещ. по гидротехнике. – Ленинград, 1977. – Вып. 122. – С. 160–164.

Флёров, А.Ф. Изучение и исследование болот / А.Ф. Флёров // Вестник торфяного дела. – 1914. – №1. – С. 11–26.

Флора и растительность республиканского ландшафтного заказника «Ельня» / под ред. Н.Н. Бамбалова. – Минск: Минсктиппроект, 2010. – 198 с.

Фокина, Е.А. Природное и антропогенное воздействие на *Ophrys insectifera* L. в Вологодской области / Е.А. Фокина // XV Ежегодная научная сессия аспирантов и молодых учёных: Материалы Всерос. науч. конф. (Вологда, 23 ноября 2021 г.). – Вологда: ВоГТУ, 2021. – Т. 1. – С. 457–461.

Фортунатов, М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима / М.А. Фортунатов // Труды Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. – М.–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1959. – Вып. 2(5). – С. 246–357.

Фриш, В.А. Ландшафтный и структурно-геологический анализ развития болот / В.А. Фриш // Известия Всесоюзного географического общества. – 1981. – Т. 113, вып. 2. – С. 122–129.

Фриш, В.А. Ландшафтно-динамический анализ верховых болотных массивов (на примере некоторых районов Европейской территории СССР) / В.А. Фриш, Э.В. Фриш // Известия Всесоюзного географического общества. – 1977. – Т. 109, вып. 5. – С. 435–444.

Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках – анализ причин медленной деструкции торфа / отв. ред. И.Ю. Чернов. – Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2013. – 128 с.

Харкевич, Н.С. Некоторые данные о влиянии гуминовых веществ на развитие фитопланктона / Н.С. Харкевич // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1958. – Вып. XIII. Вопросы рыбного хоз-ва водоёмов Карелии. – С. 125–141.

Харкевич, Н.С. Условия развития фитопланктона в водоёмах, богатых гуминовыми веществами: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Харкевич Н.С. – Петрозаводск, 1953. – 19 с.

Хмелёв, К.Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья / К.Ф. Хмелёв. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1985. – 168 с.

Хмелёв, К.Ф. Растительность сфагновых болот бассейна р. Матыры (средняя часть Окско-Донской низменности) / К.Ф. Хмелёв // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55, №2. – С. 292–299.

Цвелёв, Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинград-

ская, Псковская и Новгородская области) / Н.Н. Цвелёв. – Санкт-Петербург: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.

*Цельмович, В.А.* Исследования динамики поступления космической пыли на земную поверхность по торфяным отложениям / В.А. Цельмович, А.Ю. Куражковский, А.Ю. Казанский [и др.] // Физика Земли. – 2019. – №3. – С. 150–160. – DOI: 10.31857/S0002-333720193150-160 [то же на англ.: *Tselmovich, V.A.* Studying the Dynamics of Cosmic Dust Flux on the Earth's Surface from Peat Deposits / V.A. Tselmovich, A.Yu. Kurazhkovskii, A.Yu. Kazansky [et al.] // Izvestiya, Physics of the Solid Earth. – 2019. – Vol. 55, No. 3. – P. 517–527. – DOI: 10.1134/S1069351319030108].

*Цинзерлинг, Ю.Д.* География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР / Ю.Д. Цинзерлинг // Труды Геоморф. ин-та АН СССР. Сер. физико-геогр. – Ленинград: Изд-во АН СССР, 1934. – Вып. 4. – 377 с. + 1 л. (карта).

*Цинзерлинг, Ю.Д.* Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры / Ю.Д. Цинзерлинг // Известия Гл. Бот. Сада СССР. – 1929. – Т. XXVIII, вып. 1–2. – С. 95–128.

*Цинзерлинг, Ю.Д.* Растительность болот / Ю.Д. Цинзерлинг // Растительность СССР. Т. I. – Москва–Ленинград.: Изд-во АН СССР, 1938. – С. 355–428.

*Цихоцка, М.* Водные клещи (Hydracarina) болота Целау / М. Цихоцка // Флора и фауна болота Целау: тез. докл. междунар. науч. конф. – Калининград, 1996. – С. 20–22 (рус.) + 45–47 (англ.).

*Цыганенко, А.Ф.* Опыт изучения гидрохимического (ионного) баланса верхового болота / А.Ф. Цыганенко // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Биология. – 1962. – Вып. 3, №15. – С. 111–118.

*Цыганов, А.Н.* Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в Среднем Поволжье / А.Н. Цыганов, Ю.А. Мазей // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127, №4. – С. 405–415.

*Частухин, В.Я.* Микромицеты и их роль в динамике растительности при осушении / В.Я. Частухин // Ботанический журнал. – 1967. – Т. 52, №2. – С. 214–222.

*Частухин, В.Я.* Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Эколого-систематические и физиологические исследования / В.Я. Частухин, М.А. Николаевская. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1969. – 326 с.

*Чахоровски, С.* Ручейники (Trichoptera) болота Целау, результаты предварительных исследований / С. Чахоровски // Флора и фауна болота Целау: тез. докл. междунар. науч. конф. – Калининград, 1996. – С. 25–28 (рус.) + 50–52 (англ.).

*Чеботарев, А.И.* Гидрологический словарь. Изд. 3-е, перераб. и доп. / А.И. Чеботарев. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1978. – 308 с.

*Чеботина, М.Я.* О динамике прохождения жидких сбросов Белоярской АЭС через Ольховское болото / М.Я. Чеботина, В.Г. Лисовских, Г.А. Реч [и др.] // Экология. – 1993. – №2. – С. 88–90.

*Чекановская, О.В.* Водные малощетинковые черви фауны СССР / О.В. Чекановская. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1962. – 411 с.

*Чемерис, Е.В.* Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья / Е.В. Чемерис. – Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2004. – 158 с. + xxvi.

*Чемерис, Е.В.* Харовые водоросли (Charophyta) водотоков Вологодской области / Е.В. Чемерис, А.А. Бобров, Д.А. Филиппов // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. Биология. – 2013. – Вып. 1. – С. 45–53.

*Чемерис, Е.В.* *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) в водоёмах верховых болот Вологодской области / Е.В. Чемерис, Д.А. Филиппов // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. Биология. – 2010. – Вып. 3. – С. 49–53.

*Чемерис, Е.В.* Харовые водоросли (Charophyta) водоёмов Вологодской области / Е.В. Чемерис, Д.А. Филиппов, А.А. Бобров // Вестник С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. Биология. – 2011. – Вып. 3. – С. 37–42.

*Черевичко, А.В.* Закономерности формирования зоопланктона водоёмов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива) / А.В. Черевичко // Поволжский экологический журнал. – 2011. – №4. – С. 542–548.

*Черевичко, А.В.* Зоопланктон водоёмов и водотоков Полистово-Ловатской болотной системы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология / Черевичко Анна Владимировна. – Борок, 2009г. – 28 с.

*Черевичко, А.В.* Зоопланктон озёр Полистовского заповедника / А.В. Черевичко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009б. – Т. 18, №3. – С. 132–137.

*Черевичко, А.В.* Зоопланктон разнотипных водоёмов Полистово-Ловатской болотной системы / А.В. Черевичко // Биология внутренних вод. – 2009а. – №3. – С. 73–78. [то же на англ.: *Cherevichko, A.V.* The zooplankton of various water reservoirs in the Polistovo-Lovatskaya upland swamp system / A.V. Cherevichko // Inland Water Biology. – 2009. – Vol. 2, No. 3. – P. 259–263. – DOI: 10.1134/S1995082909030109].

*Черевичко, А.В.* Сукцессия зоопланктона заболоченных озёр и болот озёрного происхождения / А.В. Черевичко // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 278–288. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10043

*Черкасов, А.Ф.* Запасы ягод клюквы в Костромской, Ярославской, Калининской, Новгородской и Вологодской областях / А.Ф. Черкасов // Труды Дарвин. гос. заповедника. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. – Вып. XV. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). – С. 126–133.

*Чернов, В.Н.* Флора озёр Карелии и пути её улучшения / В.Н. Чернов // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Труды Первой науч. сессии Карело-Финского гос. ун-та. 12–15 мая 1947 г. Вып. II. Секции биол., хим. и физ.-матем. наук. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1949. – С. 68–77.

*Чернова, А.М.* Обзор научных работ, представленных на полевым семинаре «Гидробиологические исследования болот» [Электронный ресурс] / А.М. Чернова // Научное обозрение.

Фундаментальные и прикладные исследования. – 2018. – №2. – 20 с. – Режим доступа: [www.scientificreview.ru/ru/article/view?id=29](http://www.scientificreview.ru/ru/article/view?id=29) (дата обращения: 18.05.2018).

Чернова, А.М. Продукционные исследования в гидробиологии (обзор) / А.М. Чернова // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2015. – №71(74). Горизонты гидробиологии. – С. 112–127. – DOI: 10.24411/0320-3557-2015-10010

Чернова, Н.А. Болота хребта Ергаки (Западный Саян): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Чернова Наталья Александровна. – Томск, 2006. – 19 с.

Чернова, Н.А. О приречных болотах хребта Ергаки (Западный Саян) / Н.А. Чернова // Труды Тигирекского заповедника. – Барнаул, 2010. – №3. – С. 182–185.

Чернова, Н.А. Трансформация растительного покрова топяных местообитаний болот при обсыхании территории Обь-Томского междуречья / Н.А. Чернова // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. – 2011. – №1(13). – С. 61–74.

Черняев, А.М. Гидрохимия болот (Урал и Приуралье) / А.М. Черняев, Л.Е. Черняева, М.Е. Еремеева. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1989. – 429 с.

Чертопруд, М.В. Краткий определитель пресноводных беспозвоночных центра европейской России / М.В. Чертопруд, Е.С. Чертопруд. – Москва: МАКС Пресс, 2003. – 196 с.

Чесноков, В.А. Влияние осушения на изменение метеорологических и гидрологических режимов болот / В.А. Чесноков // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. – С. 19–33.

Чесноков, В.А. Изменение стока с заболоченных водосборов южной Карелии под влиянием лесосушения / В.А. Чесноков // Значение болот в биосфере. – Москва: Наука, 1980. – С. 73–80.

Чесноков, В.А. О микроклимате болот и влиянии погодных условий на урожай клюквы болотной / В.А. Чесноков, В.Ф. Юдина // Комплексные исследования растительности болот Карелии. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. – С. 60–63.

Чинарева, И.Д. Влияние компонентов сточных вод торфоразработок на состояние внутренних органов рыб (гистологическое исследование) / И.Д. Чинарева // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – Ленинград, 1987. – Вып. 256. Влияние торфоразработок на рыбохозяйственные водоёмы. – С. 38–40.

Численко, Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон) / Л.Л. Численко. – Ленинград: Наука, 1964. – 106 с.

Чистяков, М.П. Биология и постэмбриональное развитие *Oripia nova* (Oudem., 1902) (*Oribatei*) – доминирующего вида разработанных торфяников Горьковской области / М.П. Чистяков // Учён. записки Горьковского пед. ин-та. – Горький, 1970. – Вып. 114. – С. 51–64.

Чистяков, М.П. Формирование фауны почвообразующих клещей-орибатид на выработанных торфяниках Горьковской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чистяков М.П. – Москва, 1971. – 14 с.

Чудненко, Д.Е. Птицы зарастающих торфоразработок Восточного Верхневолжья: фауна, структура и динамика населения: автореф. ... дис. канд. биол. наук: 03.00.16 – экология / Чудненко Дмитрий Евгеньевич. – Москва, 2007б. – 16 с.

Чудненко, Д.Е. Факторы, определяющие сукцессию орнитокомплексов торфоразработок Восточного Верхневолжья / Д.Е. Чудненко // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. – 2007а. – Т. 13, №1. – С. 16–18.

Чуйков, Ю.С. Зоопланктон Северной Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенных воздействий: дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. / Чуйков Юрий Сергеевич. – СПб., 1995. – 73 с.

Чуйков, Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных: Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод / Ю.С. Чуйков // Экология. – 1981. – №3. – С. 71–77.

Чуйков, Ю.С. Экология массовых видов планктонных беспозвоночных в водоёмах, находящихся под влиянием колониальных поселений птиц: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чуйков Юрий Сергеевич. – М., 1982. – 21 с.

Чупакова, А.А. Биогенные элементы в водных объектах заболоченных ландшафтов тундры и северной тайги (Архангельская область) / А.А. Чупакова, А.В. Чупаков, Л.С. Широкова [и др.] // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 289–292. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10061

Чхобадзе, А.Б. *Lycopodiella inundata* и *Selaginella selaginoides* в Вологодской области / А.Б. Чхобадзе, Д.А. Филиппов // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, №4. – С. 515–532.

Чхобадзе, А.Б. Лишайники болот охраняемого природного комплекса «Онежский» (Вологодская область) / А.Б. Чхобадзе, Д.А. Филиппов // Бюл. Брянского отд-ния РБО. – 2015а. – №2(6). – С. 7–16.

Чхобадзе, А.Б. Новые местонахождения редких видов лишайников в Вологодской области / А.Б. Чхобадзе, Д.А. Филиппов // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2015б. – Т. 9, №1. – С. 121–131.

Чхобадзе, А.Б. Сосудистые растения вологодской части Андомской возвышенности / А.Б. Чхобадзе, Д.А. Филиппов, А.Н. Левашов // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2014. – Т. 8, №1. – С. 20–42.

Шабалина, Ю.Н. Диатомовые водоросли болот бассейна р. Ижмы (Республика Коми) / Ю.Н. Шабалина // Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее: Материалы I Всерос. конф. – Уфа, 2006. – С. 117–120.

Шабунув, А.А. Новые встречи редких птиц в Вологодской области (наблюдения 2019 года) / А.А. Шабунув, А.С. Комарова, Д.А. Филиппов // Рус. орнитологический журнал. – 2019. – Т. 28, вып. 1863. – С. 5897–5900.

Шабунув, А.А. Находки редких видов сосудистых растений и позвоночных животных в южной части Грязовецкого района: дополнения к Красной книге Вологодской области /

А.А. Шабунов, Д.А. Филиппов // Вестник Костромского гос. ун-та им. Н.А. Некрасова. – 2014. – Т. 20, №3. – С. 20–26.

*Шадрин, И.А.* Определение токсичности болотных вод методами биотестирования / И.А. Шадрин // Труды ИБВВ РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 293–296. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10064

*Шарапова, Т.А.* Беспозвоночные озёр Тарманского водно-болотного комплекса / Т.А. Шаропова // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2007. – №7. – С. 138–148.

*Шарков, А.А.* Кровососущие комары (сем. Culicidae) и мошки (сем. Simuliidae) Европейского Севера СССР / А.А. Шарков, М.П. Лобкова, З.В. Усова. – Петрозаводск: Карелия, 1984. – 151 с.

*Шварцев, С.Л.* Геохимия болотных вод нижней части бассейна Томи (юг Томской области) / С.Л. Шварцев, О.В.Серебренникова, М.А. Здвижков [и др.] // Геохимия. – 2012. – №4. – С. 403–417. [то же на англ.: *Shvartsev, S.L.* Geochemistry of wetland waters from the lower Tom basin, Southern Tomsk Oblast / S.L. Shvartsev, M.A. Zdvizhkov, O.V. Serebrennikova [et al.] // Geochemistry International. – 2012. – Vol. 50, №4. – P. 367–380. – DOI: 10.1134/S0016702912040076].

*Шевелева, Н.Г.* Особенности таксономического состава, структуры и количественных показателей зоопланктона верховых болотных водоёмов / Н.Г. Шевелева, В.Н. Подшивалина, Н.И. Шабурова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2014. – Т. 119, вып. 3. – С. 25–37.

*Шевченко, В.П.* Тяжёлые металлы в природных архивах водосбора Белого моря (на примере снежного покрова и сфагновых мхов верховых болот) / В.П. Шевченко, О.Л. Кузнецов, С.А. Кутенков [и др.] // Материалы конф. «IX Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. – С. 239–243.

*Шевченко, В.П.* Поступление микроэлементов из атмосферы, зарегистрированное в природном архиве (на примере Иласского верхового болота, водосбор Белого моря) / В.П. Шевченко, О.Л. Кузнецов, Н.В. Политова [и др.] // Доклады Академии наук. – 2015б. – Т. 465, №5. – С. 587–592. – DOI: 10.7868/S0869565215350200

*Шевченко, В.П.* Верховые болота – природный архив поступления тяжёлых металлов из атмосферы (на примере Северо-Запада Европейской части России) / В.П. Шевченко, О.Л. Кузнецов, Н.В. Политова [и др.] // Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование. Междунар. симп. (Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 г.): Тез. докл. – Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2015а. – С. 82–83.

*Шевченко, В.П.* Радиоактивность цезия-137 в сфагновых мхах верховых болот западной части Вологодской области / В.П. Шевченко, Д.А. Филиппов, Р.А. Алиев // Геохимия ландшафтов и география почв (к 100-летию М.А. Глазовской). Докл. Всерос. науч. конф. (Москва, 4–6 апреля 2012). – Москва: Изд. Геогр. фак-та Моск. ун-та, 2012. – С. 362–363.

*Шевченко, В.П.* Содержание тяжёлых металлов в сфагновых мхах Вологодской области [Электронный ресурс] / В.П. Шевченко, Д.А. Филиппов, В.В. Гордеев, Л.Л. Демина // Современные проблемы науки и образования. – 2011. – №4. – 8 с. – Режим доступа: [www.science-education.ru/98-4714](http://www.science-education.ru/98-4714) (дата обращения: 30.10.2011).

*Шелехова, Т.С.* Методы исследования донных отложений озёр Карелии / Т.С. Шелехова, З.И. Слукровский, Н.Б. Лаврова. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. – 110 с.

*Шенников, А.П.* Аллювиальные луга в долинах р.р. Северной Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии / А.П. Шенников // Материалы по организации и культуре кормовой площади. – СПб.: Тип. В.Ф. Киршбаума, 1913. – Вып. 6. 85 с. + 1 л. вкл.

*Шенников, А.П.* Введение в геоботанику / А.П. Шенников. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. – 447 с.

*Шенников, А.П.* Геоботанические районы Северного края и их значение в развитии производительных сил / А.П. Шенников // Материалы II Конф. по изучению производительных сил Северного края. – Архангельск, 1933. – Т. II. Растительный мир и почвы. – С. 10–96 + карта.

*Шенникова, М.М.* Сфагновые мхи в окрестностях биологической станции Борок / М.М. Шенникова // Труды биол. станции «Борок» имени Н.А. Морозова. – Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 1. – С. 317–321.

*Шешукова-Порецкая, В.С.* Диатомовая флора некоторых торфяников побережья Балтики (Эстонская ССР и Калининградская область) / В.С. Шешукова-Порецкая // Учён. записки Ленингр. гос. ун-та им. А.А.Жданова. Сер. биол. наук. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. – №313, вып. 49: Низшие растения. – С. 137–170.

*Шилов, И.А.* Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра / И.А. Шилов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1952. – Т. 57, вып. 5. – С. 12–20.

*Шилов, М.П.* О связи растительного покрова с развитием сегментов речных пойм / М.П. Шилов // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, №2. – С. 232–238.

*Шилова, А.И.* Хирономиды Рыбинского водохранилища / А.И. Шилова. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. – 251 с.

*Ширенко, Л.А.* Влияние закисления на соотношение продукционно-деструкционных процессов в озёрах Карельского перешейка: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ширенко Лариса Анатольевна. – Санкт-Петербург, 1995. – 21 с.

*Шишконокова, Е.А.* Торфяные почвы регрессивных болот Западной Сибири: проблемы биологической диагностики и систематики / Е.А. Шишконокова, Н.А. Аветов, Т.Ю. Толпышева // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. – 2016. – Вып. 84. – С. 61–74. – DOI: 10.19047/0136-1694-2016-84-61-74

*Шкатуло, В.В.* Нарушение гидрологического режима как фактор изменения в сообществах жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) на верховых болотах Белорусского Поозерья / В.В. Шкатуло // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2011. – Т. 6, №66. – С. 54–61.

*Шляков, Р.Н.* Печёночные мхи Севера СССР. Антоцеротовые; Печёночники: Гапломитриевые – Мецгериевые / Р.Н. Шляков. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. – 91 с.

*Шляков, Р.Н.* Печёночные мхи Севера СССР. Вып. 2. Печёночники: Гербертовы – Геокаликсовые / Р.Н. Шляков. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. – 191 с.

*Шляков, Р.Н.* Печёночные мхи Севера СССР. Вып. 3. Печеночники: Лофозиевые, Мез-

оптихиевые / Р.Н. Шляков. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1980. – 188 с.

*Шляков, Р.Н.* Печёночные мхи Севера СССР. Вып. 4. Печёночники: Юнгерманниевые – Скапаниевые / Р.Н. Шляков. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1981. – 221 с.

*Шляков, Р.Н.* Печёночные мхи Севера СССР. Вып. 5. Печёночники: Лофоколеевые – Риччиевые / Р.Н. Шляков. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1982. – 196 с.

*Шмелёва, Ю.Д.* Физико-химический режим и гидробиологическое описание опытных торфяных карьеров Мытищенских торфоразработок / Ю.Д. Шмелёва // Труды Всесоюз. ин-та торфа. – Москва–Ленинград: Сельхозгиз, 1933. – Вып. 3. Сектор изучения торфяной залежи. – С. 133–159.

*Шмерлинг, И.Е.* Опыт эксплуатации Рыбинского водохранилища / И.Е. Шмерлинг, П.Д. Буторов, А.А. Лебедев, А.М. Баранов. – Москва: Речиздат, 1952. – 95 с. + 2 л. вкл.

*Штина, Э.А.* Альгофлора болот Карелии и её динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов / Э.А. Штина, Г.С. Антипина, Л.С. Козловская. – Ленинград: Наука, 1981. – 269 с.

*Шурова, М.В.* Химический состав вод торфяно-болотных экосистем Горного Алтая / М.В. Шурова, Л.И. Инишева, Г.В. Ларина, О.А. Орт // Вестник Томск. гос. пед. ун-та. – 2009. – Вып. 3(81). – С. 95–101.

*Щербаков, А.П.* Распределение микрофауны и микрофлоры на болоте в зависимости от физико-химических факторов / А.П. Щербаков, С.И. Кузнецов // Труды Моск. Съезда зоологов в 1925 г. – Москва, 1927. – С. 300–304.

*Щербина, Г.Х.* Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 – экология / Щербина Георгий Харлампиевич. – Санкт-Петербург, 2009. – 49 с.

*Эйтминавичюте, И.С.* Почвенно-зоологические исследования болот / И.С. Эйтминавичюте // Педобиологическая характеристика типичных болот Литовской ССР. – Вильнюс: Минтис, 1972. – С. 107–140.

*Экзерцев, В.А.* Заращение водохранилищ Верхней Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Экзерцев Вадим Анатольевич. – М., 1967. – 16 с.

*Экзерцев, В.А.* О зарастании озёр различных типов / В.А. Экзерцев // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Ленинград: Наука, 1970. – №6. – С. 8–11.

*Экзерцев, В.А.* Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища / В.А. Экзерцев, Л.И. Лисицына, И.В. Довбня // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоёмов бассейна Волги [Труды Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина АН СССР. Вып. 59(62)]. – Ленинград: Наука, Ленингр. отд-ние, 1990. – С. 120–132.

*Экзерцев, В.А.* О заболачивании мелководий Иваньковского водохранилища / В.А. Экзерцев, Г.С. Мишулина // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – Ленинград: Наука, 1976. – №32. –



С. 21–25.

*Юдина, В.Ф.* Сезонное развитие растений болот / В.Ф. Юдина, Т.А. Максимова. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. – 168 с.

Юнтоловский региональный комплексный заказник / под ред. Е.А. Волковой, Г.А. Исаченко, В.Н. Храмцова. – Санкт-Петербург, 2005. – 202 с.

*Юрковская, Т.К.* Болота таёжного северо-востока Европейской России / Т.К. Юрковская // Ботанический журнал. – 2021. – Т. 106, №3. – С. 211–228. – DOI: 10.31857/S0006813621030108

*Юрковская, Т.К.* Болотные ландшафты речных плёсов средней Карелии / Т.К. Юрковская // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959а. – Вып. XV. Торфяные болота Карелии. – С. 84–93.

*Юрковская, Т.К.* География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий / Т.К. Юрковская. – Санкт-Петербург, 1992. – 256 с.

*Юрковская, Т.К.* Закономерности распространения болот в России / Т.К. Юрковская // Бот. журн. – 2006. – Т. 91, №12. – С. 1777–1786.

*Юрковская, Т.К.* Картографирование растительности болотных систем / Т.К. Юрковская // Геоботаническое картографирование 1988. – Ленинград, 1988. – С. 13–28.

*Юрковская, Т.К.* Краткий очерк растительности болот средней Карелии / Т.К. Юрковская // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск, 1959б. – Вып. XV. Торфяные болота Карелии. – С. 108–124.

*Юрковская, Т.К.* О некоторых принципах построения легенды карты растительности болот / Т.К. Юрковская // Геоботаническое картографирование 1968. – Ленинград, 1968. – С. 44–51.

*Юрковская, Т.К.* Структура и динамика растительного покрова грядово-мочажинных комплексов некоторых типов болот / Т.К. Юрковская // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. – Петрозаводск, 1983. – С. 38–51.

*Юрковская, Т.К.* Структура, география и картография растительности болот европейской части СССР: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 – ботаника / Юрковская Татьяна Корнельевна. – Ленинград, 1986. – 40 с.

*Яблоков, М.С.* О гнездовых ассоциациях птиц на верховых болотах / М.С. Яблоков // Рус. орнитол. журн. – 2006. – Т. 15, вып. 328. – С. 788–793.

*Яблоков, М.С.* Орнитофауна верховых болот Псковской области / М.С. Яблоков // Вестник С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. – 2007. – Вып. 3. – С. 3–10.

*Яснопольская, Г.Г.* К характеристике растительности и торфяной залежи Васюганского болота / Г.Г. Яснопольская // Учён. записки Томск. гос. ун-та. Сер. биологии и почвоведения. – Томск, 1965. – №51. – С. 49–63.

*Яшалова, Н.Н.* Разработка индикаторов «зелёной» экономики на региональном уровне / Н.Н. Яшалова // Национальные интересы: приоритеты и безопасность. – 2014. – №40(277). – С. 26–34.

*Aapala, K.H.* Etymology of some Finnish words for mire / K.H.Aapala, K.R. Aapala // Lindholm T., Heikilä R. (eds.) Finland – Land of mires / The Finnish Environment 23/2006. – Vammala, 2006. – P. 263–266.

*Adamec, L.* Mineral nutrition of carnivorous plants: A review / L. Adamec // The Botanical Review. – 1997. – Vol. 63, No. 3. – P. 213–299. – DOI: 10.1007/BF02857953

*Adl, S.M.* The revised classification of Eukaryotes / S.M. Adl, A.G.B. Simpson, C.E. Lane [et al.] // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2012. – Vol. 59, No. 5. – P. 429–493. – DOI: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x

*Anagnostidis, K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1 – Introduction / K. Anagnostidis, J. Komárek // Arch. Hydrobiol. – 1985. – Vol. 71, №3 (Algological studies 38–39). – P. 291–302.

*Anagnostidis, K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 – Oscillatoriales / K. Anagnostidis, J. Komárek // Arch. Hydrobiol. – 1988. – Suppl. 80, H. 1–4 (Algological studies 50–53). – P. 327–472.

*Anagnostidis, K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 5 – Stigonematales / K. Anagnostidis, J. Komárek // Arch. Hydrobiol. – 1990. – Suppl. 86 (Algological studies 59). – P. 1–73.

*Andersen, T.* Chironomidae of the Holarctic Region: Keys and diagnoses. Part 1 – larvae / T. Andersen, P.S. Cranston, J.H. Epler (eds.). // Insect Syst. Evol. – 2013. – Suppl. 66. – P. 1–573.

*Anderson, K.B.* Zooplankton of a swamp water ecosystem / K.B. Anderson, E.F. Benfield, A.I. Buikema // Hydrobiologia. – 1977. – Vol. 55, Is. 2. – P. 177–185. – DOI: 10.1007/BF00021059

*Anissimova, O.V.* *Euastrum kossinskiae*: a new species of desmid from the aapa mire of the Vologda Region (European Russia) / O.V. Anissimova, D.A. Philippov // Phytotaxa. – 2018. – Vol. 376, No. 1. – P. 77–80. – DOI: 10.11646/phytotaxa.376.1.8

*Asada, T.* Growth mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada / T. Asada, G. Warner-Barry, A. Banner // The Briologist. – 2003. – Vol. 106, No. 4. – P. 516–527. – DOI: 10.1639/0007-2745(2003)106[516:GOMIRT]2.0.CO;2

*Auer, B.* Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation / B. Auer, U. Elzer, H. Arndt // Journal of Plankton Research. – 2004. – Vol. 26, Is. 6. – P. 697–709. – DOI: 10.1093/plankt/fbh058

*Baisheva, E.Z.* Plant diversity and spatial vegetation structure of the calcareous spring fen in the “Arkaulovskoye Mire” Protected Area (Southern Urals, Russia) / E.Z. Baisheva, A.A. Muldashev, V.B. Martynenko [et al.] // Mires and Peat. – 2020. – Vol. 26. – Art. 11. – P. 1–25. – DOI: 10.19189/MaP.2019.OMB.StA.1890

*Baldwin, A.H.* The seed bank of a restored tidal freshwater marsh in Washington, DC / A.H. Baldwin, E.F. Derico // Urban Ecosystems. – 1999. – Vol. 3, No. 1. – P. 5–20. – DOI: 10.1023/A:1009549117419

*Banaś, K.* Factors controlling vegetation structure in peatland lakes—two conceptual models of

plant zonation / K. Banaś, K. Gos, J. Szmeja // Aquatic Botany. – 2012. – Vol. 96, No. 1. – P. 42–47. – DOI: 10.1016/j.aquabot.2011.09.010

*Bass, D.* Phylogeny and classification of Cercomonadida (Protozoa, Cercozoa): *Cercomonas*, *Eocercomonas*, *Paracercomonas*, and *Cavernomonas* gen. nov. / D. Bass, A.T. Howe, A.P. Mylnikov [et al.] // Protist. – 2009. – Vol. 160, No. 4. – P. 483–521. – DOI: 10.1016/j.protis.2009.01.004

*Beadle, J.M.* Biodiversity and ecosystem functioning in natural bog pools and those created by rewetting schemes / J.M. Beadle, L.E. Brown, J. Holden // Wiley Interdisciplinary Reviews: Water. – 2015. – Vol. 2, is. 2. – P. 65–84. – DOI: 10.1002/wat2.1063

*Behan-Pelletier, V.M.* Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication / V.M. Behan-Pelletier // Agriculture, Ecosystems and Environment. – 1999. – Vol. 74, No. 1–3. – P. 411–423.

*Behan-Pelletier, V.M.* Oribatida of Canadian peatlands / V.M. Behan-Pelletier, B. Bissett // The Memoirs of the Entomological Society of Canada. – 1994. – Vol. 169, is. 169s. – P. 73–88. – DOI: 10.4039/entm126169073-1

*Belova, M.* Microbial decomposition of freshwater macrophytes in the littoral zone of lakes / M. Belova // Hydrobiologia. – 1993. – Vol. 251, is. 1–3. – P. 59–64. – DOI: 10.1007/BF00007165

*Belyea, L.R.* Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland / L.R. Belyea // Oikos. – 1996. – Vol. 77, No. 3. – P. 529–539. – DOI: 10.2307/3545942

*Belyea, L.R.* Inferring landscape dynamics of bog pools from scaling relationships and spatial patterns / L.R. Belyea, J. Lancaster // Journal of Ecology. – 2002. – Vol. 90, is. 2. – P. 223–234. – DOI: 10.1046/j.1365-2745.2001.00647.x

*Bengtsson, F.* Environmental drivers of *Sphagnum* growth in peatlands across the Holarctic region / F. Bengtsson, H. Rydin, J.L. Baltzer [et al.] // Journal of Ecology. – 2021. – Vol. 109, is. 1. – P. 417–431. – DOI: 10.1111/1365-2745.13499

*Bick, W.* Słownik torfoznawczy niemiecko-polsko-angielsko-rosyjski / W. Bick, A. Robertson, R. Schneider [et al.] // Biblioteczka Wiadomości Inst. Melior. Uzyt. Ziel. – 1976. – No. 51. – S. 1–176.

*Binder, B.* Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells / B. Binder // Aquat. Microbial. Ecol. – 1999. – Vol. 18. – P. 207–215. – DOI: 10.3354/ame018207

*Blinova, I.V.* *Schoenus ferrugineus* (Cyperaceae) in Murmansk Region (Russia) / I.V. Blinova, P. Uotila // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. – 2013. – Vol. 89. – P. 65–74.

*Bobrov, A.A.* Ecology of Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on peatlands in Western Russia with special attention to Niche separation in closely related taxa / A.A. Bobrov, D.J. Charman, B.G. Warner // Protist. – 1999. – Vol. 150, No. 2. – P. 125–136. – DOI: 10.1016/S1434-4610(99)70016-7

*Bodelier, P.L.E.* Microbiology of wetlands / P.L.E. Bodelier, S.N. Dedysh // Frontiers in Microbiology. – 2013. – Vol. 4. – Art. 79. – P. 1–4. – DOI: 10.3389/fmicb.2013.00079

*Bolton, M.J.* Chironomidae (Diptera) of Cedar Bog, Champaign County, Ohio / M.J. Bolton // Ohio J. Sci. – 1992. – Vol. 92, No. 5. – P. 147–152.

*Borcard, D.* Oribatid mites (Acari, Oribatida) of a primary peat bog pasture transition in the Swiss Jura mountains / D. Borcard, V.C. von Ballmoos // *Ecoscience*. – 1997. – Vol. 4, is. 4. – P. 470–479. – DOI: 10.1080/11956860.1997.11682426

*Botch, M.* Aapa-mires near Leningrad at the southern limit of their distribution / M.S. Botch // *Ann. Bot. Fennici*. – 1990. – Vol. 27, No 3. – P. 281–286.

*Boyce, D.C.* A review of the invertebrate assemblage of acid mires / D.C. Boyce // *English Nature Research Reports*. – Peterborough, 2004. – No. 592. – P. 1–109.

*Brabender, M.* Phylogenetic and morphological diversity of novel soil cercozoan species with a description of two new genera (*Nucleocercomonas* and *Metabolomonas*) / M. Brabender, A.K. Kiss, A. Domonell [et al.] // *Protist*. – 2012. – Vol. 163, No. 4. – P. 495–528. – DOI: 10.1016/j.protis.2012.02.002

*Bragina, A.* *Sphagnum* mosses harbour highly specific bacterial diversity during their whole lifecycle / A. Bragina, C. Berg, M. Cardinale [et al.] // *ISME Journal*. – 2012. – Vol. 6, No. 4. – P. 802–813. – DOI: 10.1038/ismej.2011.151

*Bragina, A.* Similar diversity of Alphaproteobacteria and nitrogenase gene amplicons on two related *Sphagnum* mosses / A. Bragina, S. Maier, C. Berg [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2011. – Vol. 2. – Art. 275. – P. 1–10. – DOI: 10.3389/fmicb.2011.00275

*Braun-Blanquet, J.* Pflansensociologie. Grunzuge der Vegetations Kunde / J. Braun-Blanquet. – Wien–New York, 1964. – 865 s. – DOI: 10.1007/978-3-7091-8110-2

*Breeuwer, A.* The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species / A. Breeuwer, M.M.P.D. Heijmans, B.J.M. Robroek, F. Berendse // *Oecologia*. – 2008. – Vol. 156, No. 1. – P. 155–167. – DOI: 10.1007/s00442-008-0963-8

*Brewer, J.S.* Carnivory in plants as a beneficial trait in wetlands / J.S. Brewer, D.J. Baker, A.S. Nero [et al.] // *Aquatic Botany*. – 2011. – Vol. 94, No. 2. – P. 62–70. – DOI: 10.1016/j.aquabot.2010.11.005

*Briand, F.* Environmental control of food web structure / F. Briand // *Ecology*. – 1983. – Vol. 74, No. 1. – P. 252–258. – DOI: 10.2307/1937073

*Brock, T.C.M.* Field studies on the breakdown of *Nuphar lutea* (L.) SM. (Nymphaeaceae), and a comparison of three mathematical models for organic weight loss / T.C.M. Brock, M.J.H. De Lyon, E.M.J.M. van Laar, E.M.M. van Loon // *Aquatic Botany*. – 1985. – Vol. 21, is. 1. – P. 1–22. – DOI: 10.1016/0304-3770(85)90091-9

*Brook, A.J.* The Biology of Desmids / A.J. Brook // *Botanical Monographs*. – 1981. – Vol. 16. – P. 1–276.

*Brundza, K.* Kamanos / K. Brundza // *Zemes Ūkio Akad. Metraštis*. – Kaunas, 1937. – Vol. X, No. 3–4. – S. 1–267.

*Cajander, A.K.* Studien über die Moore Finnlands / A.K. Cajander // *Acta Forestalia Fennica*. –

1913. – Vol. 2, No. 3. – P. 1–208. – DOI: 10.14214/aff.7530

*Chakraborty, P.* Organic matter – A key factor in controlling mercury distribution in estuarine sediment / Chakraborty P., Sarkar A., Vudamala K. [et al.] // *Marine Chemistry*. – 2015. – Vol. 173. – P. 302–309.

*Chittapun, S.* The rotifer fauna of peat swamps in southern Thailand / S. Chittapun, P. Pholpunthin // *Hydrobiologia*. – 2001. – Vol. 446. – P. 255–259. – DOI: 10.1023/A:1017528112692

*Chmara, R.* Changes in the structural and functional diversity of macrophyte communities along an acidity gradient in softwater lakes / R. Chmara, K. Banaś, J. Szmeja // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2015. – Vol. 216. – P. 57–64. – DOI: 10.1016/j.flora.2015.09.002

*Clements, F.E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation / F.E. Clements. – Washington: Carnegie Institute, 1916. – XIII+509 p. – DOI: 10.5962/bhl.title.56234

*Connell, J.H.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization / J.H. Connell, R.O. Slatyer // *The American Naturalist*. – 1977. – Vol. 111, No. 982. – P. 1119–1144. – DOI: 10.1086/283241

*Coulson, J.C.* The effect of open drainage ditches on the plant and invertebrate communities of moorland and the decomposition of peat / J.C. Coulson, J.E.L. Butterfield, E. Henderson // *Journal of Applied Ecology*. – 1990. – Vol. 27, No. 2. – P. 549–561. – DOI: 10.2307/2404301

*Daniels, R.E.* Handbook of European Sphagna / R.E. Daniels, A. Eddy. – 1985. – 262 p.

*Danilova, O.V.* *Methylomonas paludis* sp. nov., the first acid-tolerant member of the genus *Methylomonas*, from an acidic wetland / O.V. Danilova, I.S. Kulichevskaya, O.N. Rozova [et al.] // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2013. – Vol. 63, № Part 6. – P. 2282–2289. – DOI: 10.1099/ij.s.0.045658-0

*de Jong Y.S.D.M.* (ed.) Fauna Europaea version 2.6.2 [Электронный ресурс]. – 2013. – Режим доступа: <http://www.faunaeur.org> (дата обращения 10.01.2016).

*Dedysh, S.N.* A 100-year-old enigma solved: identification, genomic characterization and biogeography of the yet incultured *Planctomyces bekefii* / S.N. Dedysh, P. Henke, A.A. Ivanova [et al.] // *Environmental Microbiology*. – 2020. – Vol. 22, is. 1. – P. 198–211. – DOI: 10.1111/1462-2920.14838

*Dedysh, S.N.* Acidophilic methanotrophic communities from *Sphagnum* peat bogs / S.N. Dedysh, N.S. Panikov, J.M. Tiedje // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1998. – Vol. 64, No. 3. – P. 922–929. – DOI: 10.1128/AEM.64.3.922-929.1998

*Dedysh, S.N.* Wide distribution of Phycisphaera-like planctomycetes from WD2101 soil group in peatlands and genome analysis of the first cultivated representative / S.N. Dedysh, A.V. Beletsky, A.A. Ivanova [et al.] // *Environmental Microbiology*. – 2021. – Vol. 23, is. 3. – P. 1510–1526. – DOI: 10.1111/1462-2920.15360

*Dieleman, C.M.* Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: implications for ecosystem function and stability / C.M. Dieleman, B.A. Branfireun, J.W. McLaughlin, Z. Lindo // *Global Change Biology*. – 2015. – Vol. 21, is. 1. – P. 388–395. – DOI: 10.1111/gcb.12643

*Donderski, W.* Epiphytic bacteria inhabiting the yellow waterlily (*Nuphar luteum* L.) / W. Donder-

ski, A. Kalwasińska // Polish Journal of Environmental Studies. – 2002. – Vol. 11, No. 5. – P. 501–507.

*Dorrepaal, E.* Summer warming and increased winter snow cover affect *Sphagnum fuscum* growth, structure and production in a sub-arctic bog / E. Dorrepaal, R. Aerts, J.H.C. Cornelissen [et al.] // Global Change Biology. – 2003. – Vol. 10, No. 1. – P. 93–104. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2003.00718.x

*Duff, K.E.* Morphological descriptions and stratigraphic distributions of the chrysophycean stomatocysts from a recently acidified lake (Adirondack Park, N.Y.) / K.E. Duff, J.P. Smol // Journal of Paleolimnology. – 1991. – Vol. 5. – P. 73–113. – DOI: 10.1007/BF00226558

*Duff, K.E.* Atlas of chrysophycean cysts / K.E. Duff, B.A. Zeeb, J.P. Smol. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. – 189 p.

*Dulin, M.V.* *Anastrophyllum michauxii* (F.Weber) H.Buch / *Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 33 / M.V. Dulin, D.A. Philippov // Journal of Bryology. – 2012b. – Vol. 34, No. 4. – P. 281. [*Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 33 / L.T. Ellis [et al.] // Journal of Bryology. – 2012. – Vol. 34, No. 4. – P. 281–291. – DOI: 10.1179/1743282012Y.0000000030].

*Dulin, M.V.* *Cephalozia macounii* (Austin) Austin / *Ellis L.T.* (ed.) New national and regional bryophyte records, 29 / M.V. Dulin, D.A. Philippov // Journal of Bryology. – 2011. – Vol. 33, No. 4. – P. 318. [*Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 29 / L.T. Ellis [et al.] // Journal of Bryology. – 2011. – Vol. 33, No. 4. – P. 316–323. – DOI: 10.1179/1743282011Y.0000000031].

*Dulin, M.V.* *Heterogemma laxa* (Jørg.) Konstant. & Vilnet (*Schistochilopsis laxa* (Lindb.) Konstant.) / *Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 25 / M.V. Dulin, D.A. Philippov // Journal of Bryology. – 2010. – Vol. 32, No. 4. – P. 314. [*Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 25 / L.T. Ellis [et al.] // Journal of Bryology. – 2010. – Vol. 32, No. 4. – P. 311–322. – DOI: 10.1179/jbr.2010.32.4.311].

*Dulin, M.V.* *Lophozia ascendens* (Warnst.) R.M.Schust. / *Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 32 / M.V. Dulin, D.A. Philippov // Journal of Bryology. – 2012a. – Vol. 34, No. 3. – P. 238–239. [*Ellis, L.T.* New national and regional bryophyte records, 32 / L.T. Ellis [et al.] // Journal of Bryology. – 2012. – Vol. 34, No. 3. – P. 231–246. – DOI: 10.1179/1743282012Y.0000000019].

*Dulin, M.V.* Current state of knowledge of the liverwort and hornwort flora of the Vologda Region, Russia / M.V. Dulin, D.A. Philippov, E.V. Karmazina // Folia Cryptogamica Estonica. – 2009. – Fasc. 45. – P. 13–22.

*Eckstein, Y.* Two decades of trends in ground water chemical composition in The Great Vasyugan Mire, Western Siberia, Russia / Y. Eckstein, O.G. Savichev, E.Y. Pasechnik // Environmental Earth Sciences. – 2015. – Vol. 73, No. 11. – P. 7329–7341. – DOI: 10.1007/s12665-014-3908-z

Eesti järved / A. Mäemets (ed.). – Tallinn: Valgus, 1968. – 547 p.

*Ekelund F.* Some heterotrophic flagellates from a cultivated garden soil in Australia / F. Ekelund, D.J. Patterson // Arch. Protistenkd. – 1997. – Vol. 148, Is. 4. – P. 461–478. – DOI: 10.1016/S0003-9365(97)80022-X

*Elina, G.A.* Paleovegetation and paleogeography of Holocene of Pribelomorskaya lowland in Ka-

relia; prognosis for 1000 years / G.A. Elina, O.L. Kuznetsov // *Aquilo. Ser. Botanica.* – 1996. – Vol. 36. – P. 9–20.

*Eloranta, P.* Freshwater red algae (Rhodophyta). Identification guide to European taxa, particularly to those in Finland / P. Eloranta, J. Kwandrans // *Norrinia.* 2007. – Vol. 15. – P. 1–103.

*Englund, G.* Effects of light and microcrustacean prey on growth and investment in carnivory in *Utricularia vulgaris* / G. Englund, S. Harms // *Freshwater Biology.* – 2003. – Vol. 48, No. 5. – P. 786–794.

*Ermilov, S.G.* Additions to the oribatid mite fauna (Acari, Oribatida) of Chile: results of the Russian Biological Expedition (2014) / S.G. Ermilov // *Systematic & Applied Acarology.* – 2016. – Vol. 21, No. 7. – P. 967–977. – DOI: 10.11158/saa.21.7.10

*Eurola, S.* Key to Finnish mire types / S. Eurola, S. Hicks, E. Kaakinen // Moore, P.D. (ed.) *European mires.* – London: Academic Press, 1984. – P. 11–117.

*Fairchild, W.L.* Quantitative evaluation of the behavioral extraction of aquatic invertebrates from samples of *Sphagnum* moss / W.L. Fairchild, M.C.A. O'Neill, D.M. Rosenberg // *Journal of North American Benthological Society.* – 1987. – Vol. 6, No. 4. – P. 281–287. – DOI: 10.2307/1467315

*Faithfull, C.L.* Food web efficiency differs between humic and clear water lake communities in response to nutrients and light / C.L. Faithfull, P. Mathisen, A. Wenzel [et al.] // *Oecologia.* – 2015. – Vol. 177, No. 3. – P. 823–835. – DOI: 10.1007/s00442-014-3132-2

*Farmer, J.G.* Historical accumulation rates of mercury in four Scottish ombrotrophic peat bogs over the past 2000 years / J.G. Farmer, P. Anderson, J.M. Cloy [et al.] // *Science of Total Environment.* – 2009. – Vol. 407, No. 21. – P. 5578–5588. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2009.06.014

*Farnell-Jackson, E.A.* Seasonal patterns of viruses, bacteria and dissolved organic carbon in a riverine wetland / E.A. Farnell-Jackson, A.K. Ward // *Freshwater Biology.* – 2003. – Vol. 48, Is. 5. – P. 841–851. – DOI: 10.1046/j.1365-2427.2003.01052.x

*Filippini, M.* Infection paradox: high abundance but low impact of freshwater benthic viruses / M. Filippini, N. Buesing, Y. Bettarel [et al.] // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2006. – Vol. 72, №7. – P. 4893–4898. – DOI: 10.1128/AEM.00319-06

*Filippova, N.V.* Discomycetes from plant, leaf and *Sphagnum* litter in ombrotrophic bog (West Siberia) / N.V. Filippova // *Environmental Dynamics and Global Climate Change.* – 2012. – Vol. 3, No. 1. – P. 1–20.

*Filippova, N.V.* Larger fungi of ombrotrophic bogs in West Siberia / N.V. Filippova, M.N. Thormann // *Mires and Peat.* – 2014. – Vol. 14. – Art. 8. – P. 1–22.

*Filippova, N.V.* The fungal consortium of *Andromeda polifolia* in bog habitats / N.V. Filippova, M.N. Thormann // *Mires and Peat.* – 2015. – Vol. 16. – Art. 6. – P. 1–29.

*Flannagan, J.F.* Ephemeroptera and Trichoptera of peatlands and marshes in Canada / J.F. Flannagan, S.R. Macdonald // *Memoirs of the Entomological Society of Canada.* – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 47–56. – DOI: 10.4039/entm119140047-1

*Friday, L.E.* Measuring investment in carnivory: Seasonal and individual variation in trap num-

ber and biomass in *Utricularia vulgaris* L. / L.E. Friday // New Phytologist. – 1992. – Vol. 121, No. 3. – P. 439–445. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb02944.x

*Garcia, P.E.* Aquatic microinvertebrate abundance and species diversity in peat bogs of Tierra del Fuego (Argentina) / P.E. Garcia, R.D. Garcia, M.C. Marinone [et al.] // Limnology. – 2017. – Vol. 18, No. 1. – P. 85–96. – DOI: 10.1007/s10201-016-0492-9

*Gavrilov-Zimin, I.A.* A new genus and new species of felt scales (Homoptera: Coccinea: Eriococcidae) from Tierra del Fuego (Chile) / I.A. Gavrilov-Zimin, A.A. Przhiboro // Graellsia. – 2016. – Vol. 72, No. 2. – P. e052. – DOI: 10.3989/graeellsia.2016.v72.169

*GBIF Secretariat.* GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset [Электронный ресурс]. – 2021. – Режим доступа: <https://www.gbif.org/dataset/d7dddbf4-2cf0-4f39-9b2a-bb099caae36c>; DOI: 10.15468/39omei (дата обращения 30.11.2021).

*Gerdol, R.* The growth dynamics of *Sphagnum* based on field measurements in a temperate bog and on laboratory cultures / R. Gerdol // Journal of Ecology. – 1995. – Vol. 83, No. 3. – P. 431–437. – DOI: 10.2307/2261596

*Gergócs, V.* Application of oribatid mites as indicators (Review) / V. Gergócs, L. Hufnagel // Applied Ecology and Environmental Research. – 2009. – Vol. 7, No. 1. – P. 79–98.

*González Garraza, G.* The limnological character of bog pools in relation to meteorological and hydrological features / G. González Garraza, G. Mataloni, R. Iturraspe [et al.] // Mires and Peat. – 2012. – Vol. 10. – Art. 7. – P. 1–14.

*Gordon, E.* Prey composition in the carnivorous plants *Utricularia inflata* and *U. gibba* (Lentibulariaceae) from Paria Peninsula, Venezuela / E. Gordon, S. Pacheco // Revista de biologia tropical. – 2007. – Vol. 55, No. 3–4. – P. 795–803. – DOI: 10.15517/rbt.v55i3-4.5956

*Grohmann, C.* Attachment of *Galerucella nymphaeae* (Coleoptera, Chrysomelidae) to surfaces with different surface energy / C. Grohmann, A. Blankenstein, S. Koops, S.N. Gorb // Journal of Experimental Biology. – 2014. – Vol. 217, part 23. – P. 4213–4220. – DOI: 10.1242/jeb.108902

*Grum-Grzhimaylo, O.A.* The diversity of microfungi in peatlands originated from the White Sea / O.A. Grum-Grzhimaylo, A.J. Debets, E.N. Bilanenko // Mycologia. – 2016. – Vol. 108, No. 2. – P. 233–254. – DOI: 10.3852/14-346

*Guiry, M.D.* AlgaeBase. World-wide electronic publication [Электронный ресурс] / M.D. Guiry, G.M. Guiry. – Galway: National University of Ireland, 2015. – Режим доступа: <http://algaebase.org> (дата обращения 30.01.2017).

*Guisande, C.* Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory / C. Guisande, C. Andrade, C. Granado-Lorencio [et al.] // Aquatic Ecology. – 2000. – Vol. 34, Is. 2. – P. 137–142. – DOI: 10.1023/A:1009966231287

*Gulvik, M.E.* Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: a review / M.E. Gulvik // Polish Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 55, No. 3. – P. 415–440.

*Gusev, E.* Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes (Stramenopiles: Chrysophyceae) from Indonesian Papua / E. Gusev, D. Kapustin, N. Martynenko, M. Kulikovskiy // Diversity. – 2022. –



Vol. 14, No. 9. – Art. 726. – DOI: 10.3390/d14090726

*Hahn, M.W.* The microbial diversity of inland waters / M.W. Hahn // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2006. – Vol. 17, No. 3. – P. 256–261. – DOI: 10.1016/j.copbio.2006.05.006

*Haines, T.A.* Lake acidity and mercury content of fish in Darwin National Reserve, Russia / T.A. Haines, V.T. Komov, C.H. Jagoe // *Environmental Pollution*. – 1992. – Vol. 78, №1–3. – P. 107–112. – DOI: 10.1016/0269-7491(92)90017-5

*Hannigan, E.* Aquatic invertebrate communities of ombrotrophic bogs in Ireland with special reference to microcrustaceans / E. Hannigan, M. Kelly-Quinn // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. – 2014. – Vol. 114B, No. 3. – P. 249–263. – DOI: 10.3318/BIOE.2014.22

*Hannigan E.* Composition and structure of macroinvertebrate communities in contrasting open-water habitats in Irish peatlands: implications for biodiversity conservation / E. Hannigan, M. Kelly-Quinn // *Hydrobiologia*. – 2012. – Vol. 692, Is. 1. – P. 19–28. – DOI: 10.1007/s10750-012-1090-4

*Hannigan, E.* Evaluation of the success of mountain blanket bog pool restoration in terms of aquatic macroinvertebrates / E. Hannigan, R.Mangan, M. Kelly-Quinn // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. – 2011. – Vol. 111B, No. 2. – P. 95–105.

*Harms, S.* The effect of bladderwort (*Utricularia*) predation on microcrustacean prey / S. Harms // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47, No. 9. – P. 1608–1617. – DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00897.x

*Hase, O.* Zur Verbreitung der Moose in der *Sphagnum*-Mooren des Gouvernements Wologda der U.S.S.R. / O. Hase // *Botaniska Notiser*. – Lund, 1928. – S. 323–326.

*Hassel, K.* *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. / K. Hassel, M.O. Kyrkjeeide, N. Yousefi [et al.] // *Journal of Bryology*. – 2018. – Vol. 40, No. 3. – P. 197–222. – DOI: 10.1080/03736687.2018.1474424

*Havens, K.E.* Crustacean zooplankton food web structure in lakes with varying acidity / K.E. Havens // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1991. – Vol. 48, No. 10. – P. 1846–1852. – DOI: 10.1139/f91-218

*Haynes, K.M.* Inter-annual and spatial variability in hillslope runoff and mercury flux during spring snowmelt / K.M. Haynes, C.P.J. Mitchell // *Journal of Environmental Monitoring*. – 2012. – Vol. 14, No. 8. – P. 2083–2091. – DOI: 10.1039/C2EM30267E

Heavy metals in European mosses: 2000/2001 survey / UNECE ICP Vegetation. Centre for Ecology & Hydrology. – 2003. – 45 p.

*Henrikson, B.I.* *Sphagnum* mosses as a microhabitat for invertebrates in acidified lakes and the colour adaptation and substrate preference in *Leucorrhinia dubia* (Odonata, Anisoptera) / B.I. Henrikson // *Ecography*. – 1993. – Vol. 16, No. 2. – P. 143–153. – DOI: 10.1111/j.1600-0587.1993.tb00066.x

*Hermanns, Y.M.* A 17,300-year record of mercury accumulation in a pristine lake in southern Chile / Y.M. Hermanns, H. Biester // *J. Paleolimnol.* – 2013. – Vol. 49, is. 4. – P. 547–561. – DOI: 10.1007/s10933-012-9668-4

*Higgins, T.* Plankton communities of artificial lakes created on Irish cutaway peatlands / T. Higgins, H. Kenny, E. Colleran // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy.* – 2007. – Vol. 107B, No. 2. – P. 77–85. – DOI: 10.3318/BIOE.2007.107.2.77

*Hilton, D.F.J.* Odonata of peatlands and marshes in Canada / D.F.J. Hilton // *Memoirs of the Entomological Society of Canada.* – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 57–63. – DOI: 10.4039/entm119140057-1

*Hojdova, M.* Microclimate of a peat bog and of the forest in different states of damage in the Sumava National Park / M. Hojdova, M. Hais, J. Pokorny // *Silva Gabreta.* – 2005. – Vol. 11, No. 1. – P. 13–24.

*Hooper, C.A.* Microcommunities of algae on a *Sphagnum* mat / C.A. Hooper // *Ecography.* – 1981. – Vol. 4, is. 3. – P. 201–207. – DOI: 10.1111/j.1600-0587.1981.tb00998.x

*Howe, A.T.* New genera, species, and improved phylogeny of Glissomonadida (Cercozoa) / A.T. Howe, D. Bass, E.E. Chao, T. Cavalier-Smith // *Protist.* – 2011. – Vol. 162, No. 5. – P. 710–722. – DOI: 10.1016/j.protis.2011.06.002

*Howe, A.T.* Phylogeny, taxonomy, and astounding genetic diversity of Glissomonadida ord. nov., the dominant gliding zooflagellates in soil (Protozoa: Cercozoa) / A.T. Howe, D. Bass, K. Vickerman [et al.] // *Protist.* – 2009. – Vol. 160, No. 2. – P. 159–189. – DOI: 10.1016/j.protis.2008.11.007

*Hättenschwiler, S.* Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems / S. Hättenschwiler, A.V. Tiunov, S. Scheu // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* – 2005. – Vol. 36. – P. 191–218. – DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932

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

*Ilyashuk, B.P.* Growth and production of aquatic mosses in acidified lakes of Karelia Republic, Russia / B.P. Ilyashuk // *Water, Air, & Soil Pollution.* – 2002. – Vol. 135, No. 1–4. – P. 285–290. – DOI: 10.1023/A:1014742012441

Index Fungorum [Электронный ресурс]. – [2016]. – Режим доступа: <http://www.indexfungorum.org/> (дата обращения 12.02.2016).

*Ivanova, A.A.* Closely located but totally distinct: highly contrasting prokaryotic diversity patterns in raised bogs and eutrophic fens / A.A. Ivanova, A.V. Beletsky, A.L. Rakitin [et al.] // *Microorganisms.* – 2020. – Vol. 8, is. 4. – Art. 484. – DOI: 10.3390/microorganisms8040484

*Ivanova, A.A.* Rokubacteria in northern peatlands: habitat preferences and diversity patterns / A.A. Ivanova, I.Y. Oshkin, O.V. Danilova [et al.] // *Microorganisms.* – 2022. – Vol. 10, is. 1. – Art. 11. – DOI: 10.3390/microorganisms10010011

*Ivanova, A.A.* Distinct diversity patterns of Planctomycetes associated with the freshwater macrophyte *Nuphar lutea* (L.) Smith / A.A. Ivanova, D.A. Philippov, I.S. Kulichevskaya, S.N. Dedysh // *Antonie van Leeuwenhoek.* – 2018. – Vol. 111, No. 6. – P. 811–823. – DOI: 10.1007/s10482-017-0986-4

*Ivanova, A.O.* Abundance, diversity, and depth distribution of planctomycetes in acidic northern wetlands / A.O. Ivanova, S.N. Dedysh // *Frontiers in Microbiology.* – 2012. – Vol. 3. – Art. 5. – P. 1–9. –

DOI: 10.3389/fmicb.2012.00005

*Jackson, C.R.* Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development / C.R. Jackson, P.F. Churchill, E.E. Roden // *Ecology*. – 2001. – Vol. 82, Is. 2. – P. 555–566. – DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[0555:SCIBAS]2.0.CO;2

*Jackson, E.F.* Viruses in wetland ecosystems / E.F. Jackson, C.R. Jackson // *Freshwater Biology*. – 2008. – Vol. 53, Is. 6. – P. 1214–1227. – DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01929.x

*Jeglum, J.* Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan / J. Jeglum // *Canad. J. Bot.* – 1971. – Vol. 49, No. 9. – P. 1661–1676.

*Joosten, H.* Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation / H. Joosten, F. Tanneberger, A. Moen (eds.). – Stuttgart, 2017. – 780 p.

*Jutila, H.M.* Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and differences between vegetation and seed bank / H.M. Jutila // *Plant Ecology*. – 2003. – Vol. 166, No. 2. – P. 275–293. – DOI: 10.1023/A:1023278328077

*Järnefelt, H.* Zooplankton und Humuswasser / H. Järnefelt // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A*. – 1956. – Bd. 4, №31. – S. 1–14.

*Kabata-Pendias, A.* Trace elements in soils and plants. 4<sup>th</sup> edit. / A. Kabata-Pendias. – Boca Raton, FL: Crc Press, 2010. – 548 p.

*Kangasniemi, V.* Macrobenthos communities in bog pools at Alkkianneva mire, SW Finland – a pilot study / V. Kangasniemi, J. Mustonen, A.T.K. Ikonen // *Suo: Mires and peat*. – 2016. – Vol. 67, No. 1. – P. 26–30.

*Kapustin, D.A.* *Mallomonas papuensis* sp. nov. (Chrysophyceae, Synurales), a new species from the high mountain bog pool in Papua province, Indonesia / D.A. Kapustin, E.S. Gusev, M.S. Kulikovskiy // *Phytotaxa*. – 2019. – Vol. 402, No. 6. – P. 281–287. – DOI: 10.11646/phytotaxa.402.6.2

*Kapustin, D.A.* Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichengskoe raised bog in Central Russia / D.A. Kapustin, D.A. Philippov, E.S. Gusev // *Phytotaxa*. – 2016. – Vol. 288, No. 3. – P. 285–290. – DOI: 10.11646/phytotaxa.288.3.10

*Kardell, L.* Occurrence and berry production of *Rubus chamaemorus* L., *Vaccinium oxycoccus* L. and *Vaccinium microcarpum* Turcz. and *Vaccinium vitis-idaea* L. on Swedish peatlands / L. Kardell // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 1986. – Vol. 1, No. 1. – P. 125–140. – DOI: 10.1080/02827588609382406

*Karpowicz, M.* Influence of environmental factors on vertical distribution of zooplankton communities in humic lakes / M. Karpowicz, J. Ejsmont-Karabin // *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*. – 2018. – Vol. 54. – Art. 17. – DOI: 10.1051/limn/2018004

*Kellogg, L.E.* Phosphorus retention and movement across an ombrotrophic-minerotrophic peatland gradient / L.E. Kellogg, S.D. Bridgham // *Biogeochemistry*. – 2003. – Vol. 63, No. 3. – P. 299–315. – DOI: 10.1023/A:1023387019765

*Kibriya, S.* Nutrient availability and the carnivorous habit in *Utricularia vulgaris* / S. Kibriya, J.I. Jones // *Freshwater Biology*. – 2007. – Vol. 52, No. 3. – P. 500–509. – DOI: 10.1111/j.1365-

2427.2006.01719.x

*Kitner, M.* Desmids (Zygnematophyceae) of the spring fens of a part of West Carpathians / M. Kitner, A. Poulickova, R. Novotny, M. Hajek // *Czech Phycology*. – 2004. – Vol. 4, Is. 1. – P. 43–61.

*Klimaszyk, P.* Peat-bog pool (Wielkopolski National park) as a habitat of specific communities of zooplankton / P. Klimaszyk, N. Kuczyńska-Kippen // *Acta Agrophysica*. – 2006. – Vol. 7, No. 2(133). – P. 375–381.

*Klink, A.* Chemical changes and nutrient release during decomposition processes of mature leaves of *Nuphar lutea* [L.] Sibth. and Sm under laboratory conditions / A. Klink // *Ecohydrology and Hydrobiology*. – 2005. – Vol. 5, No. 3. – P. 215–222.

*Klok, P.F.* Plant traits and environment: floating leaf blade production and turnover of waterlilies / P.F. Klok, G. van der Velde // *PeerJ*. – 2017. – Vol. 5. – e3212. – DOI: 10.7717/peerj.3212

*Knight, S.E.* Costs of carnivory in the common bladderwort, *Utricularia macrorhiza* / S.E. Knight // *Oecologia*. – 1992. – Vol. 89. – P. 348–355. – DOI: 10.1007/BF00317412.

*Kocarkova, A.* Contribution to the knowledge of algae from the wetlands of Poleski National Park (East Poland) / A. Kocarkova, P. Hekera, M. Rulik // *Czech Phycology*. – 2002. – Vol. 2, Is. 1. – P. 69–74.

*Komárek, J.* Cyanoprokaryota / J. Komárek, K. Anagnostidis. – Heidelberg: Elsevier / Spektrum, 2005. – 759 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 19/2).

*Komárek, J.* Cyanoprokaryota / J. Komárek, K. Anagnostidis. – Jena-Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1998. – 548 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 19/1).

*Komárek, J.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 – Chroococcales / J. Komárek, K. Anagnostidis // *Arch. Hydrobiol.* – 1986. – Suppl. 73, H. 2. (Algological Studies 43). – P. 157–226.

*Komárek, J.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4 – Nostocales / J. Komárek, K. Anagnostidis // *Arch. Hydrobiol.* – 1989. – Suppl. 82, H. 3. (Algological Studies 56). – P. 247–345.

*Komov, V.T.* Spatial and temporal aspects in water chemistry of lakes in Darwin Reserve, Northwest Russia / V.T. Komov, V.I. Lazareva, I.K. Stepanova, C.T. Robinson // *Arch. Hydrobiol.* – 1997. – Vol. 139, No. 1. – P. 129–144.

*Konstantinova, N.A.* Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia / N.A. Konstantinova, V.A. Bakalin, E.N. Andrejeva [et al.] // *Arctoa*. – 2009. – Vol. 18. – P. 1–64. – DOI: 10.15298/arctoa.18.01

*Korneva, L.G.* Impact of acidification on structural organization of phytoplankton community in the forest lakes of the North-Western Russia / L.G. Korneva // *Water Science and Technology*. – 1996. – Vol. 33, No. 4–5. – P. 291–296. – DOI: 10.1016/0273-1223(96)00243-0

*Kosykh, N.P.* Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia / N.P. Kosykh, N.G. Koronatova, N.B. Naumova, A.A. Titlyanova //

Wetlands Ecology and Management. – 2008. – Vol. 16, No. 2. – P. 139–153. – DOI: 10.1007/s11273-007-9061-7

*Krammer, K. Bacillariophyceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Stuttgart-Jena: Gustav Fischer Verlag, 1986. – 876 S. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 2/1).*

*Krammer, K. Bacillariophyceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Stuttgart-Jena: Gustav Fischer Verlag, 1988. – 611 S. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 2/2).*

*Krammer, K. Bacillariophyceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Stuttgart-Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991a. – 576 S. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 2/3).*

*Krammer, K. Bacillariophyceae / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. – Stuttgart-Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991b. – 536 S. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 2/4).*

*Kriska, G. Freshwater invertebrates in Central Europe. A field guide / G. Kriska. – Wien: Springer-Verlag, 2014. – 411 p.*

*Kristiansen, J. Chrysophyte and Haptophyte Algae. 2<sup>nd</sup> ed. / J. Kristiansen, H.R. Preisig. – Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 2007. – 252 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Bd. 1/2).*

*Krylova, E.G. The zone of temporary flooding of small rivers as an area of increased floristic diversity / E.G. Krylova, A.V. Tikhonov, E.S. Ivanova // Biosystems Diversity. – 2018. – Vol. 26, No. 1. – P. 30–36. – DOI: 10.15421/011805*

*Kučerova, A. Disturbances on a wooded raised bog – how windthrow, bark beetle and fire affect vegetation and soil water quality? / A. Kučerova, L. Rektoris, T. Stechova, M. Bastl // Folia Geobotanica. – 2008. – Vol. 48. – P. 49–67 – DOI: 10.1007/s12224-008-9006-9*

*Kuczyńska-Kippen, N. Spatial distribution of zooplankton communities between the *Sphagnum* mat and open water in a dystrophic lake / N. Kuczyńska-Kippen // Polish Journal of Ecology. – 2008. – Vol. 56, No. 1. – P. 57–64.*

*Kulichevskaya, I.S. Descriptions of *Roseiarcus fermentans* gen. nov., sp. nov., a bacteriochlorophyll a-containing fermentative bacterium related phylogenetically to alphaproteobacterial methanotrophs, and of the family Roseiarcaceae fam. nov. / I.S. Kulichevskaya, O.V. Danilova, V.M. Tereshina [et al.] // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2014. – Vol. 64, № Part 8. – P. 2558–2565. – DOI: 10.1099/ijs.0.064576-0*

*Kulichevskaya, I.S. *Singulisphaera acidiphila* gen. nov., sp. nov., a non-filamentous, Isosphaera-like planctomycete from acidic northern wetlands / I.S. Kulichevskaya, A.O. Ivanova, O.I. Baulina [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2008. – Vol. 58, Is. 5. – P. 1186–1193. – DOI: 10.1099/ijs.0.65593-0*

*Kulikovskiy, M.S. Diatom flora of Polistovo-Lowatsky *Sphagnum* tract (European Russia). I. *Eolimna chistiakovae* sp. nov. and further transfers to the genus *Eolimna* Lange-Bertalot & Schiller / M.S. Kulikovskiy, H. Lange-Bertalot, A. Witkowski // Diatom Research. – 2010a. – Vol. 25, No. 1. – P. 77–85. – DOI: 10.1080/0269249X.2010.9705830*

*Kulikovskiy, M.S. Diatom assemblages from *Sphagnum* bogs of the World. I. Nur bog in northern Mongolia / M.S. Kulikovskiy, H. Lange-Bertalot, A. Witkowski [et al.] // Bibliotheca Diatomologica.*

– 2010b. – Vol. 55. – P. 1–326.

*Kutenkov, S.* Topology, vegetation and stratigraphy of Far Eastern aapa mires (Khabarovsk Region, Russia) / S. Kutenkov, V. Chakov, V. Kuptsova // *Land*. – 2022. – Vol. 11, No. 1. – Art. 96. – DOI: 10.3390/land11010096

*Kutenkov, S.A.* Aapa mire on the southern limit: A case study in Vologda Region (north-western Russia) / S.A. Kutenkov, D.A. Philippov // *Mires and Peat*. – 2019a. – Vol. 24. – Art. 10. – DOI: 10.19189/MaP.2018.OMB.355

*Kutenkov, S.A.* The structure and dynamics of the vegetation of Gladkoe Mire in the upper reaches of the sinking Uzhla River (Vologda Region) / S.A. Kutenkov, D.A. Philippov // *Ecosystem transformation*. – 2019b. – Vol. 2, No. 3. – P. 32–46. – DOI: 10.23859/estr-190418

*Lafleur, P.M.* Ecosystem respiration in a cool temperate bog depends on peat temperature but not water table / P.M. Lafleur, T.R. Moore, N.T. Roulet, S. Frohking // *Ecosystems*. – 2005. – Vol. 8, No. 6. – P. 619–629.

*Laganovska, R.* Galvenia zooplanktona komponenti mazos distrofos ezeros / R. Laganovska // *Известия АН ЛатвССР*. – 1963. – №8. – С. 75–80.

*Laine, J.* The intricate beauty of *Sphagnum* mosses – a Finnish Guide to Identification / J. Laine, P. Harju, T. Timonen [et al.]. – Helsinki, 2009. – 190 p.

*Lamentowicz, L.* Species composition of testate amoebae (Protists) and environmental parameters in a *Sphagnum* peatland / L. Lamentowicz, M. Gabka, M. Lamentowicz // *Polish Journal of Ecology*. – 2007. – Vol. 55, No. 4. – P. 749–759.

*Lamers, L.P.M.* Microbial transformations of nitrogen, sulfur, and iron dictate vegetation composition in wetlands: a review / L.P.M. Lamers, J.M.H. Van Diggelen, H.J.M. Op Den Camp [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2012. – Vol. 3. – Art. 156. – P. 1–12. – DOI: 10.3389/fmicb.2012.00156

*Langangen, A.* Charophytes of the Nordic countries / Langangen A. Oslo, 2007. 102 p.

*Lange-Bertalot, H.* Rote Liste der limnischen Kieselalgen (*Bacillariophyceae*) Deutschlands / H. Lange-Bertalot, A. Steindorf // *Schr.-R. f. Vegetationskde.* – 1996. – №28. – S. 633–677.

*Larsen, J.* Some flagellates (Protista) from tropical marine sediments / J. Larsen, D.J. Patterson // *Journal of Natural History*. – 1990. – Vol. 24, is. 4. – P. 801–937. – DOI: 10.1080/00222939000770571

*Larson, D.J.* Aquatic Coleoptera of peatlands and marshes in Canada / D.J. Larson // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 99–132. – DOI: 10.4039/entm119140099-1

*Lee, W.J.* Darwin's heterotrophic flagellates / W.J. Lee, S.M. Brandt, N. Vørs, D.J. Patterson // *Ophelia*. – 2003. – Vol. 57, Is. 2. – P. 63–98. – DOI: 10.1080/00785236.2003.10409506

*Lehmitz, R.* The oribatid mite community of a German peatland in 1987 and 2012 – effects of anthropogenic desiccation and afforestation / R. Lehmitz // *Soil Organisms*. – 2014. – Vol. 86, No. 2. – P. 131–145.

*Lehmitz, R.* Bioindication in peatlands by means of multi-taxa indicators (Oribatida, Araneae,

Carabidae, Vegetation) / R. Lehmitz, H. Haase, V. Otte, D. Russell // *Ecological Indicators*. – 2020. – Vol. 109. – Art. 105837. – DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105837

*Lehmitz, R.* Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration / R. Lehmitz, D. Russell, K. Hohberg [et al.] // *Pedobiologia*. – 2011. – Vol. 54. – P. 201–207.

*Lehmitz, R.* Active dispersal of oribatid mites into young soils / R. Lehmitz, D. Russell, K. Hohberg [et al.] // *Applied Soil Ecology*. – 2012. – Vol. 55. – P. 10–19.

*Lenzenweger, R.* Desmidiaceenflora von Österreich / R. Lenzenweger // *Bibl. phycologica*. Teil 1. Bd. 101. – Berlin–Stuttgart, 1996. – 162 p.

*Lenzenweger, R.* Desmidiaceenflora von Österreich / R. Lenzenweger // *Bibl. phycologica*. Teil 2. Bd. 102. – Berlin–Stuttgart, 1997. – 216 p.

*Lenzenweger, R.* Desmidiaceenflora von Österreich / R. Lenzenweger // *Bibl. phycologica*. Teil 3. Bd. 104. – Berlin–Stuttgart, 1999. – 218 p.

*Lenzenweger, R.* Desmidiaceenflora von Österreich / R. Lenzenweger // *Bibl. phycologica*. Teil 4. Bd. 111. – Berlin–Stuttgart, 2003. – 87 p.

*Lewis, D.J.* Biting flies (Diptera) of peatlands and marshes in Canada / D.J. Lewis // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 133–140. – DOI: 10.4039/entm119140133-1

*Li, Y.* Historical anthropogenic contributions to mercury accumulation recorded by a peat core from Dajiuhu montane mire, central China / Y. Li, C. Ma, C. Zhu [et al.] // *Environmental Pollution*. – 2016. – Vol. 216. – P. 332–339. – DOI: 10.1016/j.envpol.2016.05.083

*Lim, R.P.* Population changes in the aquatic fauna inhabiting the bladderwort, *Utricularia flexuosa* Vahl., in a tropical swamp, Tasek Bera, Malaysia / R.P. Lim, J.I. Furtado // *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie*. – 1975. – Vol. 19. – P. 1390–1397.

*Limpens, J.* How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum* / J. Limpens, F. Berendse // *Oikos*. – 2003. – Vol. 103, No. 3. – P. 537–547. – DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12707.x

*Lindholm, T.* Production of eight species of *Sphagnum* at Suuriso mire, southern Finland / T. Lindholm, H. Vasander // *Annales Botanici Fennici*. – 1990. – Vol. 27. – P. 145–157.

*Lindström, E.S.* Distribution of typical freshwater bacterial groups is associated with pH, temperature, and lake water retention time / E.S. Lindström, Kamst-Van M.P. Agterveld, G. Zwart // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2005. – Vol. 71, No. 12. – P. 8201–8206. – DOI: 10.1128/AEM.71.12.8201-8206.2005

*Lobunicheva, E.V.* Zooplankton in hollow-pools (using raised bogs in Vologda Oblast, Russia, as an example) / E.V. Lobunicheva, D.A. Philippov // *Inland Water Biology*. – 2011. – Vol. 4, No. 2. – P. 173–178. – DOI: 10.1134/S1995082911020313

*Locke, A.* Effects of lake acidification and recovery on the stability of zooplankton food webs / A. Locke, W. Sprules // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75, No. 2. – P. 498–506. – DOI: 10.2307/1939553

*Lorenzen, J.* Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations /

J. Lorenzen // *Limnology and Oceanography*. – 1967. – Vol. 12, No. 2. – P. 343–346. – DOI: 10.4319/lo.1967.12.2.0343

*Malashchuk, A.A.* Post-pyrogenic dynamics of the vegetation cover of the Barskoe raised bog (Vologda Region, Russia) / A.A. Malashchuk, D.A. Philippov // *Ecosystem transformation*. – 2021. – Vol. 4, No. 1. – P. 35–52. – DOI: 10.23859/estr-200512

*Markkula, I.* Comparison of present and subfossil oribatid faunas in the surface peat of a drained pine mire / I. Markkula // *Annales Entomologici Fennici*. – 1986. – Vol. 52. – P. 39–41.

*Martínez-Cortizas, A.* Reconstructing historical Pb and Hg pollution in NW Spain using multiple cores from the Chao de Lamoso bog (Xistral Mountains) / A. Martínez-Cortizas, E. Peiteado-Varela, R. Bindler [et al.] // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2012. – Vol. 82, №1. – P. 8268–8278. – DOI: 10.1016/j.gca.2010.12.025

*Martínez-Cortizas, A.* Mercury in a Spanish peat bog: archive of climate change and atmospheric metal deposition / A. Martínez-Cortizas, X. Pontevedra-Pombal, E. García-Rodeja [et al.] // *Science*. – 1999. – Vol. 284, №5416. – P. 939–942. – DOI: 10.1126/science.284.5416.939

*Masing, V.* Estonian bogs: plant cover, succession and classification / V. Masing // Moore, P.D. (ed.) *European mires*. – London: Academic Press, 1984. – P. 119–148.

*Masing, V.* Typological approach in mire landscape study (with a brief multilingual vocabulary of mire landscape structure) / V. Masing // *Estonian geographical studies*. – Tallinn, 1972. – P. 61–84.

*Masing, V.* Juhend soode geobotaaniliseks uurimiseks / V. Masing, H. Trass. – Tartu, 1955. – 82 lk.

*Mataloni, G.* Ecological studies on algal communities from Tierra del Fuego peat bogs / G. Mataloni // *Hydrobiologia*. – 1999. – Vol. 391, No. 1–3. – P. 157–171. – DOI: 10.1023/A:1003593513413

*Mataloni, G.* Landscape-driven environmental variability largely determines abiotic characteristics and phytoplankton patterns in peat bog pools (Tierra del Fuego, Argentina) / G. Mataloni, G. González Garraza, A. Vinocur // *Hydrobiologia*. – 2015. – Vol. 715, No. 1. – P. 105–125. – DOI: 10.1007/s10750-015-2175-7

*Mataloni, G.* Comparative analysis of the phytoplankton communities of a peat bog from Tierra del Fuego (Argentina) / G. Mataloni, G. Tell // *Hydrobiologia*. – 1996. – Vol. 325, No. 2. – P. 101–112. – DOI: 10.1007/BF00028270

*Mazei, Yu.A.* Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in *Sphagnum* bog (Middle Volga region, Russia) / Yu.A. Mazei, A.N. Tsyganov // *Protistology*. – 2007/8. – Vol. 5, №2/3. – P. 156–206.

*Mazurkiewicz-Zapałowicz, K.* Microscopic fungi on Nymphaeaceae plants of the Lake Płociczno in Drawa National Park (NW Poland) / K. Mazurkiewicz-Zapałowicz, A. Golianek, Ł. Łopusiewicz // *Acta Mycologica*. – 2016. – Vol. 51, No. 1. – P. 1079. – DOI: 10.5586/am.1079

*Meriläinen, J.J.* Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes / J.J. Meriläinen, J. Hynynen // *Acidification in Finland*. – Berlin: Springer-Verlag, 1990. – P. 1029–1049. – DOI: 10.1007/978-3-642-75450-0\_52



Mette, N. Food composition of aquatic bladderworts (*Utricularia*, Lentibulariaceae) in various habitats / N. Mette, N. Wilbert, W. Barthlott // Beiträge zur Biologie der Pflanzen. – 2000. – Vol. 72. – P. 1–13.

Michaelis, D. The *Sphagnum* species of the World / D. Michaelis // Bibliotheca Botanica. – 2019. – Vol. 162. – 435 p.

Mieczan, T. Ciliates in *Sphagnum* peatlands: vertical micro-distribution, and relationships of species assemblages with environmental parameters / T. Mieczan // Zoological Studies. – 2009. – Vol. 48, No. 1. – P. 33–48.

Mieczan, T. Epiphytic protozoa (Testate amoebae, Ciliates) associated with *Sphagnum* in peatbogs: relationship to chemical parameters / T. Mieczan // Polish Journal of Ecology. – 2007a. – Vol. 55, No. 1. – P. 79–90.

Mieczan, T. Seasonal patterns of testate amoebae and ciliates in three peatbogs: relationship to bacteria and flagellates (Poleski National Park, Eastern Poland) / T. Mieczan // Ecohydrol. Hydrobiol. – 2007b. – Vol. 7, No. 1. – P. 295–305. – DOI: 10.1016/S1642-3593(07)70191-X

Miles, C.J. Oxygen consumption in humic-colored waters by a photochemical ferrous-ferric catalytic cycle / C.J. Miles, P.L. Brezonik // Environmental Science and Technology. – 1981. – Vol. 15, is. 9. – P. 1089–1095. – DOI: 10.1021/es00091a010

Mille-Lindblom, C. Litter-associated bacteria and fungi – a comparison of biomass and communities across lakes and plant species / C. Mille-Lindblom, H. Fischer, L.J. Tranvik // Freshwater Biology. – 2006. – Vol. 51, is. 4. – P. 730–741. – DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01532.x

Minayeva, T.Yu. Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity / T.Yu. Minayeva, O.M. Bragg, A.A. Sirin // Mires and Peat. – 2017. – Vol. 19. – Art. 01. – P. 1–36. – DOI: 10.19189/MaP.2013.OMB.150

Minor, M.A. Using spectral indices derived from remote sensing imagery to represent arthropod biodiversity gradients in a European *Sphagnum* peat bog / M.A. Minor, S.G. Ermilov, O. Joharchi, D.A. Philippov // Arthropoda. – 2023. – Vol. 1. – P. 35–46. – DOI: 10.3390/arthropoda1010006

Minor, M.A. Hydrology-driven environmental variability determines abiotic characteristics and Oribatida diversity patterns in a *Sphagnum* peatland system / M.A. Minor, S.G. Ermilov, D.A. Philippov // Experimental and Applied Acarology. – 2019. – Vol. 77, No. 1. – P. 43–58. – DOI: 10.1007/s10493-018-0332-1

Minor, M.A. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs / M.A. Minor, S.G. Ermilov, D.A. Philippov, A.A. Prokin // Experimental and Applied Acarology. – 2016. – Vol. 70, No. 3. – P. 275–286. – DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9

Moen, A. The plant cover of the boreal uplands of central Norway. 1. Vegetation ecology of Solenset Nature Reserve: haymaking fens and birch woodlands / A. Moen. – Trondheim, 1990. – 451 p.

Moestrup, Ø. Preparations of shadow cast whole mounts / Ø. Moestrup, H.A. Thomsen // Handbook of Phycological Methods. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1980. – P. 385–390.

*Moore, T.R.* Litter decomposition in temperate peatland ecosystems: The effect of substrate and site / T.R. Moore, J.L. Bubier, L. Bledzki // *Ecosystems*. – 2007. – Vol. 10, No. 6. – P. 949–963. – DOI: 10.1007/s10021-007-9064-5

*Morrison, A.* Distribution of Canadian Rocky Mountain wetland impacted by beaver / A. Morrison, C.J. Westbrook, A. Bedard-Haughn // *Wetlands*. – 2014. – Vol. 35, is. 1. – P. 95–104. – DOI: 10.1007/s13157-014-0595-1

*Mumladze, L.* Compositional patterns in holarctic peat bog inhabiting oribatid mite (Acari: Oribatida) communities / L. Mumladze, M. Murvanidze, V. Behan-Pelletier // *Pedobiologia*. – 2013. – Vol. 56, No. 1. – P. 41–48. – DOI: 10.1016/j.pedobi.2012.10.001

*Muniz, I.P.* Freshwater acidification: its effects on species and communities of freshwater microbes, plants and animals / I.P. Muniz // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B: Biological Sciences*. – 1990. – Vol. 97. – P. 227–254. – DOI: 10.1017/S0269727000005364

*Murkin, H.R.* The interactions of vertebrates and invertebrates in peatlands and marshes / H.R. Murkin, B.D.J. Batt // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 15–30. – DOI: 10.4039/entm119140015-1

*Neretina, A.N.* The genus *Notoalona* Rajapaksa et Fernando, 1987 (Chydoridae: Aloninae) in tropical swampy areas, with particular attention to Africa / A.N. Neretina, W. Zelalem, A.A. Kotov // *Труды ИБВВ РАН*. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиол. исследования болот. – С. 126–129. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10034

*Neustupa, J.* Algae from aquatic, peat bog and aerial biotopes in the catchment area of the river Kremelna in Sumava National Park / J. Neustupa, S. Novakova, L. Sejnohova [et al.] // *Czech Phycology*. – 2002. – Vol. 2, No. 1. – P. 47–60.

*Newell, S.Y.* Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity / S.Y. Newell, R.R. Christian // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1981. – Vol. 42, No. 1. – P. 23–31.

*Nielsen, U.N.* The enigma of soil animal species diversity revisited: The role of small-scale heterogeneity / U.N. Nielsen, G.H.R. Osler, C.D. Campbell [et al.] // *PLoS ONE*. – 2010. – Vol. 5, No. 7. – e11567. – DOI: 10.1371/journal.pone.0011567

*Nitsche, F.* Higher level taxonomy and molecular phylogenetics of the Choanoflagellata / F. Nitsche, M. Carr, H. Arndt, S.C. Leadbeater // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. – 2011. – Vol. 85, No. 5. – P. 452–462. – DOI: 10.1111/j.1550-7408.2011.00572.x

*Noble, R.* Estimating viral proliferation in aquatic samples / R. Noble, G.F. Stewart // Paul, J.H. (ed.) *Methods in Microbiology*. – San Diego: Academic Press, 2001. – Vol. 30. – P. 67–84.

*Noble, R.T.* Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria / R.T. Noble, J.A. Fuhrman // *Aquatic Microbial Ecology*. – 1998. – Vol. 14. – P. 113–118. – DOI: 10.3354/ame014113

*Norland, S.* The relationships between biomass and volume of bacteria / S. Norland // Kemp, P., Sherr, B., Sherr, E., Cole, J. (eds.) *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. – Boca Raton: Lewis Publ., 1993. – P. 303–308.

*Novakova, S.* Algae of peat bogs in Bohemian-Saxonian Switzerland / S. Novakova // Czech Phycology. – 2003. – Vol. 3, No. 1. – S. 71–78. [на чеш.].

*Novichkova, A.* Freshwater Crustacea (Cladocera, Copepoda) of Iceland: taxonomy, ecology, and biogeography / A. Novichkova, E. Chertoprud, G.M. Gíslason // Polar Biology. – 2014. – Vol. 37, No. 12. – P. 1755–1767. – DOI: 10.1007/s00300-014-1559-x

*Ong, K.J.* Humic acid ameliorates nanoparticle-induced developmental toxicity in zebrafish / K.J. Ong, L.C. Felix, D. Boyle [et al.] // Environmental Science: Nano. – 2017. Is. 4. – P. 127–137. – DOI: 10.1039/C6EN00408C

*Opelt, K.* High specificity but contrasting biodiversity of *Sphagnum*-associated bacterial and plant communities in bog ecosystems independent of the geographical region / K. Opelt, C. Berg, S. Schönmann [et al.] // ISME Journal. – 2007. – Vol. 1, No. 6. – P. 502–516. – DOI: 10.1038/ismej.2007.58

*Osvald, H.* Die Vegetation des Hochmoores Komosse / H. Osvald // Svenska Växtsociol. Sällsk. – Uppsala, 1923. – Handl. I. – S. 1–436.

*Oyague Passuni, E.* Relationships between aquatic invertebrates, water quality and vegetation in an Andean peatland system / E. Oyague Passuni, M.S. Maldonado Fonkén // Mires and Peat. – 2014/15. – Vol. 15. – Art. 14. – P. 1–21.

*Paine, R.T.* A note on trophic complexity and community stability / R.T. Paine // The American Naturalist. – 1969. – Vol. 103, No. 929. – P. 91–93. – DOI: 10.1086/282586

*Painter, D.* Effects of ditch management patterns on Odonata at Wicken Fen, Cambridgeshire, UK / D. Painter // Biological Conservation. – 1998. – Vol. 84, is. 2. – P. 189–195. – DOI: 10.1016/S0006-3207(97)00095-5

*Pankratov, T.A.* Isolation of aerobic, gliding, xylanolytic and laminariolytic bacteria from acidic *Sphagnum* peatlands and emended description of *Chitinophaga arvensicola* Kämpfer et al. 2006 / T.A. Pankratov, I.S. Kulichevskaya, W. Liesack, S.N. Dedysh // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2006. – Vol. 56, No. 12. – P. 2761–2764. – DOI: 10.1099/ijs.0.64451-0

*Panov, V.* *Sphagnum* cover surface shape variations during vegetation period / V. Panov // Lindholm T., Heikkilä R. (eds.) Mires from pole to pole / The Finnish Environment 38/2012. – Helsinki, 2012. – P. 239–246.

*Peacock, M.* Global importance of methane emissions from drainage ditches and canals / M. Peacock, M.N. Futter, C.D. Evans [et al.] // Environmental Research Letters. – 2021. – Vol. 16, No. 4. – Art. 044010. – DOI: 10.1088/1748-9326/abeb36

*Peacock, M.* Management effects on greenhouse gas dynamics in fen ditches / M. Peacock, V. Gauci, L.M. Ridley, C.D. Evans // The Science of the Total Environment. – 2017. – Vol. 578. – P. 601–612. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.11.005

Peat Dictionary: English, Finnish, Swedish, Russian, German [Электронный ресурс]. – Helsinki: Int. Peat Society, 1984. – 595 p. – Режим доступа: <http://www.peatsociety.org/peat-dictionary> (да-

та обращения 25.02.2018).

*Peduzzi, P.* Viruses / P. Peduzzi, B. Luef // Encyclopedia of Inland Waters. – Oxford: Elsevier Inc., 2009. – Vol. 3. – P. 279–294.

*Pérez-Rodríguez, M.* Long-term (~57 ka) controls on mercury accumulation in the Southern Hemisphere reconstructed using a peat record from Pinheiro mire (Minas Gerais, Brazil) / M. Pérez-Rodríguez, I. Horák-Terra, L. Rodríguez-Lado [et al.] // Environ. Sci. Technol. – 2015. – Vol. 49, is. 3. – P. 1356–1364. – DOI: 10.1021/es504826d

*Peterson, R.L.* Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology / R.L. Peterson, H.B. Massicotte, L.H. Melville. – Ottawa, 2004. – 173 p.

*Philippov, D.A.* Biodiversity of a boreal mire, including its hydrographic network (Shichenskoe mire, north-western Russia) / D.A. Philippov, S.G. Ermilov, V.L. Zaytseva [et al.] // Biodiversity Data Journal. – 2021. – Vol. 9. – e77615. – DOI: 10.3897/BDJ.9.e77615

*Philippov, D.A.* Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (north-western Russia) / D.A. Philippov, K.N. Ivicheva, N.N. Makarenkova [et al.] // Biodiversity Data Journal. – 2022. – Vol. 10. – e77626. – DOI: 10.3897/BDJ.10.e77626

*Philippov, D.A.* Macrophyte diversity in rivers and streams of the Vologda Region and several other regions of Russia / D.A. Philippov, A.S. Komarova // Biodiversity Data Journal. – 2021. – Vol. 9. – e76947. – DOI: 10.3897/BDJ.9.e76947

*Philippov, D.A.* Data on air temperature, relative humidity and dew point in a boreal *Sphagnum* bog and an upland site (Shichenskoe mire system, North-Western Russia) / D.A. Philippov, V.V. Yurchenko // Data in Brief. – 2019. – Vol. 25. – Art. 104156. – DOI: 10.1016/j.dib.2019.104156

*Philippov, D.A.* Data on chemical characteristics of waters in two boreal *Sphagnum* mires (North-Western Russia) / D.A. Philippov, V.V. Yurchenko // Data in Brief. – 2020. – Vol. 28. – Art. 104928. – DOI: 10.1016/j.dib.2019.104928

*Pickett, S.T.A.* Models, mechanisms and pathways of succession / S.T.A. Pickett, S.L. Collins, J.J. Armesto // Botanical Review. – 1983. – Vol. 53, No. 3. – P. 335–371. – DOI: 10.1007/BF02858321

*Pimm, S.L.* Properties of food webs / S.L. Pimm // Ecology. – 1980. – Vol. 61, No. 2. – P. 52–57. – DOI: 10.2307/1935177

*Pimm, S.L.* Food web patterns and their consequences / S.L. Pimm, J.H. Lawton, J.E. Cohen // Nature. – 1991. – Vol. 350. – P. 669–674. – DOI: 10.1038/350669a0

*Plachno B.J.* Algae commensal community in *Genlisea* traps / B.J. Plachno, K. Wolowski // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2005. – Vol. 77, No. 1. – P. 77–86. – DOI: 10.5586/asbp.2008.011

*Poff, N.L.* Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology / N.L. Poff // Journal of the North American Benthological Society. – 1997. – Vol. 16, No. 2. – P. 391–409. – DOI: 10.2307/1468026

*Pollett, F.* Glossary of peatland terminology / F. Pollett. – St. John's, 1968. – 30 p.

*Porter, K.G.* The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora / K.G. Porter, Y.S. Feig // Limnol. Oceanogr. – 1980. – Vol. 25, №5. – P. 943–948. – DOI:

10.4319/lo.1980.25.5.0943

*Poulin, M.* Restoration of pool margin communities in cutover peatlands / M. Poulin, N. Fontaine, L. Rochefort // *Aquatic Botany*. – 2011. – Vol. 94, No. 2. – P. 107–111. – DOI: 10.1016/j.aquabot.2010.11.008

*Preston, M.D.* Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay lowlands, Canada / M.D. Preston, K.A. Smemo, J.W. McLaughlin, N. Basiliko // *Frontiers in Microbiology*. – 2012. – Vol. 3. – Art. 70. – P. 1–15. – DOI: 10.3389/fmicb.2012.00070

*Proctor, L.M.* Calibrating estimates of phage-induced mortality in marine bacteria: ultrastructural studies of marine bacteriophage development from one-step growth experiments / L.M. Proctor, A. Okubo, J.A. Fuhrman // *Microbial Ecology*. – 1993. – Vol. 25. – P. 161–182. – DOI: 10.1007/BF00177193

*Prokin, A.A.* Water beetles (Insecta: Coleoptera) of some peatlands of the North Caucasus / A.A. Prokin, A.S. Sazhnev, D.A. Philippov // *Nature Conservation Research*. – 2019. – Vol. 4, №2. – P. 57–66. – DOI: 10.24189/ncr.2019.016

*Prokina, K.I.* Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs in South Patagonia, Chile / K.I. Prokina, A.P. Mylnikov, D.A. Philippov // *Protistology*. – 2016. – Vol. 16, No. 2. Int. Sci. Forum «PROTIST–2016». – P. 62.

*Prokina, K.I.* Centrohelid heliozoans (Haptista: Centroplasthelida) from mires in the North Caucasus, Russia / K.I. Prokina, D.A. Philippov // *Mires and Peat*. – 2019. – Vol. 24. – Art. 36. – DOI: 10.19189/MaP.2019.OMB.StA.1806

*Prokina, K.I.* Heterotrophic flagellates from mires of the North Caucasus, Russia / K.I. Prokina, D.A. Philippov // *Inland Water Biology*. – 2021. – Vol. 14, No. 5. – P. 500–516. – DOI: 10.1134/S1995082921050138

*Prokina, K.I.* Heterotrophic flagellates in the primary lakes and hollow-pools of mires in the European North of Russia / K.I. Prokina, D.A. Philippov // *Protistology*. – 2018. – Vol. 12, No. 2. – P. 81–96. – DOI: 10.21685/1680-0826-2018-12-2-3

*Prokina, K.I.* Centrohelids in the mires of Northern Russia / K.I. Prokina, D.G. Zagumyonnyi, D.A. Philippov // *Protistology*. – 2017. – Vol. 11, No. 1. – P. 3–19. – DOI: 10.21685/1680-0826-2017-11-1-1

*Przhiboro, A.* Chironomidae of semiaquatic lake shore habitats in the Karelian Isthmus (northwestern Russia) / A. Przhiboro, L. Paasivirta // *Fauna norvegica*. – 2012. – Vol. 31. – P. 87–94. – DOI: 10.5324/fn.v31i0.1410

*Quiroga, M.V.* The plankton communities from peat bog pools: structure, temporal variation and environmental factors / M.V. Quiroga, F. Unrein, G.G. Garraza [et al.] // *Journal of Plankton Research*. – 2013. – Vol. 35, Is. 6. – P. 1234–1253. – DOI: 10.1093/plankt/fbt082

*Rakitin, A.V.* Highly distinct microbial communities in elevated strings and submerged flarks in the boreal aapa-type mire / A.V. Rakitin, S. Begmatov, A.V. Beletsky [et al.] // *Microorganisms*. – 2022. – Vol. 10, is. 1. – Art. 170. – DOI: 10.3390/microorganisms10010170

*Read, D.J.* The biology of mycorrhiza in the Ericales / D.J. Read // Canadian Journal of Botany. – 1983. – Vol. 61, No. 3. – P. 985–1004. – DOI: 10.1139/b83-107

*Rebertus, A.J.* Bogs as beaver habitat in North-Central Minnesota / A.J. Rebertus // The American Midland Naturalist. – 1986. – Vol. 116, №2. – P. 240–245. – DOI: 10.2307/2425731

*Richardson, D.C.* A functional definition to distinguish ponds from lakes and wetlands / D.C. Richardson, M.A. Holgerson, M.J. Farragher [et al.] // Scientific Reports. – 2022. – Vol. 12. – Art. 10472. – DOI: 10.1038/s41598-022-14569-0

*Robroek, B.J.M.* Effects of water level and temperature on performance of four *Sphagnum* mosses / B.J.M. Robroek, J. Limpens, A. Breeuwer, M.G.C. Schouten // Plant Ecology. – 2007. – Vol. 190, No. 1. – P. 97–107. – DOI: 10.1007/s11258-006-9193-5

*Round, F.* The diatoms. Biology et morphology of genera / F. Round, R. Crawford, D. Mann. – Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge Univ., 1990. – 747 p.

*Rowan, K.S.* Photosynthetic pigments of algae / K.S. Rowan. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1989. – 334 p.

*Ruuhijärvi, R.* Über die Regionale Einteilung der Nordfinnischen Moore / R. Ruuhijärvi // Annales Botanici Societatis Vanamo. – 1960. – T. 31, No. 1. – S. 1–360.

*Rybak, M.* Sedimentary chrysophycean cyst assemblages as paleoindicators in acid sensitive lakes / M. Rybak, I. Rybak, K. Nicholls // Journal of Paleolimnology. – 1991. – Vol. 5, Is. 1. – P. 19–72. – DOI: 10.1007/BF00226557

*Rydin, H.* The biology of peatlands. 2<sup>nd</sup> edit. / H. Rydin, J.K. Jeglum. – Oxford: Oxford Univ. Press, 2013. – 382 p.

*Rydin, H.* Photosynthesis in *Sphagnum* at different water contents / H. Rydin, A.J.S. McDonald // Journal of Bryology. – 1985b. – Vol. 13, No. 4. – P. 579–584. – DOI:10.1179/jbr.1985.13.4.579

*Rydin, H.* Tolerance of *Sphagnum* to water level / H. Rydin, A.J.S. McDonald // Journal of Bryology. – 1985a. – Vol. 13, No. 4. – P. 571–578. – DOI: 10.1179/jbr.1985.13.4.571

*Saastamoinen, O.* Ojituksen ja marjastuksen vertailum ekonomisia ongelta / O. Saastamoinen // Metsantutkimuslaitos. Rovaniemen tutkimuslaitoksen tiedonantoja. – 1979. – No. 21. – S. 34–38.

*Sanabria-Aranda, L.* Predation by the tropical plant *Utricularia foliosa* / L. Sanabria-Aranda, A. González-Bermúdez, N. Ned Torres [et al.] // Freshwater Biology. – 2006. – Vol. 51, No. 11. – P. 1999–2008. – DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01638.x

*Sazhnev, A.S.* New records of aquatic and riparian beetles (Coleoptera) for the fauna of the Vologda Oblast (Russia) / A.S. Sazhnev, A.A. Prokin, A.S. Komarova, D.A. Philippov // Russian Entomological Journal. – 2022. – Vol. 31, No. 2. – P. 132–139. – DOI: 10.15298/rusentj.31.2.07

*Scoble, J.M.* Scale evolution in *Paraphysomonadida* (Chrysophyceae): sequence phylogeny and revised taxonomy of *Paraphysomonas*, new genus *Clathromonas*, and 25 new species / J.M. Scoble, T. Cavalier-Smith // European Journal of Protistology. – 2014. – Vol. 50, Is. 5. – P. 551–592. – DOI: 10.1016/j.ejop.2014.08.001

*Scudder, G.G.E.* Aquatic and semiaquatic Hemiptera of peatlands and marshes in Canada / G.G.E. Scudder // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 65–98. – DOI: 10.4039/entm119140065-1

*Sejnochova, L.* Algae and cyanoprokaryotic species from peat bogs, streams, ponds and aerial biotopes in the region of South Sumava Mts. / L. Sejnochova, P. Skaloud, J. Neustupa [et al.] // *Czech Phycology*. – 2003. – Vol. 3. – P. 41–52.

*Seniczak, A.* Oribatid mites (Acari, Oribatida) and their seasonal dynamics in a floating bog mat in Jeziorka Kozie Reserve, Tuchola Forest (Poland) / A. Seniczak // *Biological Letters*. – 2011. – Vol. 48, No. 1. – P. 3–11. – DOI: 10.2478/v10120-011-0001-0

*Seniczak, A.* Mites (Acari) at the edges of bog pools in Orawa–Nowy-Targ Basin (S Poland), with particular reference to the Oribatida / A. Seniczak, S. Seniczak, J. Kowalski [et al.] // *Biological Letters*. – 2014. – Vol. 51, No. 2. – P. 93–102. – DOI: 10.1515/biolet-2015-0009

*Shevchenko, V.P.* Chapter 4. Multi-elemental composition and  $^{137}\text{Cs}$  radioactivity of *Sphagnum fuscum* moss from the Vologda Region, European Russia / V.P. Shevchenko, D.A. Philippov, N.V. Politova [et al.] // Pokrovsky, O., Volkova, I., Kosykh, N., Shevchenko, V. (eds.) *Mosses: Ecology, Life Cycle and Significance*. – New York: Nova Science Publishers, 2018. – P. 89–105.

*Siemińska, J.* Red list of the algae in Poland – Czerwona list aglon óww Polsce / J. Siemińska // Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W., Szelał Z. (eds.) *Red list of plants and fungi in Poland – Czerwona list a roślin i grzybów Polski*. – Kraków: W. Szafer Institute of Botany, 2006. – P. 35–52.

*Sigee, D.C.* Freshwater microbiology: biodiversity and dynamics interactions of microorganisms in the freshwater environment / D.C. Sigee. – Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 2005. – xix + 524 p.

*Šimek, K.* Microbial food webs in an artificially divided acidic bog lake / K. Šimek, D. Babenzien, T. Bittl [et al.] // *International Review of Hydrobiology*. – 1998. – Vol. 83, Is. 1. – P. 3–18. – DOI: 10.1002/iroh.19980830103

*Šimek, K.* Changes in bacterial community composition and dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in mesoeutrophic reservoir / K. Šimek, J. Perthaler, M.G. Weinbauer [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2001. – Vol. 67, №2. – P. 171–198. – DOI: 10.1128/AEM.67.6.2723-2733.2001

*Sirin, A.* Russian Federation (European Part) / A. Sirin, T. Minayeva, T. Yurkovskaya [et al.] // Joosten H., Tanneberger F., Moen A. (eds.) *Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation*. – Stuttgart, 2017. – P. 589–616. – DOI: 10.1127/mireseurope/2017/0001-0049

*Sjors, H.* On the relation between vegetation and electrolytes in North Swedish mire waters / H. Sjors // *Oikos*. – 1952. – No. 2. – P. 241–258.

*Smagin, V.A.* Mire types of the southern part of Kenozero National Park, Arkhangelsk region, NW Russia / V.A. Smagin // Lindholm T., Heikkilä R. (eds.) *Mires from pole to pole / The Finnish Environment* 38/2012. – Helsinki, 2012. – P. 143–149.

*Smith, I.M.* Water mites of peatlands and marshes in Canada / I.M. Smith // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 31–46. – DOI: 10.4039/entm119140031-1

*Sorenson, D.R.* The utilization of paramecia by the carnivorous plant *Utricularia gibba* / D.R. Sorenson, W.T. Jackson // *Planta*. – 1968. – Vol. 83, No. 2. – P. 166–170. – DOI: 10.1007/BF00385021

*Sprules, W.G.* Omnivory and food chain length in zooplankton food webs / W.G. Sprules, J.E. Bowerman // *Ecology*. – 1988. – Vol. 69, No. 2. – P. 418–426.

*Standen, V.* Patterned mires and mire pools: origin and development; flora and fauna. Proceedings: University of Durham, 6–7 April, 1998 / V. Standen, J.H. Tallis, R. Meade (eds.). – London: The British Ecol. Society, 1998. – 216 p.

*Starý, J.* Contribution to the knowledge of the oribatid mite fauna (Acari, Oribatida) of peat bogs in Bohemian Forest / J. Starý // *Silva Gabreta*. – 2006. – Vol. 12, No. 1. – P. 35–47.

*Stastny, J.* The desmids of the Swamp Nature Reserve (North Bohemia, Czech Republic) and a small neighbouring bog: species composition and ecological condition of both sites / J. Stastny // *Fottea*. – 2009. – Vol. 9, No. 1. – P. 135–148. – DOI: 10.5507/fot.2009.012

*Steinberg, C.E.W.* Humic substances Part 2: Interactions with organisms / C.E.W. Steinberg, T. Meinelt, M.A. Timofeyev [et al.] // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2008. – Vol. 15, is. 2. – P. 128–135. – DOI: 10.1065/espr2007.07.434

*Stepankova, J.* Diversity and ecology of desmids of peat bogs in the Jeseniky Mts: spatial distribution, remarkable finds / J. Stepankova, P. Hasler, M. Hladka, A. Poulickova // *Fottea*. – 2012. – Vol. 12, No. 1. – P. 111–126. – DOI: 10.5507/fot.2012.009

*Sterlyagova, I.* Algae in *Sphagnum* epiphyton from the mires of the Subpolar Urals / I. Sterlyagova, Y. Shabalina // *Botanica Lithuanica*. – 2017. – Vol. 23, No. 1. – P. 3–16. – DOI: 10.1515/botlit-2017-0001

*Strickman, R.J.S.* Experimental sulfate amendment alters peatland bacterial community structure / R.J.S. Strickman, R.R. Fulthorpe, J.K. Coleman Wasik [et al.] // *Science of the Total Environment*. – 2016. – Vol. 566–567. – P. 1289–1296. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.05.189

*Sushko, G.G.* Diversity and species composition of beetles in the herb-shrub layer of a large isolated raised bog in Belarus / G.G. Sushko // *Mires and Peat*. – 2017. – Vol. 19. – Art. 10. – P. 1–14. – DOI: 10.19189/MaP.2017.OMB.266

*Szeroczyńska, K.* Atlas of subfossil Cladocera from Central and Northern Europe / K. Szeroczyńska, K. Sarmaja-Korjonen. – Swiecie: Friends of the Lower Vistula Society, 2007. – 84 p.

*Tahvanainen, T.* Water chemistry of mires in relation to the poor-rich vegetation gradient and contrasting geochemical zones of the North-Eastern Fennoscandian shield / T. Tahvanainen // *Folia Geobotanica*. – 2004. – Vol. 39, No. 4. – P. 353–369. – DOI: 10.1007/BF02803208

*Taillefer, A.G.* Effect of drainage ditches on Brachycera (Diptera) diversity in a Southern Quebec peatland / A.G. Taillefer, T.A. Wheeler // *The Canadian Entomologist*. – 2010. – Vol. 142, Is. 2. –



P. 160–172. – DOI: 10.4039/n09-062

*Tang, S.L.* Atmospheric mercury deposition recorded in an ombrotrophic peat core from Xiaoxing'an Mountain, Northeast China / S.L. Tang, Z.W. Huang, J. Liu [et al.] // *Environmental Research*. – 2012. – Vol. 118. – P. 145–148. – DOI: 10.1016/j.envres.2011.12.009

*Tansley, A.G.* Introduction to Plant Ecology. A guide for beginners in field study of plant communities / A.G. Tansley. – London: George Allen & Unwin Ltd., 1946. – 260 p.

*Tarras-Wahlberg, N.* The Oribatei of a central Swedish bog and their environment / N. Tarras-Wahlberg // *Oikos*. – 1961. – Vol. 12, suppl. 4. – P. 1–56.

*Thomas, F.* Environmental and gut Bacteroidetes: the food connection / F. Thomas, J.-H. Hehemann, E. Rebuffet [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. 2011. Vol. 2. Art. 93. P. 1–16. – DOI: 10.3389/fmicb.2011.00093

*Thomas, I.F.* The Cladocera of the swamps of Uganda / I.F. Thomas // *Crustaceana*. – 1961. – Vol. 2, No. 2. – P. 108–125. – DOI: 10.1163/156854061X00284

*Tikhonenkov, D.V.* Species diversity of heterotrophic flagellates in Rdeisky Reserve wetlands / D.V. Tikhonenkov // *Protistology*. – 2007/8. – Vol. 5, No. 2/3. – P. 213–230.

*Timm, T.* A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe / T. Timm // *Lauterbornia*. – 2009. – Vol. 66. – P. 1–235.

*Travnik, L.J.* Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationships to primary production in a humic and a clearwater lake / L.J. Travnik // *Journal of Plankton Research*. – 1989. – Vol. 11, is. 5. – P. 985–1000. – DOI: 10.1093/plankt/11.5.985

*Travnikov, O.* Atmospheric transport of mercury / O. Travnikov // Liu G., Cai Y., O'Driscoll N. (eds.) *Environmental chemistry and toxicology of mercury*. – Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons, Inc., 2012. – P. 331–365.

*Tsyganov, A.N.* Key periods of peatland development and environmental changes in the middle taiga zone of Western Siberia during the Holocene / A.N. Tsyganov, E.A. Zarov, Y.A. Mazei [et al.] // *Ambio*. – 2021. – Vol. 50, No. 11. – P. 1896–1909. – DOI: 10.1007/s13280-021-01545-7

*Umanskaya, M.V.* Complex analysis of the plankton community of two brown-water bog lakes in the European part of Russia / M.V. Umanskaya, S.V. Bykova, O.V. Mukhortova [et al.] // *Inland Water Biology*. – 2020. – Vol. 13, No. 4. – P. 473–484. – DOI: 10.1134/S1995082920060152

*van Dam, H.* Ecology and management of moorland pools: balancing acidification and eutrophication / H. van Dam, R.F.M. Buskens // *Hydrobiologia*. – 1993. – Vol. 265, No. 1. – P. 225–263. – DOI: 10.1007/BF00007271

*van Dam, H.* Did desmid assemblages in Dutch moorland pools recover from acidification in the past century? / H. van Dam, K. Meesters // *Hydrobiologia*. – 2021. – Vol. 848, No. 4. – P. 5011–5031. – DOI: 10.1007/s10750-021-04690-y

*Van Damme, K.* The Afromontane Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the Rwenzori (Uganda – D. R. Congo): taxonomy, ecology and biogeography / K. Van Damme, H. Eggermont // *Hydrobiologia*. – 2011. – Vol. 676, No. 1. – P. 57–100. – DOI: 10.1007/s10750-011-0892-0

*Van Damme, K.* Inland swamps in South East Asia harbour hidden cladoceran diversities: species richness and the description of new paludal Chydoridae (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) from Southern Thailand / K. Van Damme, S. Maiphae, P. Sa-Ardrit // *Journal of Limnology*. – 2013. – Vol. 72, No. 2s. – P. 174–208. – DOI: 10.4081/jlimnol.2013.s2.e10

*van Duinen, G.A.* Methane as a carbon source for the food web in raised bog pools / G.A. van Duinen, K. Vermonden, P.L.E. Bodelier [et al.] // *Freshwater Science*. – 2013. – Vol. 32, No. 4. – P. 1260–1272. – DOI: 10.1899/12-121.1

*van Duinen, G.A.* Basal food sources for the invertebrate food web in nutrient poor and nutrient enriched raised bog pools / G.A. van Duinen, K. Vermonden, A.M.T. Brock [et al.] // *Proceedings of the section experimental and applied entomology-Netherlands Entomological Society*. – 2006. – Vol. 17. – P. 37–44.

*van Duinen, G.-J.A.* Do restoration measures rehabilitate fauna diversity in raised bogs? A comparative study on aquatic macroinvertebrates / G.-J.A. van Duinen, A.M.T. Brock, J.T. Kuper [et al.] // *Wetlands Ecology and Management*. – 2003. – Vol. 11, No. 6. – P. 447–459. – DOI: 10.1023/B:WETL.0000007196.75248.a5

*Vergeer, L.H.T.* Phenolic content of daylight-exposed and shaded floating leaves of water lilies (Nymphaeaceae) in relation to infection by fungi / L.H.T. Vergeer, G. van der Velde // *Oecologia*. – 1997. – Vol. 112, №4. – P. 481–484. – DOI: 10.1007/s004420050335

*Vørs, N.* Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from the Tvärminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 / N. Vørs // *Ophelia*. – 1992. – Vol. 36. – P. 1–109. – DOI: 10.1080/00785326.1992.10429930

*Walker, I.R.* Associations of Chironomidae (Diptera) of shallow, acid, humic lakes and bog pools in Atlantic Canada, and a comparison with an earlier paleoecological investigation / I.R. Walker, C.H. Fernando, C.G. Paterson // *Hydrobiologia*. – 1985. – Vol. 120, Is. 1. – P. 11–20. – DOI: 10.1007/BF00034586

*Wang, J.* Spatial patterns of iron- and methane-oxidizing bacterial communities in an irregularly flooded, riparian wetland / J. Wang, S. Krause, G. Muyzer [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2012. – Vol. 3. – Art. 64. – P. 1–13. – DOI: 10.3389/fmicb.2012.00064

*Weber, C.* Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augstumal im Memel-delta / C. Weber. – Berlin, 1902. – 252 s.

*Weinbauer, M.G.* Ecology of prokaryotic viruses / M.G. Weinbauer // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2004. – Vol. 28. – P. 127–181. – DOI: 10.1016/j.femsre.2003.08.001

*Weinbauer, M.G.* Reconsidering transmission electron microscopy based estimates of viral infection of bacterioplankton using conversion factors derived from natural communities / M.G. Weinbauer, C. Winter, M.G. Hofle // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2002. – Vol. 27. – P. 103–110. – DOI: 10.3354/ame027103

*Westbrook, C.J.* Alteration of hydrogeomorphic processes by invasive beavers in southern South America / C.J. Westbrook, D.J. Cooper, C.B. Anderson // *Science of the Total environment*. – 2017. –

Vol. 574. – P. 183–190. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.09.045

*Willmann, C.* Acari aus nordwestdeutschen Mooren / C. Willmann // Abh Naturwiss Ver Bremen. – 1942. – Bd. 32. – S. 163–183.

*Woelkerling, W.* Wisconsin desmids. I. Aufwuchs and plankton communities of selected acid bogs, alkaline bogs, and closed bogs / W. Woelkerling // Hydrobiologia. – 1976. – Vol. 48, is. 3. – P. 209–232. – DOI: 10.1007/BF00028693

*Wommack, K.E.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems / K.E. Wommack, R.R. Colwell // Microbiology and Molecular Biology Reviews. – 2000. – Vol. 64, No. 1. – P. 69–114. – DOI: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000

*WoRMS Editorial Board.* World Register of Marine Species [Электронный ресурс]. – 2022. – Режим доступа: <https://www.marinespecies.org> (дата обращения 24.01.2022). – DOI: 10.14284/170

*Wrubleski, D.A.* Chironomidae (Diptera) of peatlands and marshes in Canada / D.A. Wrubleski // Memoirs of the Entomological Society of Canada. – 1987. – No. 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. – P. 141–161. – DOI: 10.4039/entm119140141-1

*Yurchenko, V.* Responses of hepatic biotransformation and antioxidant enzymes in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) exposed to humic acid / V. Yurchenko, A. Morozov // Fish Physiology and Biochemistry. – 2022. – Vol. 48, is. 1. – P. 1–13. – DOI: 10.1007/s10695-021-01034-4

*Yurkovskaya, T.* Biodiversity of dystrophic bogs in Russian taiga / T. Yurkovskaya // Heikkilä R., Lindholm T. (eds.) Biodiversity and conservation of boreal nature – Proceedings of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship. – Vantaa, 2003. – P. 124–129.

*Zaitsev, A.A.* Oribatid mite communities (Acari: Oribatida) in different habitats of the Polistovsky Nature Reserve (Pskov Region, Russia) / A.A. Zaitsev // Estonian Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 62, No. 4. – P. 276–286. – DOI: 10.3176/eco.2013.4.04

*Żbikowski, J.* Is *Nuphar lutea* (L.) Sm. a structuring factor for macrozoobenthos and selected abiotic parameters of water and bottom sediments throughout the year? / J. Żbikowski, J. Kobak, E. Żbikowska // Aquatic Ecology. – 2010. – Vol. 44, is. 4. – P. 709–721. – DOI: 10.1007/s10452-009-9309-9

**ПРИЛОЖЕНИЕ**

## Приложение А. Дополнительный материал к истории гидробиологических исследований болот

Ниже приведён список диссертационных работ на соискание учёных степеней кандидата и доктора наук, защищённых в СССР/России, посвящённых вопросам гидробиологии болот и смежным с ним дисциплинам (гидрология болот, геоботаническое и ландшафтное болотоведение, мелиорация, экология, гидробиология, микробиология, ботаника, гидрохимия и т.п.). Список составлен в хронологическом порядке и содержит названия работ и их авторов. В пределах одного года сначала приводятся докторские диссертации, далее следуют кандидатские (всего 259 наименований).

- 1941** – кандидатские диссертации «Эволюция растительности на выработанных торфяниках» (А.А. Ниценко); «Торфяные болота Чернозёмной зоны, их происхождение и развитие» (Н.И. Пьявченко).
- 1948** – кандидатская диссертация «Водно-физические свойства сфагнового очёса верховых болот» (В.В. Романов).
- 1949** – докторская диссертация «Происхождение и состав органического вещества торфа» (И.М. Курбатов); кандидатская диссертация «Растительный покров как показатель некоторых свойств верхних слоёв торфяной залежи» (Т.Г. Абрамова).
- 1950** – докторская диссертация «Происхождение, эволюция и развитие торфяных болот Крайнего Севера» (Н.И. Пьявченко).
- 1952** – кандидатские диссертации «Связь растительного покрова с внутренней водопроводящей сетью болотных массивов» (Н.В. Лебедева); «К вопросу использования индикаторных свойств растительного покрова для сельскохозяйственного освоения болотных массивов Карело-Финской ССР» (Р.П. Тихонова).
- 1953** – кандидатские диссертации «Влияние осушения глубоких переходных болот на условия естественного возобновления» (П.И. Коллист); «Повреждение осушительных каналов и меры борьбы с ними» (А.Ф. Тимофеев); «Условия развития фитопланктона в водоёмах, богатых гуминовыми веществами» (Н.С. Харкевич).
- 1954** – кандидатские диссертации «К вопросу о влиянии гуминовых вод на жизнь в малых водоёмах» (Э.И. Попова); «Взаимосвязь строения болот с окружающими их рельефом и почвой в озёрных возвышенностях восточной Литвы» (А.А. Сейбутис); «Эколого-биологические особенности основных компонентов травяно-кустарничкового яруса болотных растительных сообществ» (Н.Г. Солоневич).
- 1955** – кандидатские диссертации «Использование материалов плановой аэрофотосъёмки при общих гидроресомелиоративных исследованиях» (А.С. Костылев); «Формирование годичного кольца сосны в древостое в связи с влажностью ствола и хвои, в зависимости от уровня воды и временного стояния поверхностных вод» (А.П. Котельникова); «Энтомофауна верховых болот Эстонской ССР и её изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека» (В.Ю. Маавара); «Флора и растительность низинных болот западной Эстонии» (Х.Х. Трасс).

- 1956** – кандидатская диссертация «Влияние осушения на лесовозобновление в сфагновых лесорастительных условиях» (*В.Г. Рубцов*).
- 1957** – докторская диссертация «Основы гидрологии болот лесной зоны» (*К.Е. Иванов*).
- 1958** – кандидатские диссертации «Влияние осушения лесных болот на рост и продуктивность сосновых и ольховых древостоев Полесской низменности БССР» (*Н.Н. Купчинов*); «Экологическая характеристика растений зоны временного затопления северной части Рыбинского водохранилища» (*Т.Н. Кутова*); «Растительные сообщества верховых болот восточной Эстонии и их динамика» (*В.В. Мазинг*).
- 1959** – кандидатские диссертации «Растительный покров как показатель строения торфяной залежи» (*М.С. Боч*); «Осушение болот редкими глубокими каналами в разных гидрогеологических условиях» (*В.Ф. Митин*); «Болотные ландшафты средней Карелии» (*Т.К. Юрковская*).
- 1961** – докторская диссертация «Водные свойства, структура и процессы переноса влаги в торфе» (*Н.В. Чураев*); кандидатская диссертация «Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот» (*Е.А. Романова*); «Способы осушения пойменных торфяников в дельте реки Северная Двина» (*А.В. Шуравилин*).
- 1962** – кандидатские диссертации «Водные режим осушенных болот в условиях Мещёрской низменности» (*Б.С. Маслов*); «К вопросу о развитии фауны в гумифицированных водоёмах Европейской части СССР и Западной Сибири» (*А.А. Салазкин*).
- 1963** – кандидатская диссертация «Зоопланктон гумифицированного озера и его динамика в связи с динамикой биолого-продукционных процессов» (*М.Б. Иванова*).
- 1964** – кандидатские диссертации «Влияние водного режима почвы на физиологические, анатомические особенности и продуктивность сосны осушенных болот» (*И.Ф. Моисеенко*); «Расчёт режима уровней и водного баланса неосушенных болот по метеорологическим условиям» (*С.М. Новиков*).
- 1965** – кандидатские диссертации «Процессы заболачивания берегов Московского моря под влиянием подтопления» (*А.Г. Емельянов*); «Типы болот Московской области и пути их использования» (*О.Л. Лисс*); «Торфяные болота Кубы (геоботанический очерк)» (*Ю.А. Львов*); «Об агрохимических свойствах торфяных почв Эстонской ССР» (*Х.А. Нийне*); «Ложа болот Литовской ССР и их генетическая классификация» (*Ю.С. Тамошайтис*).
- 1966** – кандидатская диссертация «Заболоченные леса и болота междуречья Лодзьвы и Пельыма (Ивдельский район Свердловской области)» (*В.И. Маковский*).
- 1967** – кандидатские диссертации «Гидрологический режим и расчёты водного баланса болот Белоруссии» (*Л.Г. Бавина*); «Торф, его агрохимические свойства и использование на удобрение» (*А.Ф. Боровкова*), «Влияние болот и их осушения на речной сток» (*Н.Н. Захаровская*); «Болотные системы и пути их развития (на примере болот северной части Архангельской области)» (*В.Н. Кирюшкин*); «Генетическая связь основных видов торфа с химическим составом их органической массы» (*Е.И. Скобеева*); «Некоторые аспекты средообразующей способности сфагновых мхов и рост хвойных растений» (*Л.Я. Смоляницкий*).
- 1968** – докторская диссертация «Основные свойства торфяных месторождений и закономерности их изменения» (*И.Ф. Ларгин*); кандидатские диссертации «Зоопланктон гумифицированных озёр Карельского перешейка» (*И.Н. Андроникова*); «Исследование водно-теплового режима торфяных залежей верхового типа» (*О.А. Белоцерковская*); «Растительность болот Ярославско-Костромского Поволжья и некоторые данные о её связи с химиз-

- мом верхнего слоя торфяной залежи» (В.В. Горохова); «Строение торфяных залежей Литвы и развитие болотной растительности в голоцене» (М.Р. Григялите); «Растительность, болотные фации и история развития болот юго-восточного Прибеломорья» (Г.А. Елина); «Изменение лесорастительных условий на низинных болотах Томской области под влиянием осушения» (С.П. Ефремов); «Исследование волокнистой структуры и прочности верхнего слоя олиготрофных торфяных месторождений» (М.Н. Жуков); «Физико-географическая характеристика и природные ресурсы Присухонской низины Вологодской области» (А.А. Ляпкина); «Орнитофауна низинных и переходных болот материковой части Западной Эстонии и её изменения под воздействием мелиорации болот» (О.Я. Ренно).
- 1969** – докторская диссертация «Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности» (В.В. Мазинг); кандидатские диссертации «Формирование растительности на выработанных торфяниках и основные пути их использования» (Л.И. Абрамова); «Болота Украинских Карпат и Прикарпатья» (Т.Л. Андриенко); «Растительность и стратиграфия залежи болот Дарвинского заповедника» (В.П. Денисенков); «Влияние уровня грунтовых вод на дыхание корней, углеводный и водный обмен сосны обыкновенной на торфяно-болотных почвах» (В.Г. Реуцкий).
- 1970** – докторская диссертация «Биологические основы эффективности лесосушения» (С.Э. Вомперский).
- 1971** – докторская диссертация «Закономерности развития болот и лугов и их связь с режимом влажности почвы» (В.Д. Лопатин); кандидатские диссертации «Изменение органического вещества торфяных почв под влиянием осушения и естественного облесения (на примере низинных болот Томской области)» (Т.Т. Ефремова); «Исследование почвенно-микробиологических процессов в торфе осушенного верхового болота и их изменения после обработки покрова сульфатом аммония» (Б.Н. Рябинин); «Формирование фауны почвообразующих клещей-орибатид на выработанных торфяниках Горьковской области» (М.П. Чистяков); «Об использовании ландшафтных индикаторов при оценке условий движения транспорта на болотах (на примере Европейской территории СССР)» (Л.А. Шевченко).
- 1972** – кандидатские диссертации «Орнитофауна болот Белоруссии и её изменения в связи с мелиорацией» (В.Н. Дучиц); «Исследование геохимических свойств торфяных месторождений в зависимости от условий их залегания» (И.В. Мокроусова).
- 1973** – докторская диссертация «Аккумуляция и миграция веществ в торфяных почвах» (В.Н. Ефимов); кандидатская диссертация «Методы учёта урожайности черники и клюквы и некоторые факторы, её определяющие» (С.Я. Тюлин).
- 1974** – докторские диссертации «Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества в болотных почвах таёжной зоны» (Л.С. Козловская); «Водный режим осушаемых земель грунтового питания, методы и нормы его регулирования» (Б.С. Маслов); кандидатские диссертации «Ландшафтная типология малых озёр и возможности их хозяйственного использования (на примере западной части Вологодской области)» (Г.А. Воробьев); «Выпуклые болота верхового типа Белоруссии (их образование и развитие)» (М.А. Конойко); «Индикаторное значение растительности низинных болот восточной Литвы при определении некоторых физико-агрохимических свойств почвы» (Ю.В. Мальцюз); «Особенности лесохозяйственного освоения переходных и верховых болот Молого-Шекснинской низменности (Вологодская область)» (Е.Д. Орлов).
- 1975** – кандидатские диссертации «Типы болот в бассейне Средней Печоры и закономерности

- их размещения» (*Р.Н. Алексеева*); «Борьба с моховым покровом на сфагновых болотах путём известкования и его влияние на изменение растительности» (*Г.П. Минкевич*).
- 1976** – кандидатская диссертация «Методика природного районирования переувлажнённых территорий Северо-Запада Нечернозёмной зоны СССР (на примере бассейна реки Сороти)» (*Т.С. Комиссарова*).
- 1977** – кандидатские диссертации «Исследование основных характеристик водного режима болот с использованием статистических методов» (*Е.Л. Балясова*); «Экология, плодоношение и плантационные культуры клюквы болотной» (*М.Д. Каташук*).
- 1978** – кандидатские диссертации «О биологической активности низинных торфяников Томской области» (*В.А. Дырин*); «Изменение водно-теплового режима и элементов водного баланса низинных болот под влиянием осушения (на примере Гарманского болотного массива)» (*И.М. Романова*); «Растительность болот как индикатор химического состава верхних слоёв торфа (на примере болот Печоро-Илычского государственного заповедника)» (*А.П. Сокол*).
- 1979** – кандидатские диссертации «Альгофлора болот Карелии и её изменение под влиянием мелиорации» (*Г.С. Антипина*); «Влияние осушения болот Белорусского Полесья на изменение уровня грунтовых вод и рост сосны на прилегающих суходолах» (*Т.А. Децик*); «Исследование водного и пищевого режимов периферийных зон лесных болот в целях осушения» (*Н.А. Красильников*); «Исследование влияния осушительной сети на водный режим и рост сосновых древостоев на мелких торфяниках» (*А.И. Тимофеев*).
- 1980** – докторская диссертация «Закономерности развития болотных экосистем (на примере Центрального Черноземья)» (*К.Ф. Хмельёв*); кандидатская диссертация «Развитие олиготрофных болотных систем и перспективы их использования» (*Г.Ф. Кузьмин*).
- 1981** – кандидатские диссертации «Биологические факторы разложения важнейших растений-торфообразователей верховых болот» (*Н.И. Германова*); «Изучение динамики прироста сфагнома и сфагнового торфа в целях стратиграфического расчленения торфяных залежей» (*М.А. Илометс*); «Фосфатный режим вновь осваиваемых торфяных низинных почв Вологодской области» (*Л.И. Корнилова*); «Структура и динамика фаций аапа болот Северной Карелии» (*О.Л. Кузнецов*).
- 1982** – докторская диссертация «Водно-болотная флора и растительность Армении» (*А.М. Барсегян*); кандидатские диссертации «Разложение основных торфообразователей» (*Р.А. Егорова*); «Влияние автомобильных дорог на растительность верховых болот Среднего Приобья (район нефтепромысла Самотлор)» (*О.В. Полкошникова*).
- 1983** – докторская диссертация «Динамика лесных и болотных экосистем в голоцене на территории Карелии» (*Г.А. Елина*).
- 1984** – кандидатские диссертации «Структура болотных массивов южной Карелии (на примере болотных массивов Шуйской равнины)» (*В.К. Антипин*); «Формирование фауны орибатидных клещей на осушенных торфяниках Волго-Вятского региона» (*Л.Е. Сидорова*).
- 1985** – докторская диссертация «Развитие, классификация и пути хозяйственного использования болотных биогеоценозов юга Дальнего Востока» (*Ю.С. Прозоров*); кандидатские диссертации «Смены растительности при зарастании мелких водоёмов под влиянием антропогенного фактора» (*В.А. Смагин*); «Дешифрирование гидрографической сети лесной территории и прогноз режима уровня воды в реках в зависимости от вырубок леса по космическим снимкам» (*И.А. Суворов*); «Хищные членистоногие (пауки, жужелицы, муравьи) мезотрофного болота и их трофические связи с рыжим сосновым пилильщиком



- (*Neodiprion sertifer*)» (С.Д. Узенбаев).
- 1986** – докторская диссертация «Структура, география и картография растительности болот европейской части СССР» (Т.К. Юрковская); кандидатские диссертации «Флора и растительность болот Ульяновского Предволжья» (И.В. Благовещенский); «Преобразование стока весеннего половодья с болотных массивов при осушении» (А.В. Пакутин).
- 1987** – кандидатские диссертации «Формирование пресноводных сапропелей в зависимости от экологических условий» (Л.Б. Дацун). «Структура и динамика болот поймы реки Оби (на юге Томской области)» (Е.Д. Лапина); «Роль внутриболотных водосборов в формировании максимального речного стока» (Т.С. Савельева).
- 1988** – кандидатская диссертация «Формирование стока с осушаемых водосборов малых рек в южной Карелии» (Ю.В. Карпечко); «Болота и их динамика в ландшафтах подзоны средней тайги Карелии» (В.А. Коломыцев). «Обоснование принципов восстановления черноольховых лесов БССР» (В.В. Степанчик).
- 1989** – кандидатские диссертации «Процессы бактериальной деструкции макрофитов в озёрах разного типа» (М.А. Белова); «Болота и их динамика в ландшафтах подзоны средней тайги Карелии» (В.А. Коломыцев); «Бриофлора болот впадин Прибайкалья» (Е.И. Косович); «Болота юго-востока Томской области» (Е.Я. Мульдьяров); «Естественное облесение осушаемых верховых и переходных болот на Северо-Западе РСФСР» (Г.М. Пятин); «Исследование формирования и режима стока с осушенных лесных болот» (А.А. Сирин).
- 1990** – докторская диссертация «Закономерности развития болотных систем в голоцене и их рациональное использование (на примере Западной Сибири)» (О.Л. Лисс); кандидатские диссертации «Химический состав почвенно-грунтовых вод лесных болот и вынос веществ со стоком при гидролесомелиорации» (Т.В. Глухова); «Динамика растительного покрова и биологической продуктивности основных типов болот южной Карелии под влиянием осушения» (С.И. Грабовик); «Структура и динамика грядово-мочажинных болот Енисейского Заполярья (на примере долины р. Хантайки)» (Ю.И. Прейс); «Особенности распределения и передвижения влаги в зоне аэрации торфяных почв осушенных лесов» (Н.И. Эйзерман).
- 1991** – кандидатские диссертации «Деструкция целлюлозы в торфяных почвах осушенных лесов» (Т.Х. Гайтниеке); «Ресурсная характеристика ценопопуляций вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.) и сабельника болотного (*Comarum palustre* L.) на основных типах болот Карелии» (Т.Ю. Дьячкова); «Зоопланктон малых озёр Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления» (В.И. Лазарева); «Экология сфагновых мхов-торфообразователей болот Карелии» (А.И. Максимов).
- 1992** – докторские диссертации «Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны» (М.С. Боч); «Фитомасса и первичная продукция безлесных и лесных болот (на примере севера Белоруссии)» (В.В. Валетов); «Генезис и эволюция водноболотной флоры юго-запада Русской равнины» (А.И. Кузьмичев); кандидатские диссертации «Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем» (А.В. Головченко); «Ландшафтно-генетические предпосылки рационального использования верховых болот» (Т.И. Кухарчик); «Стереофотограмметрический метод при мониторинге болотных морфосистем» (В.В. Панов).
- 1993** – докторская диссертация «Режим пойменных мелиорируемых почв южно-таёжной подзоны Западной Сибири» (Л.И. Инишева).
- 1994** – кандидатская диссертация «Структурно-функциональные характеристики сообществ

- макрозообентоса малых разнотипных озёр юго-запада Карелии» (*Б.П. Ильяшук*).
- 1995** – кандидатская диссертация «Влияние закисления на соотношение продукционно-деструкционных процессов в озёрах Карельского перешейка» (*Л.А. Ширенко*).
- 1996** – докторская диссертация «Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоёмов европейской России (на примере С.-Двинской водной системы)» (*А.Н. Краснова*).
- 1998** – докторская диссертация «Месторождения торфа Северо-Запада России и их использование» (*Г.Ф. Кузьмин*); кандидатские диссертации «Регулирование водного режима на объектах реконструкции лесоосушительных систем в Карельской АССР» (*А.Н. Харитонов*); «Эволюция малых озёр охраняемых территорий Карелии (по данным диатомового анализа донных отложений)» (*Т.С. Шелехова*).
- 1999** – докторские диссертации «Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амёб (Protozoa: Testacea)» (*Ан.А. Бобров*); «Природное и антропогенное закисление малых озёр северо-запада России: причины, последствия, прогноз» (*В.Т. Комов*); «Динамика основных компонентов лесоболотных биогеоценозов под влиянием осушения» (*Н.А. Красильников*); «Закономерности зарастания водотоков и водоёмов Среднего Поволжья» (*В.Г. Папченков*); «Водообмен и структурно-функциональные особенности лесных болот (на примере европейской тайги)» (*А.А. Сири*); кандидатская диссертация «Голоценовые диатомеи болот Кольского полуострова и северо-восточной Карелии и их значение для палеогеографических исследований» (*О.С. Шилова*).
- 2000** – кандидатские диссертации «Видовой состав, структура и динамика количественных показателей макрозообентоса озёр, подверженных ацидификации» (*В.К. Иванов*); «Структурное и видовое разнообразие черноольховых лесов центра Европейской России» (*Е.П. Сарычева*).
- 2001** – кандидатские диссертации «Горные болота заповедника “Кузнецкий Алатау”» (*И.И. Волкова*); «Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: Diptera) в прибрежных сообществах малых озёр Северо-Запада России» (*А.А. Пржиборо*).
- 2002** – кандидатские диссертации «Флора и растительность верховых болот Калининградской области» (*М.Г. Напреенко*); «Эколого-фаунистическая характеристика сообществ жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья» (*Г.Г. Сушко*); «Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья» (*Е.В. Чемерис*).
- 2003** – докторская диссертация «Геоэкологические основы регенерации торфяных болот» (*В.В. Панов*); кандидатские диссертации «Консорционный анализ поверхностно-плавающих гидрофитов водоёмов г. Астрахани» (*С.Р. Кособокова*); «Характеристика гуминовых кислот торфов олиготрофных ландшафтов и особенности их изменения в процессе гумификации» (*А.В. Савельева*).
- 2004** – докторские диссертации «Болота юго-востока Западной Сибири (ботаническое разнообразие, история развития и динамика накопления углерода в голоцене)» (*Е.Д. Лапина*); кандидатские диссертации «Растительность сфагновых болот и её картографирование на юго-западе таёжной области» (*О.В. Галанина*); «Эколого-ценотическая структура и динамика болотных лесов Карелии» (*С.А. Кутенков*); «Распространение сульфатредуцирующих бактерий и их функционирование в донных отложениях континентальных водоёмов разного типа» (*Е.А. Соколова*).
- 2005** – докторские диссертации «Грибы на растительных субстратах в малых озёрах тундровой и лесной зон Восточной Европы» (*Л.В. Воронин*); «Ацидофильные метанотрофные бактерии» (*С.Н. Дедыш*); «Гидрохимический сток рек бассейна средней Оби и его природно-

- антропогенная трансформация» (О.Г. Савичев); «Почвенные режимы низинных торфяных почв и выработанных торфяников Северо-Востока Европейской части России» (А.Н. Уланов); кандидатские диссертации «Содержание химических элементов в торфах и торфяных почвах южно-таёжной подзоны Западной Сибири» (Е.Э. Езупенок); «Влияние поселений бобров на лесные осушительные каналы и мелиорированные насаждения» (А.Е. Ерофеев); «Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике» (Н.А. Завьялов); «Гидрогеохимия Васюганского болота» (М.А. Здвижков); «Хорология болотных комплексов и её отображение на геоботанических картах (на примере Ильменского государственного заповедника, Южный Урал)» (Т.Г. Ивченко); «Локальные трансформации почвенного и растительного покрова верховых болот под влиянием жизнедеятельности скопы» (Ю.Н. Нагайцева); «Состав и структура макро-беспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи» (А.А. Прокин); «Динамика растительности среднетаёжной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты)» (Л.В. Филимонова).
- 2006** – докторские диссертации «Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности» (И.В. Благовещенский); «Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии» (О.Л. Кузнецов); «Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот центральной России и стратегия их сохранения» (В.И. Николаев); кандидатские диссертации «Фауна, морфология и структура сообществ свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев в разнотипных пресноводных и морских биотопах» (Д.В. Тихоненков); «Динамика растительности среднетаёжной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты)» (Л.В. Филимонова); «Болота хребта Ергаки (Западный Саян)» (Н.А. Чернова).
- 2007** – кандидатские диссертации «Структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в разных масштабах исследования» (О.А. Бубнова); «Флора и растительность болот юго-запада Республики Коми» (Н.Н. Гончарова); «Фитохимическое изучение сабельник болотного, сухого экстракта на его основе и их стандартизация» (О.Л. Жукова); «Альгофлора низинных болот степной зоны (на примере Стерлибашевского района Республики Башкортостан)» (Г.Ф. Закиева); «Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот Европейской части России» (М.С. Куликовский); «Бактериальные сообщества сфагновых болот и их участие в деструкции природных полимеров» (Т.А. Панкратов); «Биохимические процессы углеродного цикла в олиготрофных торфяных почвах южно-таёжной подзоны Западной Сибири» (М.А. Сергеева); «Оценка водных, минеральных ресурсов и геоэкологического состояния болот юга Нечерноземья (на примере Калужской области)» (Т.И. Стёпочкина); «Птицы зарастающих торфоразработок Восточного Верхневолжья: фауна, структура и динамика населения» (Д.Е. Чудненко); «Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии растений верховых болот (в пределах Ханты-Мансийского автономного округа)» (Э.Р. Юмагулова).
- 2008** – докторская диссертация «Организация сообществ простейших» (Ю.А. Мазей); кандидатские диссертации «Водные и водно-воздушные гифомицеты города Москвы и некоторых территорий Московской области» (В.В. Бодягин); «Динамика растительного покрова и условия увлажнения болот юга Восточной Сибири в голоцене» (К.Е. Вершинина); «Сравнительное фармакологическое исследование растений рода *Sphagnum* и перспективы их использования» (В.Н. Дмитрук); «Планктомицеты сфагновых болот: филогенетическое и

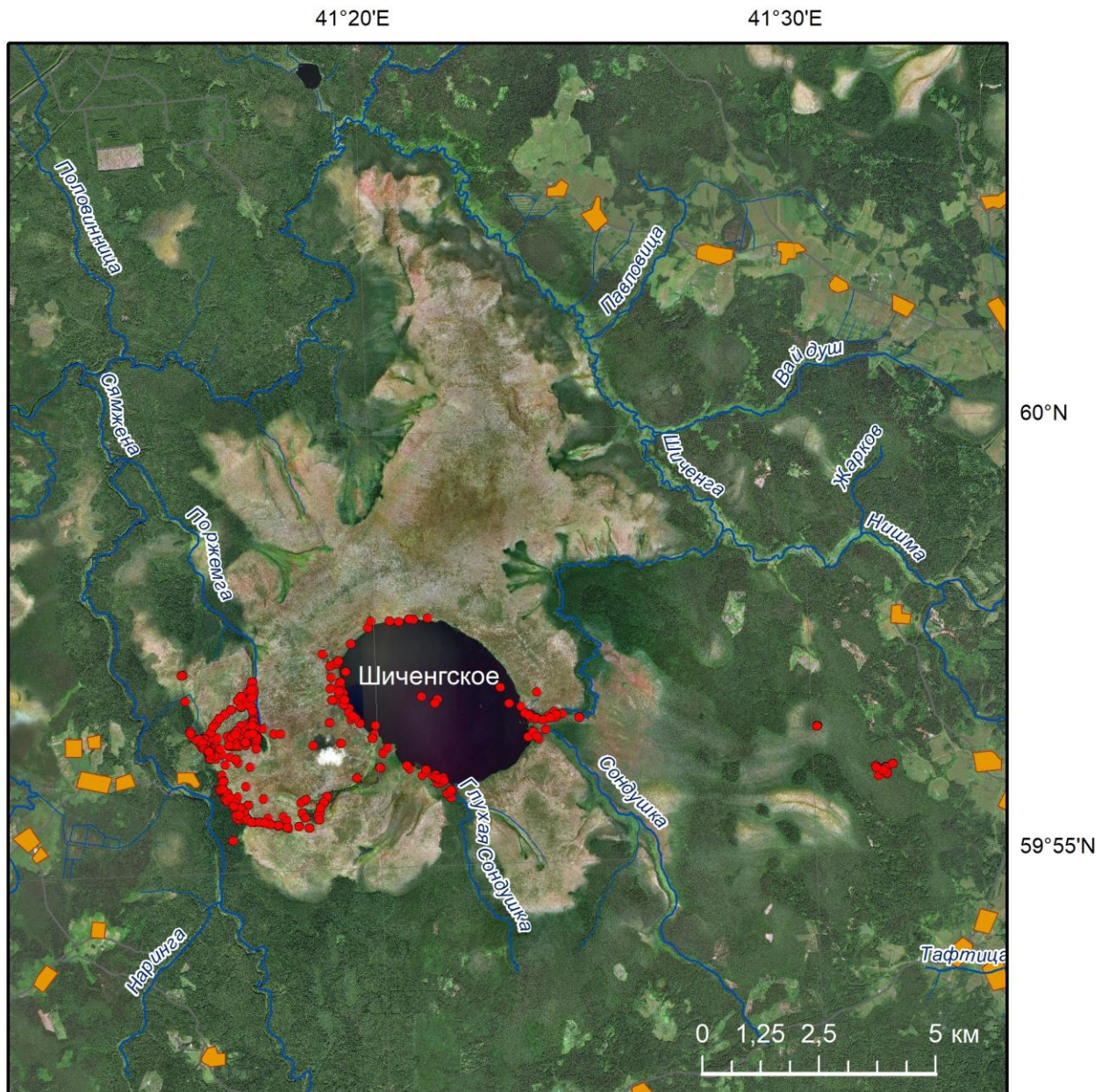
- разнообразии и экологические функции» (*А.О. Иванова*); «Птицы водно-болотного комплекса Ханкайско-Раздольненской равнины» (*Д.В. Коробов*); «Трансформация азотного фонда и продуктивность торфяных низинных почв разной интенсивности антропогенного воздействия» (*А.А. Сивов*); «Структура и динамика экосистем пойменных болот бассейна Онежского озера (Вологодская область)» (*Д.А. Филиппов*); «Орнитофауна верховых болот Псковской области» (*М.С. Яблоков*).
- 2009** – докторские диссертации «История растительности центральной части Приволжской возвышенности в голоцене» (*Н.В. Благовещенская*); «Формирование фитопланктона водоёмов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов» (*Л.Г. Корнева*); кандидатские диссертации «Фиторазнообразие и охрана болотных экосистем на юге лесной зоны востока Европейской части России» (*О.В. Бакин*); «Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов» (*О.Н. Вишницкая*); «Птицы заболоченных междуречий северной тайги Западной Сибири» (*А.А. Емцев*); «Зоопланктон малых водоёмов разных ландшафтов Вологодской области» (*Е.В. Лобунчева*); «Экогеохимия элементов-примесей в верховых торфах Томской области» (*А.М. Межибор*); «Смолопродуктивность сосняков после осушения и несплошных видов рубок (на примере Вологодской области)» (*А.С. Новосёлов*); «Деструкция растительного вещества в болотных экосистемах таёжной и лесотундровой зон Западной Сибири» (*Е.К. Паршина*); «Зоопланктон водоёмов и водотоков Полистово-Ловатской болотной системы» (*А.В. Черевичко*); «Альгофлора разнотипных водоёмов таёжной зоны (бассейн р. Ижмы)» (*Ю.Н. Шабалина*).
- 2010** – докторская диссертация «Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области (по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озёрных отложений)» (*Т.А. Бляхарчук*); кандидатская диссертация «Почвенные водоросли болотных экосистем (Плесецкий район Архангельской области)» (*А.Г. Благодатнова*).
- 2011** – докторская диссертация «Сфагновые мхи Западно-Сибирской равнины: морфология, анатомия, экология и применение в медицине» (*Л.Г. Бабешина*); кандидатские диссертации «Динамика хвойных древостоев на торфяных почвах Европейского Севера» (*В.С. Вернодубенко*); «Зоопланктон бассейна реки Чулым» (*Е.В. Кухарская*); «Характеристика гуминовых кислот торфов Среднего Приобья» (*М.П. Сартаков*); «Лесорастительные условия и фитоценозы сфагновых болот Марийского Полесья» (*М.Г. Сафин*); «Подземный сток бассейна р. Чая (Западная Сибирь) и его многолетняя изменчивость» (*Ю.А. Харанжевская*).
- 2012** – кандидатские диссертации «Микромицеты заболачивающихся водоёмов Кандалакшского залива Белого моря» (*О.А. Грум-Гржимайло*); «Разнообразие и динамика сообществ трансформированных гидроморфных биотопов среднетаёжной Карелии» (*Л.В. Канцерова*); «Лесоводственная эффективность длительного осушения торфяных болот и их рациональное хозяйственное использование» (*В.Ф. Корольчук*); «Раковинные амёбы олиготрофных болот Западной Сибири» (*И.В. Курьина*); «Видовое разнообразие и морфология солнечников (Heliozoa) водоёмов и водотоков Европейской части России» (*М.М. Леонов*); «Ландшафтный анализ болот Томской области» (*А.А. Синюткина*); «Особенности макроэлементного химического состава почв верховых болот средней тайги Западной Сибири» (*В.А. Степанова*).
- 2013** – докторские диссертации «Потоки углерода в болотных экосистемах южной тайги Западной Сибири» (*Е.А. Головацкая*); «Синтаксономия растительности и состав флоры юго-

- запада центрального Черноземья как основа ботанико-географического районирования» (А.В. Полуянов); кандидатские диссертации «Микробные комплексы верховых торфяников: структура, биомасса, экология» (О.Ю. Богданова); «Ландшафтно-экологические особенности болотных геосистем северной лесостепи» (О.Г. Гришуткин); «Население птиц болот лесной зоны Западной Сибири» (Н.А. Костылева); «Влияние дорожных сооружений на болотные геосистемы лесотундровой и таёжной зон Западной Сибири» (Е.В. Миляева); «Сезонная динамика вертикальных потоков CO<sub>2</sub> в приземном слое атмосферы на мезо-олиготрофном болоте средней тайги» (О.А. Михайлов); «Фармакогностическое изучение голубики болотной (*Vaccinium uliginosum* L.)» (А.А. Таланов); «Молекулярная идентификация фильтрующихся форм бактерий и архей ультрапресных вод» (А.В. Федотова).
- 2014** – докторская диссертация «Средообразующая деятельность обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в лесной зоне Европейской части России» (Н.А. Завьялов); кандидатские диссертации «Структурное и видовое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах Брянского Полесья» (М.В. Горнова); «Новые метанотрофы и филогенетически родственные им бактерии болотных экосистем» (О.В. Данилова); «Эмиссия метана в растительных сообществах мезоолиготрофного болота средней тайги» (М.Н. Мигловец); «Палеоэкологические реконструкции озёрных систем южного обрамления Фенноскандии» (Д.А. Морозов).
- 2015** – кандидатские диссертации «Экологические предпочтения сфагнобионтных раковинных амёб и их использование для реконструкции гидрологического режима болот в голоцене» (К.В. Бабешко); «Экологические особенности и растительность карстовых болот зоны широколиственных лесов (на примере Тульской области)» (Д.В. Зацаринная); «Флора и растительность верховых болот Беларуси (ботанико-географические особенности, антропогенные изменения и вопросы охраны)» (Н.А. Зеленкевич); «Палеоэкологическая реконструкция растительного покрова юго-восточной части Балтийского региона в голоцене» (Т.В. Напреенко-Дорохова); «Трансформация органического вещества низинных торфяных и выработанных почв в условиях южной тайги Евро-Северо-Востока России» (А.В. Смирнова).
- 2016** – кандидатские диссертации «Обоснование противопожарного шлюзования осушенных торфяников в условиях Мещерской низменности» (К.С. Семенова); «Сообщества грибов верховых болот средней тайги Западной Сибири» (Н.В. Филиппова); «Гидрогеохимический режим заболоченных территорий в подтаёжной зоне Западной Сибири (на примере Тимирязевского болота у г. Томска)» (А.В. Шмаков).
- 2017** – кандидатские диссертации «Фитоиндикация антропогенных изменений бореальных мезо-олиготрофных болот (на примере воздействия шламовых амбаров и добычи торфа)» (С.А. Козлов); «Технология совместного выращивания карпа и карпокарасёвого гибрида в торфяных карьерах и рыбохозяйственных прудах» (Т.В. Нечипорук); «Агрохимическая характеристика переходных и низинных торфов Брянской области» (Е.С. Тимошенко).
- 2018** – докторские диссертации «Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение» (Е.М. Волкова); кандидатские диссертации «Региональный мониторинг состояния заброшенных торфяников и зарастающих лесом сельскохозяйственных угодий на основе мультиспектральных спутниковых данных» (М.А. Медведева); «Варьирование морфометрических и ценологических характеристик *Scheuchzeria palustris* L., *Rhynchospora alba* Vahl., *Carex limosa* L. в связи с мозаичностью растительного покрова на примере верховых болот Центрально-Лесного

- заповедника» (Т.Ю. Минаева); «Изменение потоков CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> и запасов углерода лесоболотной экосистемой в результате добычи торфа и сельскохозяйственного использования (на примере Дубненского массива Московской области)» (Г.Г. Суворов).
- 2019** – докторские диссертации «Растительность болот Южно-Уральского региона (в пределах Челябинской области)» (Т.Г. Ивченко); кандидатские диссертации «Современное состояние осушенного болотного массива в условиях лесостепи (на примере урочища Берказан-Камыш, Республика Башкортостан)» (Д.В. Ильясов); «Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области и г. Санкт-Петербурга» (Т.В. Сафронова).
- 2020** – кандидатские диссертации «Видовое разнообразие и морфология гетеротрофных жгутиконосцев и центрохелидных солнечников разнотипных водных экосистем» (К.И. Прокина).
- 2021** – докторские диссертации «Факторы пространственно-временной организации сообществ зоопланктона озёр юга Западной Сибири» (Н.И. Ермолаева); кандидатские диссертации «Продукционно-деструкционные процессы в олиготрофных болотных экосистемах южно-таёжной подзоны Западной Сибири» (Л.Г. Никонова).
- 2022** – кандидатские диссертации «История озёрного осадконакопления в северной части Молого-Шекснинской низменности в позднеледниковье и раннем голоцене» (Д.О. Садоков).

**Приложение Б. Картографический материал по природным условиям  
болота Шиченгское (Вологодская область)**

Ниже приведено несколько тематических карт, отражающих природные условия модельной в нашей работе территории – бол. Шиченгское (Сямженский р-н, Вологодская обл.) и прилегающих к нему территорий (Рисунок Б1 ... Рисунок Б5).



**Рисунок Б1. Болото Шиченгское и обследованные его участки (обозначены красными пуансонами)**

*Примечание.* Здесь и на других картах этого приложения многоугольники оранжевого цвета – бывшие или действующие населённые пункты.

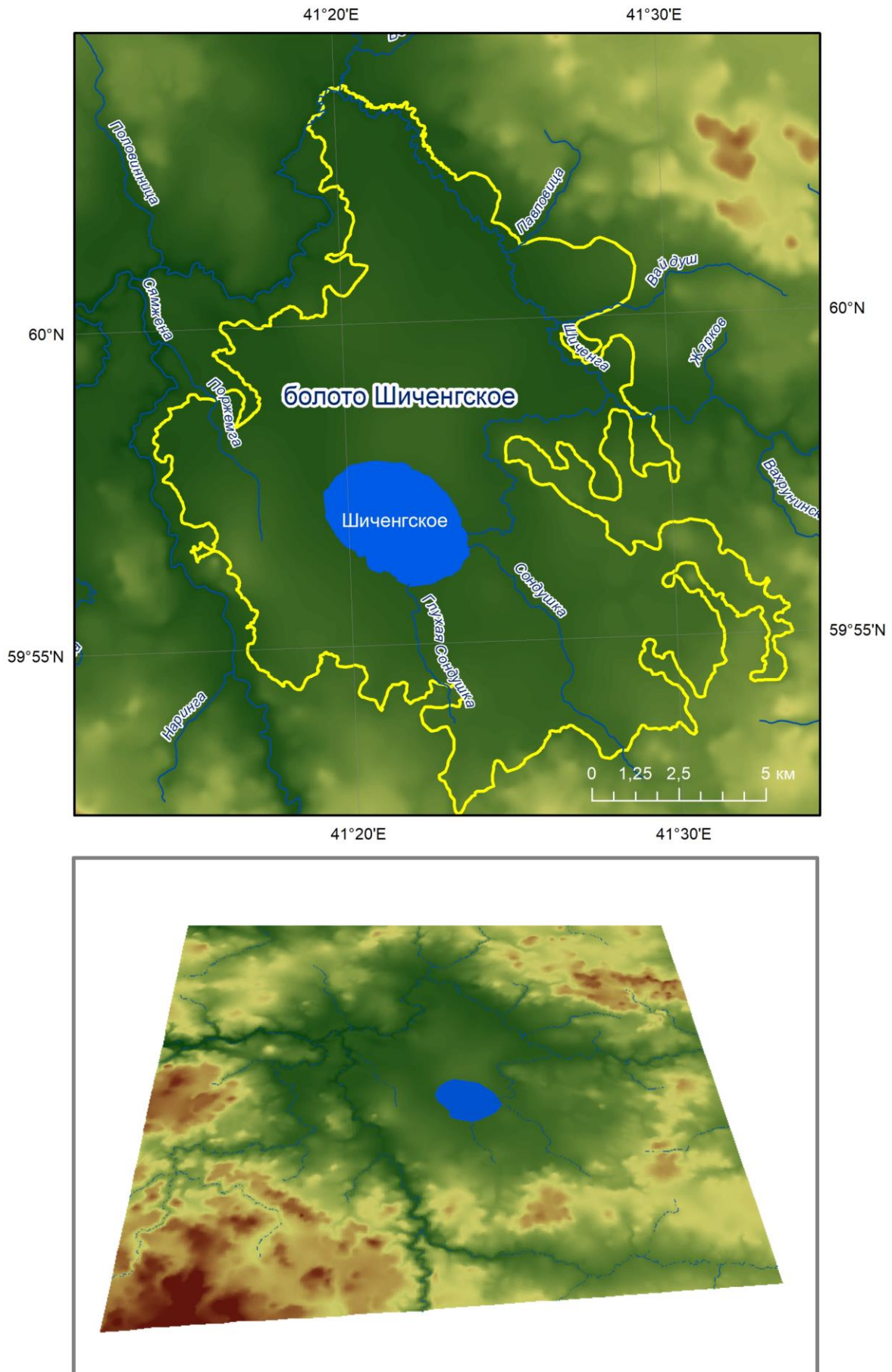


Рисунок Б2. Рельеф минерального дна бол. Шиченгское и прилегающих к нему участков: в виде карты и в форме 3D модели



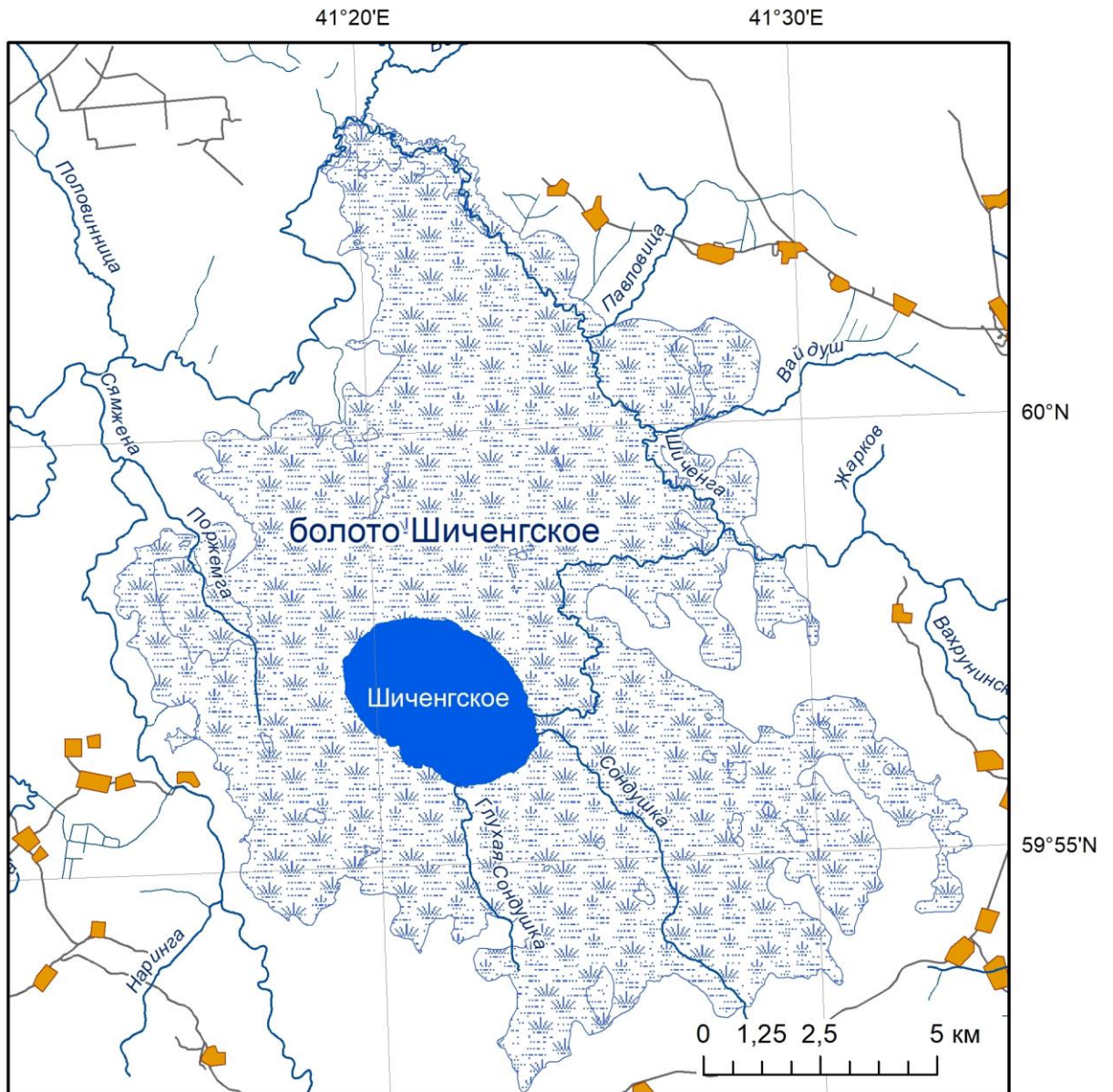


Рисунок Б3. Гидрографическая сеть модельной территории и прилегающих к ней участков

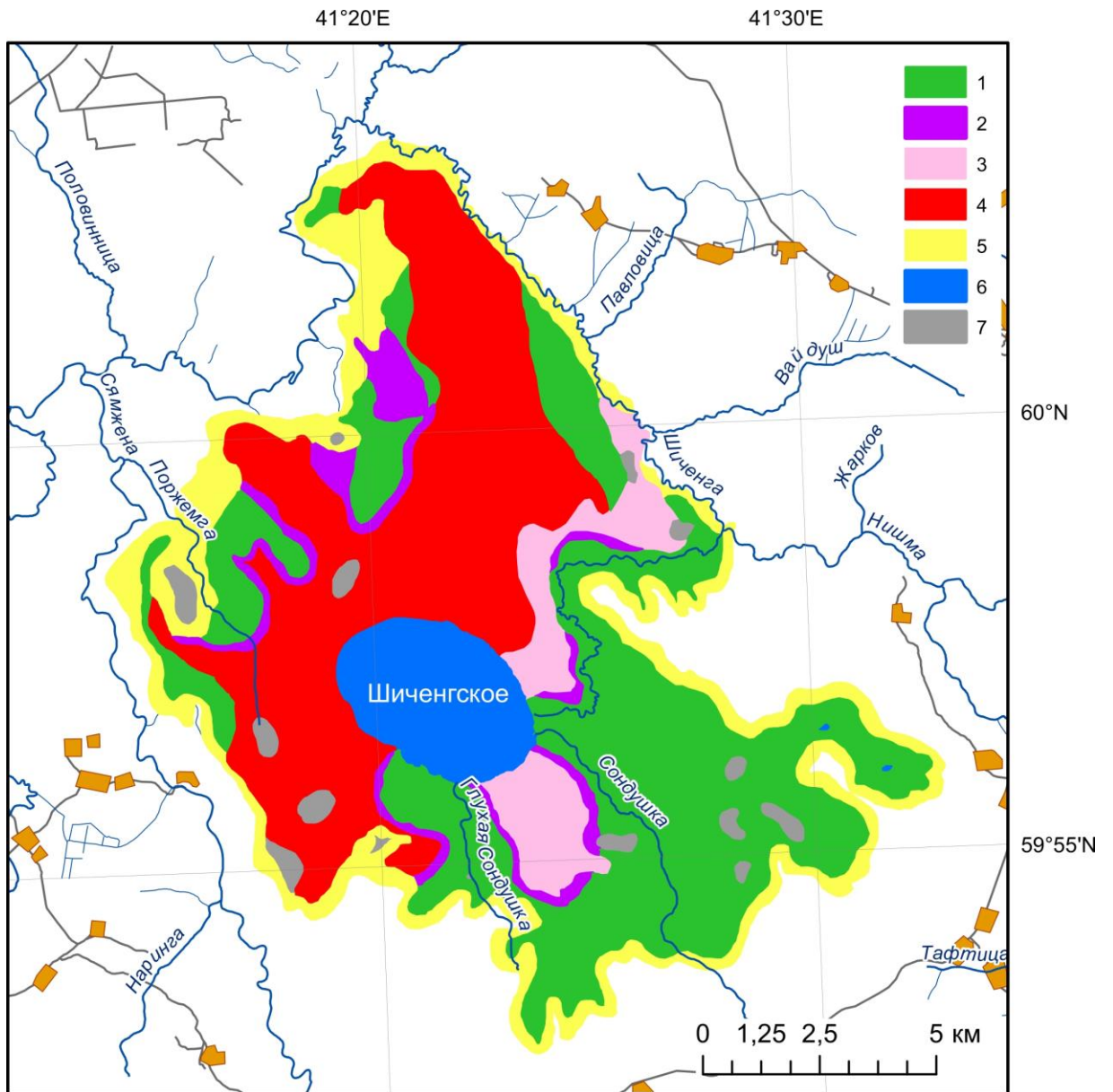


Рисунок Б4. Схематический план торфяного болота (по: Паспорт ..., 1979)

*Примечание.* Карта составлена на основании схематического плана торфяного болота (по: Паспорт ..., 1979).  
 Условные обозначения: 1–4 – Типы торфяных залежей: 1 – низинная, 2 – переходная, 3 – смешанная, 4 – верховая; 5 – заболоченные участки; 6 – озёра и водотоки; 7 – внутриболотные минеральные острова.

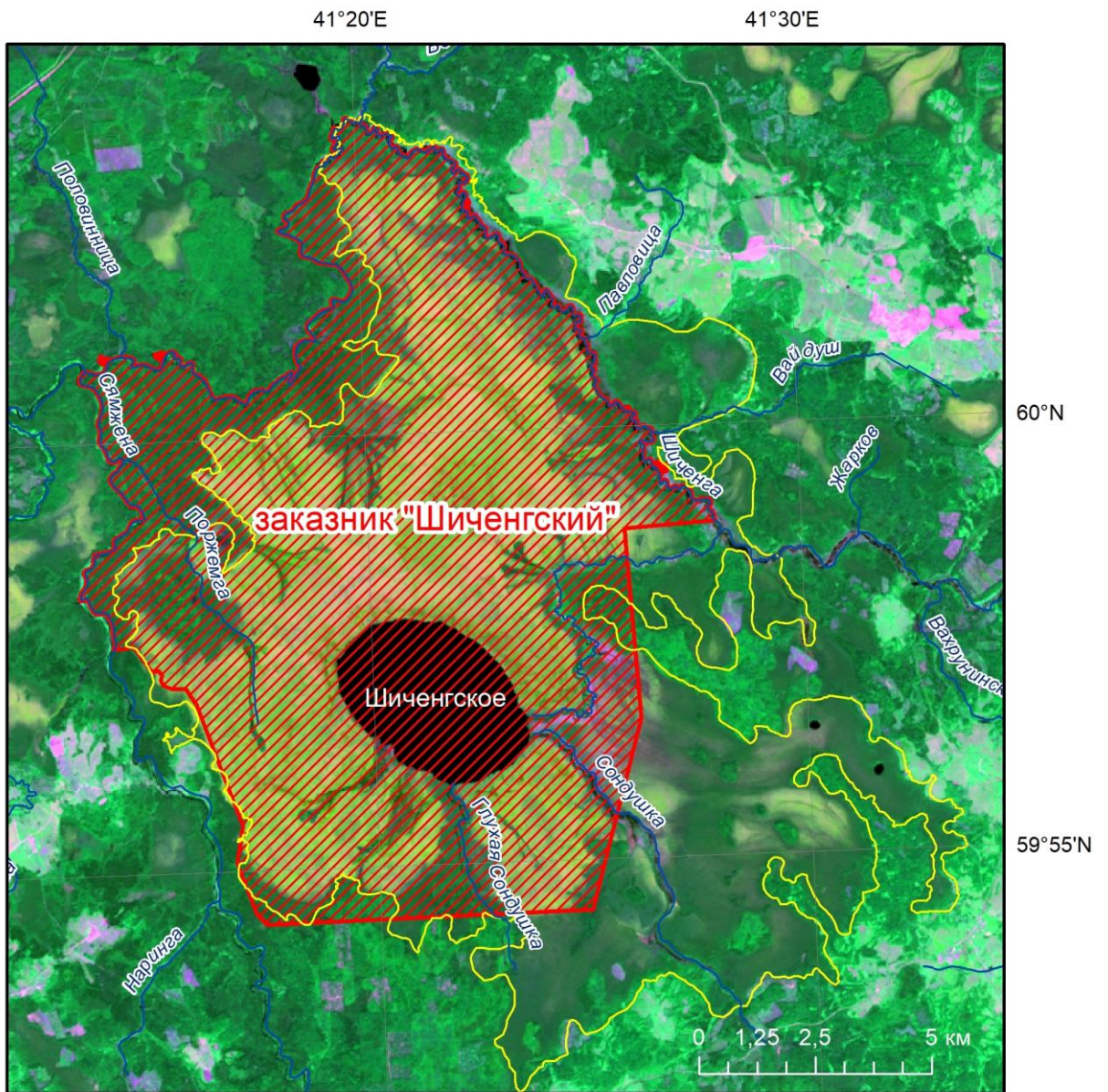


Рисунок Б5. Комплексный (ландшафтный) заказник «Шиченгский» (красная штриховка) и бол. Шиченгское (внешняя граница объекта обозначена жёлтым)

**Приложение В. Новые для региона виды,  
обнаруженные на водно-болотных угодьях Вологодской области**

Ниже приведён список видов растений, грибов, протистов и животных, которые были обнаружены на водоёмах, водотоках и болотах Д.А. Филипповым (и/или указываются им) впервые для биоты Вологодской обл. Новые для региона таксоны, зафиксированные **не** на территории Шиченгского водно-болотного угодья, помечены специальным символом – #. Систематика надвидовых таксонов преимущественно соответствует GBIF Backbone Taxonomy (GBIF Secretariat, 2021). Внутри отрядов/порядков и семейств виды располагаются в алфавитном порядке. Актуальность данных на 01.02.2022.

Информация о новых для области видах опубликована: сосудистые растения (Филиппов, 2008г; Бобров *и др.*, 2013; неопубл.); листостебельные мхи (Филиппов, 2008г, 2012а; Филиппов, Бойчук, 2008, 2012, 2015; Филиппов *и др.*, 2010, 2018; Philippov *et al.*, 2021); печёночники (Филиппов, Дулин, 2008, 2010, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, 2013, 2014, 2015а, 2016; Филиппов *и др.*, 2009; Дулин, Филиппов, 2010а, 2010б, 2011; Боровичев, Филиппов, 2017; Dulin *et al.*, 2009; Dulin, Philippov, 2010, 2011, 2012а, 2012б); водоросли (Чемерис *и др.*, 2011, 2013; Филиппов, 2013г; Капустин *и др.*, 2016; Стерлягова *и др.*, 2016; Макарёнкова, Филиппов, 2017; Вишняков, Филиппов, 2018; Вишняков *и др.*, 2020, 2021; Anissimova, Philippov, 2018; Philippov *et al.*, 2021, 2022; Philippov, Komarova, 2021); протисты (Мухин, Филиппов, 2015; Филиппов, Леонов, 2017; Prokina *et al.*, 2017; Prokina, Philippov, 2018; Philippov *et al.*, 2021); беспозвоночные (Лобуничева, Филиппов, 2009; Филиппов, Пестов, 2014; Пестов, Филиппов, 2016; Прокин *и др.*, 2016; Сажнев, Филиппов, 2017; Сажнев *и др.*, 2017, 2019а, 2019б, 2020, в печати; Minor *et al.*, 2016, 2019, 2023; Philippov *et al.*, 2021; Sazhnev *et al.*, 2022).

**Kingdom BACTERIA**

Phylum **CYANOBACTERIA**

Class **Cyanophyceae (Cyanobacteriia)**

Order Cyanobacteriales

Family **Stigonemataceae**: *Stigonema ocellatum* Thur. ex Bornet & Flahault

Order Synechococcales

Family **Pseudanabaenaceae**: *Heteroleibleinia kossinskajae* (Elenkin) Anagnostidis & Komárek

**Domain DIAPHORETICKES**

Phylum **BIGYRA**

Family **Bicosoecaceae**: *Bicosoeca exilis* Penard, 1921

Phylum **CERCOZOA**

Class **Sarcomonadea**

Order Glissomonadida

Family **Allapsidae**: *Allantion tachyploon* Sandon, 1924; *Teretomonas rotunda* Howe *et al.*, 2009

Order Pansomonadida

Family **Sainouridae**: *Helkesimastix faecicola* Woodcock et Lapage, 1914

Class **Imbricatea**Order Euglyphida

Family **Assulinidae**: *Assulina muscorum* Greeff, 1888; *A. quadratum* van Oye, 1958; *A. seminulum* (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879; *Placocista spinosa* (Carter, 1865) Leidy, 1879

Family **Cyphoderiidae**: *Cyphoderia compressa* Golemansky, 1979

Family **Euglyphidae**: *Euglypha anodonta* Bonnet, 1960; *E. compressa* Carter, 1864; # *E. crenulata* Wailes, 1912; *E. cristata* Leidy, 1879; *E. hyalina* Couteaux, 1978; *E. rotunda* Wailes, 1915; *E. scutigera* Penard, 1911; # *E. strigosa* Leidy, 1878

Family **Sphenoderiidae**: # *Sphenoderia fissirostris* Penard, 1890

Family **Trinematidae**: # *Corythion dubium* Taranek, 1881; # *Trinema complanatum* Penard, 1890; # *T. enchelys* Leidy, 1878; *T. lineare* Penard, 1890

Order Spongomonadida

Family **Spongomonadidae**: *Spongomonas uvella* Stein, 1878

Class **Gymnophrea**Order Gymnophryida

Family **Gymnophryidae**: *Gymnophris cometa* (Cienkowski, 1876)

Phylum **CILIOPHORA**Class **Oligohymenophorea**Order Peniculida

Family **Parameciidae**: # *Paramecium aurelia* Ehrenberg, 1838; # *P. nephridatum* Gelei 1925; # *P. trichium* Stokes 1885

Order Peritrichida

Family **Vaginicolidae**: # *Cothurnia imberbis* Ehrenberg 1832

Order Scuticociliatida

Family **Cyclidiidae**: # *Cyclidium citrullus* Cohn, 1865

Phylum **FORAMINIFERA**Order Allogromiida

Family **Lagynidae**: *Microcometes paludosa* Cienkowski, 1876

Phylum **HAPTISTA**Order Centroplasthelida

Family **Acanthocystidae**: *Acanthocystis lyra* Gerasimova et Plotnikov, 2016; # *A. aff. takahashii* Dürschmidt, 1987; *Pterocystis pinnata* (Nicholls, 1983) Siemensma & Roijackers, 1988; *P. tropica* (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988

Family **Pterocystidae**: *Raineriophrys echinata* (Rainer, 1968) Mikrjukov, 2000; *R. raineri* (Siemensma et Roijackers, 1988) Mikrjukov, 1996

Family **Raphidiophryidae**: *Polyplacocystis ambigua* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996 [= *Raphidiophrys ambigua* Penard, 1904]; # *P. symmetrica* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996; *Raphidiophrys intermedia* Penard, 1904

Phylum **DINOFLAGELLATA**Class **Dinophyceae**Order Gymnodiniales

Family **Hemidiniaceae**: *Hemidinium nasutum* Stein, 1883[=*Gloeodinium montanum* G.A.Klebs]

Phylum **OCHROPHYTA**Class **Bacillariophyceae**Order Bacillariales

Family **Bacillariaceae**: *Nitzschia perminuta* (Grunow) M.Peragallo

Order Eunotiales

Family **Eunotiaceae**: *Eunotia trinacria* Krasske

Order Fragilariales

Family **Fragilariaceae**: *Synedra flexuosa* var. *flexuosa* Ehrenberg [=*Eunotia flexuosa* (Brébisson ex Kützing) Kützing]

Order Naviculales

Family **Amphipleuraceae**: *Frustulia krammeri* Lange-Bertalot & Metzeltin

Family **Stauroneidaceae**: *Stauroneis agrestis* Petersen

Family **Brachysiraceae**: *Brachysira brebissonii* R.Ross

Family **Pinnulariaceae**: *Pinnularia crucifera* Cleve-Euler; *P. macilenta* Ehrenberg; *P. viridiformis* Krammer

Order Surirellales

Family **Surirellaceae**: *Nitzschia curvula* var. *curvula* W.Smith [=*Stenopterobia curvula* (W.Smith) Krammer]

Class **Dictyochophyceae**Order Pedinellales

Family **Pedinellaceae**: *Ciliophrys infusionum* Cienkowsky, 1876

Class **Xanthophyceae**Order Botrydiales

Family **Botrydiaceae**: # *Asterosiphon dichotomus* (Kützing) Rieth

Order Mischococcales

Family **Botryochloridaceae**: # *Ducellieria tricuspida* (Borge) Teiling

Order Tribonematales

Family **Tribonemataceae**: *Tribonema intermixtum* Pascher

Order Vaucheriales

Family **Vaucheriaceae**: # *Vaucheria alaskana* Blum; # *V. aversa* Hassall; # *V. canalicularis* (L.) T.A.Chr.; # *V. cruciata* (Vauch.) DC. in Lam. et DC.; # *V. fontinalis* (L.) T.A.Chr.; # *V. frigida* (Roth) C.Agardh; # *V. geminata* (Vauch.) DC. in Lam. et DC.; # *V. hercyniana* Rieth; # *V. lii* Rieth; # *V. orthocarpa* Reinsch; # *V. prolifera* Dangeard; # *V. prona* T.A.Chr.; # *V. pseudogeminata* Dangeard; # *V. racemosa* (Vauch.) DC. in Lam. et DC.; # *V. uncinata* Kütz.

Domain AMORPHEASupergroup OBAZOA

Family **Apusomonadidae**: *Amastigomonas caudata* Zhukov, 1975

Phylum **AMOEBOZOA**Class **Lobosa**Order Arcellinida

- Family **Arcellidae**: *Arcella artocrea* Leidy, 1879; *A. artocrea pseudocatinus* Deflandre, 1928; *A. bathystoma* Deflandre, 1928; *A. catinus* Penard, 1890; *A. discoides* Ehrenberg, 1843 aggr.; # *A. gibbosa* Penard, 1890; *A. infraterricola* Chardez, 1971; *A. leidyana* Deflandre, 1828; *A. mitrata spectabilis* Deflandre, 1928; *A. rotundata* Playfair, 1918
- Family **Centropyxidae**: *Centropyxis aculeata* (Ehrenberg, 1838) Stein, 1857; *C. ecornis* (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879
- Family **Diffugiidae**: *Diffugia globulosa* Dujardin, 1837; # *D. heterodentata* Dekhtyar, 1993; *D. levanderi* Playfair, 1918; # *D. urceolata* Carter, 1864; # *Pontigulasia incisa* Rhumbler, 1896
- Family **Heleoperidae**: *Heleopera petricola* Leidy, 1879; *H. sphagni* Leidy, 1874
- Family **Hyalospheniidae**: *Hyalosphenia cuneata* Stein, 1857; *H. elegans* Leidy, 1879; *H. papilio* Leidy, 1879; *H. penardi* Lauterborn, 1908
- Family **Nebelidae**: *Nebela bigibossa* Penard, 1890; *N. bohémica* Taranek, 1882; # *N. certesi* Penard, 1911; *N. dentistoma* Penard, 1890; *N. galeata orbicularis* Deflandre, 1936; *N. marginata* Penard, 1902; *N. martiali* Certes, 1889; *N. militaris* Penard, 1890; *N. spumosa* Awerintzew, 1907
- Family **Phryganellidae**: *Phryganella acropodia* (Hertwig & Lesser, 1874) Hopkinson, 1909
- Family **Trigonopyxidae**: *Cyclopyxis arcelloides* (Penard, 1902) Deflandre, 1929; *C. eurystoma* Deflandre, 1929

Phylum **CHOANOZOA**Class **Choanoflagellata**Order Choanoflagellida

- Family **Codosigidae**: *Codonosiga furcata* Kent, 1880
- Family **Salpingoecidae**: *Salpingoeca clarki* Stein, 1878

*Incertae sedis* **EUKARYA: EXCAVATES**Phylum **EUGLENOZOA**Class **Euglenoidea**Order Euglenida

- Family **Phacidae**: # *Phacus dangeardii* Lemmerm.
- Order Petalomonadida
- Family **Scytomonadidae**: *Biundula sphagnophila* (Christen) Cavalier-Smith. [= *Petalomonas sphagnophila* Christen]; *Notosolenus apocamptus* (Stokes, 1884)
- Order Ploeotiida
- Family **Ploeotiidae**: *Ploeotia obliqua* (Klebs, 1893); *P. punctata* Larsen et Patterson, 1990

Class **Peranemea**Order Natomonadida

- Family **Astasiidae**: # *Astasia skadowskii* Korschikov

Class **Kinetoplastea**Order Bodonida

- Family **Neobodonidae**: *Neobodo designis* (Skuja, 1948); *Rhynchobodo armata* Brugerolle, 1985

Family **Rhynchomonadidae**: *Dimastigella mimosa* Frolov, Mylnikov et Malysheva, 1997

Phylum **JAKOBIDA**

Class **Jakobea**

Order Jakobida

Family **Histionidae**: *Reclinomonas americana* Flavin et Nerad, 1993

***Incertae sedis* EUKARYA**

Class **Glissodiscea**

Family **Ancyromonadidae**: *Ancyromonas sigmoides* Kent, 1880

Kingdom FUNGI

Phylum **BASIDIOMYCOTA**

Class **Agaricomycetes**

Order Agaricales

Family **Entolomataceae**: *Entoloma elodes* (Fr.) P.Kumm.

Family **Hymenogastraceae**: *Galerina cerina* A.H.Sm. & Singer

Kingdom PLANTAE

Phylum **CHLOROPHYTA**

Class **Chlorophyceae**

Order Oedogoniales

Family **Oedogoniaceae**: *Oedogonium itzigsohnii* De Bary ex Hirn

Order Sphaeropleales

Family **Scenedesmaceae**: *Scenedesmus pleiomorphus* F.Hindák

Family **Selenastraceae**: *Ankistrodesmus spiralis* (Turn.) Lemm.

Phylum **CHAROPHYTA**

Class **Charophyceae**

Order Charales

Family **Characeae**: # *Chara aculeolata* Kütz. [= *C. polyacantha* A.Braun]; # *C. papillosa* Kütz.; *C. strigosa* A.Braun; # *C. tomentosa* L.; # *C. virgata* Kütz. [= *C. delicatula* C. Agardh]; # *Nitella confervacea* (Bréb.) A.Braun ex Leonh.; *N. wahlbergiana* Wallman

Class **Zygnematophyceae**

Order Zygnematales

Family **Closteriaceae**: # *Closterium exiguum* West & G.S.West

Family **Desmidiaceae**: *Actinotaenium borgeanum* (Skuja) Kouwets & Coesel; *Cosmarium infirmum* Grönblad; # *Cosmoastrum dilatatum* (Ehrenberg ex Ralfs) Palamar-Mordvintseva; *Euastrum binale* var. *sectum* (W.B.Turner) Willi Krieger; *E. crassum* Ralfs; *E. humerosum* Ralfs; *E. insigne* Hassall ex Ralfs; # *E. kossinskajae* O.V.Anissimova & Philippov; *Octacanthium controversum* (West & G.S.West) Compère [= *Xanthidium controversum* West & G.S.West]; *Pleurotaenium coronatum* (Bréb.) Rabenh.; *P. minutum* f. *minus* (Raciborski) Kossinskaja; *Staurastrum furca-*



*tum* var. *aciculiferum* (West) Coesel [=*S. aciculiferum* (West) O.F.Andersson];  
*S. margaritaceum* Meneghini ex Ralfs; *S. muticum* Bréb. ex Ralfs; *S. petsamoëense* Järnfelt;  
*S. rotula* Nordstedt; *S. subgracillimum* West & G.S.West; *Tetmemorus brebissonii* Ralfs;  
*T. brebissonii* var. *minor* De Bary; *T. granulatus* Bréb. ex Ralfs

Family **Mesotaeniaceae**: *Cylindrocystis brebissonii* (Menegh. ex Ralfs) de Bary [=*C. brebissonii* f. *minor* (W. et G.S.West) Kossinsk.]; *Netrium digitus* (Brébisson ex Ralfs) Itzigsohn & Rothe;  
*N. oblongum* (De Bary) Lütke Müller; *N. oblongum* var. *cylindricum* West & G.S.West; *Roya* cf. *pseudoclosterium* (J.Roy) West & G.S.West

Family **Peniaceae**: *Penium polymorphum* (Perty) Perty

## Phylum MARCHANTIOPHYTA

### Class Marchantiopsida

#### Order Marchantiales

Family **Conocephalaceae**: # *Conocephalum salebrosum* Szweyk., Buczk. & Odrzyk.

### Class Jungermanniopsida

#### Order Fossombroniales

Family **Fossombroniaceae**: *Fossombronia foveolata* Lindb.

#### Order Jungermanniales

Family **Anastrophyllaceae**: # *Anastrophyllum michauxii* (F.Weber) H.Buch; # *Neoorthocaulis attenuatus* (Mart.) L.Söderstr., De Roo & Hedd. [=*Orthocaulis attenuatus* (Mart.) A.Evans]

Family **Cephaloziaceae**: # *Cephalozia macounii* (Austin) Austin; # *Fuscocephaloziopsis leucantha* (Spruce) Váňa & L.Söderstr. [=*Cephalozia leucantha* Spruce]; *Odontoschisma elongatum* (Lindb.) A.Evans

Family **Cephaloziellaceae**: # *Cephaloziella spinigera* (Lindb.) Warnst.

Family **Geocalycaceae**: # *Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees

Family **Gymnomitriaceae**: # *Marsupella sphacelata* (Gieseke ex Lindenb.) Dumort.

Family **Harpanthaceae**: # *Harpanthus flotovianus* (Nees) Nees

Family **Lophoziaceae**: # *Heterogemma laxa* (Jørg.) Konstant. & Vilnet [=*Schistochilopsis laxa* (Lindb.) Konstant.]; # *Lophozia ascendens* (Warnst.) R.M.Schust.

Family **Scapaniaceae**: # *Scapania paludicola* Loeske & Müll.Frib.; # *S. subalpina* (Nees ex Lindenb.) Dumort.; # *S. umbrosa* (Schrad.) Dumort.

Family **Trichocoleaceae**: # *Trichocolea tomentella* (Ehrh.) Dumort.

Family **Jungermanniaceae**: *Jungermannia pumila* With.; # *Liochlaena lanceolata* Nees; # *Mesoptychia collaris* (Nees) L.Söderstr. & Váňa [=*Leiocolea collaris* (Nees) Schljakov]; # *M. rutheana* (Limpr.) L.Söderstr. & Váňa [=*L. rutheana* (Limpr.) Müll.Frib.]

#### Order Metzgeriales

Family **Aneuraceae**: # *Riccardia chamedryfolia* (With.) Grolle

## Phylum BRYOPHYTA

### Class Sphagnopsida

#### Order Sphagnales

Family **Sphagnaceae**: # *Sphagnum annulatum* H. Lindb. ex Warnst.; *S. divinum* Flatberg & K.Hassel

### Class Bryopsida

Order Bryales

Family **Batramiaceae**: # *Philonotis caespitosa* Jur.

Order Grimmiales

Family **Grimmiaceae**: # *Codriophorus acicularis* (Hedw.) P. Beauv. [= *Racomitrium aciculare* Bridel]

Order Hypnales

Family **Calliergonaceae**: # *Warnstorfia procera* (Renauld & Arnell) Tuom.; # *W. tundrae* (Arnell) Loeske

Family **Scorpidiaceae**: # *Hamatocaulis lapponicus* (Norrl.) Hedenäs

Phylum **TRACHEOPHYTA**Class **Liliopsida**Order Poales

Family **Cyperaceae**: # *Carex bergrothii* Palmgr. [= *C. oederi* var. *bergrothii* (Palmgr.) Hedrén & Lassen]

Class **Magnoliopsida**Order Malpighiales

Family **Salicaceae**: # *Salix myrsinites* L.

Kingdom ANIMALIAPhylum **ROTIFERA**Class **Eurotatoria**Order Flosculariaceae

Family **Flosculariidae**: # *Lacinularia ismailoviensis* (Poggenpol, 1872)

Order Ploima

Family **Lecanidae**: # *Lecane arcuata* (Bryce, 1891); # *L. cornuta* (Müller, 1786)

Family **Notommatidae**: # *Monommata aequalis* (Ehrenberg, 1832)

Phylum **ARTHROPODA**Class **Branchiopoda**Order Diplostraca

Family **Daphniidae**: *Scapholeberis microcephala* G.O. Sars, 1890; # *Simocephalus serrulatus* (Koch, 1841)

Family **Macrothricidae**: # *Bunops serricaudata* (Daday, 1884)

Class **Arachnida**Order Mesostigmata

Family **Ascidae**: *Cheiroseius bryophilus* (Karg, 1969); *C. laelaptoides* (Berlese, 1887); *C. mutilus* (Berlese, 1916); *C. serratus* (Halbert, 1915)

Family **Epicriidae**: *Epicrius bureschi* Balogh, 1958

Family **Laelapidae**: *Gaeolaelaps praesternalis* (Willmann, 1949); *Ololaelaps veneta* (Berlese, 1904)

Family **Ologamasidae**: *Gamasellus montanus* (Willmann, 1936)

Family **Parasitidae**: *Paragamasus lapponicus* (Trägårdh, 1910)

Family **Veigaiidae**: *Veigaia nemorensis* (C.L.Koch, 1839); *V. transisalae* (Oudemans, 1902)

Family **Zerconidae**: *Parazercon radiatus* (A.Berlese, 1910); *Prozercon kochi* Sellnick, 1943; *Zercon*

*zelawaiensis* Sellnick, 1944

Order Sarcoptiformes

- Family **Achipteriidae**: *Achipteria coleoptrata* (Linnaeus, 1758); *Parachipteria punctata* (Nicolet, 1855)
- Family **Brachychthoniidae**: *Liochthonius alpestris* (Forsslund, 1958)
- Family **Ceratozetidae**: *Fuscozetes fuscipes* (Koch, 1844)
- Family **Compactozetidae**: *Cepheus cepheiformis* (Nicolet, 1855)
- Family **Crotoniidae**: *Camisia solhoeyi* Colloff, 1993; *Heminothrus thori* (Berlese, 1904)
- Family **Damaeidae**: *Damaeus (Epidamaeus) kamaensis* (Sellnick, 1925)
- Family **Euphthiracaridae**: *Acrotrititia ardua* (Koch, 1841)
- Family **Galumnidae**: *Galumna lanceata* (Oudemans, 1900); *G. obvia* (Berlese, 1914); *Pergalumna emarginata* (Banks, 1895); *Pilogalumna tenuiclava* (Berlese, 1908)
- Family **Humerobatidae**: *Diapterobates humeralis* (Hermann, 1804)
- Family **Hydrozetidae**: *Hydrozetes lacustris* (Michael, 1882)
- Family **Hypochthoniidae**: *Hypochthonius rufulus* Koch, 1835
- Family **Liacaridae**: *Adoristes ovatus* (Koch, 1839)
- Family **Liebstadiidae**: *Liebstadia similis* (Michael, 1888)
- Family **Limnozetae**: *Limnozetes ciliatus* (Schrank, 1803); *L. palmerae* Behan-Pelletier, 1989; *L. rugosus* (Sellnick, 1923)
- Family **Malaconothridae**: *Malaconothrus (Trimalaconothrus) foveolatus* (Willmann, 1931); *M. vietsi* (Willmann, 1925); *Tyrphonothrus (Tyrphonothrus) angulatus* (Willmann, 1931); *Tyrphonothrus angulatus* (Willmann, 1931); *T. maior* (Berlese, 1910)
- Family **Nanhermanniidae**: *Nanhermannia comitalis* Berlese, 1916; *N. coronata* Berlese, 1913
- Family **Nothridae**: *Nothrus pratensis* Sellnick, 1928
- Family **Oppiidae**: *Rhinoppia hygrophila* (Mahunka, 1987)
- Family **Oribatulidae**: *Oribatula tibialis* (Nicolet, 1855)
- Family **Phenopelopidae**: *Eupelops occultus* (Koch, 1835); *E. strenzkei* (Knülle, 1954)
- Family **Phthiracaridae**: *Atropacarus (Atropacarus) striculus* (Koch, 1835); *Hoplophthiracarus illinoisensis* (Ewing, 1909); *Phthiracarus boresetosus* Jacot, 1930; *P. laevigatus* (Koch, 1841)
- Family **Punctoribatidae**: # *Punctoribates sellnicki* Willmann, 1928
- Family **Quadroppiidae**: *Quadroppia quadricarinata* (Michael, 1885)
- Family **Scheloribatidae**: *Topobates circumcarinatus* (Weigmann & Miko, 1998) [= *Scheloribates circumcarinatus* Weigmann & Miko, 1998]
- Family **Suctobelbidae**: *Suctobelbella palustris* (Forsslund, 1953)
- Family **Tectocephidae**: *Tectocephus velatus* (Michael, 1880)
- Family **Thyrisomidae**: # *Banksinoma lanceolata* (Michael, 1885)
- Family **Trhypochthoniidae**: *Mainothrus badius* (Berlese, 1905); *Trhypochthoniellus longisetus* (Berlese, 1904); *T. tectorum* (Berlese, 1896)

Order Trombidiformes

- Family **Cunaxidae**: *Bonzia halacaroides* Oudemans, 1927; *Dactyloscirus inermis* Trägårdh, 1905
- Family **Stigmaeidae**: *Eustigmaeus collarti* (Cooreman, 1955)

Order Pseudoscorpiones

- Family **Neobisiidae**: *Microbisium brevifemoratum* (Ellingsen, 1903)

Order Araneae

- Family **Araneidae**: *Aculepeira* Chamberlin & Ivie, 1942; *Araneus alsine* (Walckenaer, 1802);

*Araniella* Chamberlin & Ivie, 1942; *Hypsosinga albovittata* (Westring, 1851); *H. pygmaea* (Sundevall, 1831); *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802); *Singa hamata* (Clerck, 1757)

Family **Clubionidae**: *Clubiona subtilis* L.Koch, 1867

Family **Dictynidae**: *Archaeodictyna consecuta* (O.Pickard-Cambridge, 1872); *Dictyna arundinacea* (Linnaeus, 1758); *D. pusilla* Thorell, 1856

Family **Linyphiidae**: *Agyneta* Hull, 1911; *Aphileta misera* (O.Pickard-Cambridge, 1882); *Bathyphantes gracilis* (Blackwall, 1841); *B. nigrinus* (Westring, 1851); *Bolyphantes alticeps* (Sundevall, 1833); *Cnephalocotes obscurus* (Blackwall, 1834); *Entelecara erythropus* (Westring, 1851); *Gongylidium rufipes* (Linnaeus, 1758); *Helophora insignis* (Blackwall, 1841); *Hypomma bituberculatum* (Wider, 1834); *Kaestneria pullata* (O.Pickard-Cambridge, 1863); *Lepthyphantes leprosus* (Ohlert, 1865); *Linyphia triangularis* (Clerck, 1757); *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830); *Neriere clathrata* (Sundevall, 1830); *N. emphana* (Walckenaer, 1841); *N. peltata* (Wider, 1834); *Oedothorax gibbosus* (Blackwall, 1841); *Porrhomma pygmaeum* (Blackwall, 1834); *Savignia frontata* Blackwall, 1833; *Trematocephalus cristatus* (Wider, 1834); *Trichoncus affinis* Kulczyński, 1894; *Walckenaeria unicornis* O.Pickard-Cambridge, 1861

Family **Lycosidae**: *Pardosa sphagnicola* (Dahl, 1908)

Family **Oxyopidae**: *Oxyopes ramosus* (Martini & Goeze, 1778)

Family **Philodromidae**: *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802)

Family **Pisauridae**: *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1757)

Family **Salticidae**: *Attulus caricis* (Westring, 1861); *Evarcha arcuata* (Clerck, 1757); *E. laetabunda* (C.L.Koch, 1846); *Heliophanus dampfi* Schenkel, 1923

Family **Tetragnathidae**: *Metellina mendei* (Blackwall, 1869); *Pachygnatha clercki* Sundevall, 1823; *Tetragnatha dearmata* Thorell, 1873

Family **Theridiidae**: *Episinus angulatus* (Blackwall, 1836); *Neottiura bimaculata* (Linnaeus, 1767); *Phylloneta impressa* (L.Koch, 1881); *Theridion pictum* (Walckenaer, 1802); *T. varians* Hahn, 1833

Family **Thomisidae**: *Xysticus cristatus* (Clerck, 1757); *X. lanio* C.L.Koch, 1835; *X. ulmi* (Hahn, 1831)

## Class **Insecta**

### Order Plecoptera

Family **Nemouridae**: *Nemoura cinerea* (Retzius 1783)

### Order Orthoptera

Family **Acrididae**: *Chrysochraon dispar* (Germar, 1831); *Glyptobothrus* sp.

### Order Thysanoptera

Family **Phlaeothripidae**: *Cryptothrips nigripes* (O.M. Reuter, 1880)

### Order Hemiptera

Family **Reduviidae**: *Coranus subapterus* (De Geer, 1773)

### Order Homoptera

Family **Membracidae**: *Centrotus cornuta* Linnaeus, 1758

### Order Coleoptera

Family **Cantharidae**: *Cantharis nigricans* (Müller, 1766); *C. pallida* Goeze, 1777; *C. paludosa* Falén, 1807; *Podabrus alpinus* (Paykull, 1798); *Rhagonycha atra* (Linnaeus, 1767); *R. nigriventris* Motschulsky, 1860

Family **Carabidae**: *Agonum viridicupreum* (Goeze, 1777)

Family **Chrysomelidae**: *Aphthona erichsoni* (Zetterstedt, 1838); *A. nonstriata* (Goeze, 1777); *Chae-*

*tochnema sahlbergii* (Gyllenhal, 1827); # *C. subcoerulea* (Kutschera, 1864); # *Crepidodera fulvicornis* (Fabricius, 1792); # *Cryptocephalus decemmaculatus* (Linnaeus, 1758); # *Entomoscelis adonidis* (Pallas, 1771); # *Galerucella aquatica* (Fourcroy, 1785); # *G. pusilla* (Duftschmid, 1825); # *Neocrepidodera femorata* (Gyllenhal, 1813); # *Phratora polaris* (Schneider, 1886); # *Phyllotreta vittula* (Redtenbacher, 1849); # *Plateumaris braccata* (Scopoli, 1772); # *P. consimilis* (Schrank, 1781); # *Smaragdina affinis* (Illiger, 1794)

Family **Coccinellidae**: *Ceratomegilla notata* (Laicharting, 1781) [= *Semiadalia notata* (Laicharting, 1781)]

Family **Curculionidae**: # *Bagous glabrirostris* Herbst, 1795; # *B. frit* (Herbst, 1795); # *Phytobius leucogaster* (Marsham, 1802)

Family **Dryopidae**: # *Dryops griseus* (Erichson, 1847); # *D. nitidulus* (Heer, 1841)

Family **Dytiscidae**: # *Agabus bipustulatus* (Linnaeus, 1767); # *A. guttatus* (Paykull, 1798); # *A. pseudoclypealis* Scholz, 1933; # *A. sturmi* (Gyllenhal, 1808); # *Bidessus grossepunctatus* Vorbringer, 1907; # *B. unistriatus* (Goeze, 1777); # *Clemnius decoratus* (Gyllenhal, 1810); # *Graptoodytes granularis* (Linnaeus, 1767); # *G. pictus* (Fabricius, 1787); # *Hydroglyphus geminus* (Fabricius, 1792); # *Hydroporus angustatus* Sturm, 1835; # *H. discretus* Fairmaire & Brisout, 1859; # *H. dorsalis* (Fabricius, 1787); # *H. incognitus* Sharp, 1869; # *H. memnonius* Nicolai, 1822; # *H. neglectus* Schaum, 1845; # *H. nigrita* (Fabricius, 1792); # *H. planus* (Fabricius, 1781); # *H. scalesianus* Stephens, 1828; # *H. tristis* (Paykull, 1798); # *H. umbrosus* (Gyllenhal, 1808); # *Ilybius aenescens* C.G. Thomson, 1870; # *I. crassus* C.G. Thomson, 1856; # *I. guttiger* (Gyllenhal, 1808); # *I. erichsoni* Gemminger & Harold, 1868; # *I. similis* Thomson, 1856; # *I. subaeneus* Erichson, 1837; # *I. subtilis* (Erichson, 1837); # *I. wasastjernae* C.R. Sahlberg, 1824; # *Laccophilus minutus* (Linnaeus, 1758); # *Nebrioporus depressus* (Fabricius, 1775); # *Oreodytes septentrionalis* (Gyllenhal, 1826); # *Rhantus notaticollis* (Aubé, 1837); # *R. suturalis* (MacLeay, 1825); # *R. suturellus* (Harris, 1828); # *Scarodytes halensis* (Fabricius, 1787)

Family **Elateridae**: *Dalopius marginatus* (Linnaeus, 1758)

Family **Elmidae**: # *Elmis aenea* (P.W.J. Müller, 1806); # *Oulimnius tuberculatus* (P.W.J. Müller, 1806); # *Riolus cupreus* P.W.J. Müller, 1806; # *R. nitens* (P.W.J. Müller, 1817)

Family **Gyrinidae**: # *Gyrinus aeratus* Stephens, 1835; # *G. paykulli* Ochs, 1937; # *G. pullatus* Zaitsev, 1908; # *G. substriatus* Stephens, 1827; # *Orectochilus villosus* (O.F. Müller, 1776)

Family **Haliplidae**: # *Haliplus flavicollis* Sturm, 1834; # *H. sibiricus* Motschulsky, 1860

Family **Helophoridae**: # *Helophorus croaticus* Kuwert, 1886; # *H. discrepans* Rey, 1885; # *H. flavipes* (Fabricius, 1792)

Family **Hydraenidae**: # *Hydraena britteni* Joy, 1807; # *H. gracilis* Germar, 1824; # *H. palustris* Erichson, 1837; # *H. pulchella* Germar, 1824; # *H. reyi* Kuwert, 1888; # *Limnebius atomus* (Duftschmid, 1805); # *L. crinifer* Rey, 1885; # *L. parvulus* (Herbst, 1797); # *Ochthebius alpinus* (Ieniştea, 1979); # *O. flavipes* Dalla Torre, 1877; # *O. foveolatus* Germar, 1824; # *O. hungaricus* Endrödy-Younga, 1967; # *O. remotus* Reitter, 1885

Family **Hydrochidae**: # *Hydrochus ignicollis* Motschulsky, 1860

Family **Hydrophilidae**: # *Cercyon bifenestratus* Küster, 1851; # *C. (C.) marinus* C.G. Thomson, 1853; # *C. tristis* (Illiger, 1801); # *C. unipunctatus* (Linnaeus, 1758); # *C. ustulatus* (Preysler, 1790); # *Enochrus affinis* (Thunberg, 1794); # *E. coarctatus* Gredler, 1863; # *E. quadripunctatus* (Herbst, 1797); # *Hydrobius rottenbergii* Gerhardt, 1872; # *Laccobius colon* (Stephens, 1829)

Family **Limnichidae**: # *Limnichus sericeus* (Duftschmid, 1825)

Family **Oedemeridae**: *Oedemera virescens* (Linnaeus, 1767)

Family **Scirtidae**: # *Contacyphon palustris* (C.G. Thomson, 1855); # *C. variabilis* (Thunberg, 1787); # *Scirtes hemisphaericus* (Linnaeus, 1767); # *S. orbicularis* (Panzer, 1793)

Family **Staphylinidae**: # *Acylophorus wagenschieberi* Kiesenwetter, 1850; # *Aloconota gregaria* (Erichson, 1839); # *Atheta crassicornis* (Fabricius, 1792); # *A. elongatula* (Gravenhorst, 1802); # *A. hygrobia* Thomson, 1856; # *A. hygrotopora* (Kraatz, 1856); # *A. luridipennis* (Mannerheim, 1831); # *A. malleus* Joy, 1913; # *A. ripicola* Hanssen, 1932; # *A. volans* (W. Scriba, 1859); # *Bledius subterraneus* Erichson, 1839; # *B. talpa* (Gyllenhal, 1810); # *B. gallicus* (Gravenhorst, 1806); # *B. opacus* (Block, 1799); # *Bryaxis bulbifer* (Reichenbach, 1816); # *B. puncticollis* (Denny, 1825); # *Bythinus macropalpus* Aubé, 1833; # *Carpelimus corticinus* (Gravenhorst, 1806); # *C. obesus* (Kiesenwetter, 1844); # *C. bilineatus* Stephens, 1834; # *C. rivularis* (Motschulsky, 1860); # *C. similis* (Smetana, 1967); # *Erichsonius cinerascens* (Gravenhorst, 1802); # *Euaesthetus laeviusculus* Mannerheim, 1844; # *Euplectus kirbii* Denny, 1825; # *Eusphalerum lapponicum* (Mannerheim, 1830); # *Fagniezia impressa* (Panzer, 1803); # *Gabrius sphagnicola* (Sjöberg, 1950); # *Gnypeta ripicola* (Kiesenwetter 1844); # *Ischnopoda leucopus* (Marsham, 1802); # *I. bergrothi* (Hellén, 1925); # *Lathrobium geminum* Kraatz, 1857; # *L. rufipenne* Gyllenhal, 1813; # *Megarthritis denticollis* (Beck, 1817); # *Meotica exilis* (Gravenhorst, 1806); # *Myllaena brevicornis* (A.H. Matthews, 1838); # *M. intermedia* Erichson, 1837; # *M. kraatzi* Sharp, 1871; # *M. minuta* (Gravenhorst, 1806); # *Ochtheophilum fracticorne* (Paykull, 1800); # *Ocyusa maura* (Erichson, 1837); # *Oxyporus maxillosus* Fabricius, 1793; # *Pachnida nigella* (Erichson, 1837); # *Paederus riparius* (Linnaeus, 1758); # *Pselaphus heisei* Herbst, 1791; # *Pseudomedon obsoletus* (Nordmann, 1837); # *Quedius curtipennis* Bernhauer, 1908; # *Scaphisoma subalpinum* Reitter, 1880; # *Sepedophilus marshami* (Stephens, 1832); # *Stenichnus collaris* (P.W.J. Müller & Kunze, 1822); # *Stenus assequens* Rey, 1884; # *S. bifoveolatus* Gyllenhal, 1827; # *S. biguttatus* (Linnaeus, 1758); # *S. boops* Ljungh, 1810; # *Stenus cicindeloides* Schaller, 1783; # *S. europaeus* Puthz, 1966; # *S. fornicatus* Stephens, 1833; # *S. juno* (Paykull, 1789); # *S. lustrator* Erichson, 1839; # *S. melanarius* Stephens, 1833; # *S. nigrutilus* Gyllenhal, 1827; # *Tachyporus transversalis* Gravenhorst, 1806; # *Tachyusa coarctata* Erichson, 1837; # *Tetartopeus terminatus* (Gravenhorst, 1802); # *Thinonoma atra* (Gravenhorst, 1806); # *Trimium brevicorne* (Reichenbach, 1816).

#### Order Trichoptera

Family **Psychomyiidae**: *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781)

#### Order Hymenoptera

Family **Tenthredinidae**: *Rhogogaster viridis* (Linnaeus 1758); *Tenthredopsis auriculata* C.G. Thomson 1870

#### Order Diptera

Family **Bibionidae**: *Bibio nigriventris* Haliday, 1833

Family **Ceratopogonidae**: *Culicoides stigma* (Meigen, 1818) [= *Ceratopogon stigma* Meigen, 1818]

Family **Chloropidae**: *Chlorops* sp.

Family **Cylindrotomidae**: *Phalacroceras replicata* (Linnaeus, 1758); *Triogma trisulcata* (Schummel, 1829)

Family **Dryomyzidae**: *Dryope decrepita* (Zetterstedt, 1838) [= *Dryomyza decrepita* Zetterstedt 1838]

Family **Heleomyzidae**: *Suillia* sp.

Family **Limoniidae**: *Antocha vitripennis* (Meigen, 1830); *Dicranomyia* sp.; *Pilaria* sp.

Family **Muscidae**: *Hydrotaea pandellei* Stein, 1899

Family **Pipunculidae**: *Pipunculus* sp.

Family **Scathophagidae**: *Cordilura ciliata* Meigen, 1826; *Norellisoma spinimanum* (Fallén., 1819)

[=*Scathophaga suilla* (Fabricius, 1794)]

Family **Sciomyzidae**: *Limnia paludicola* Elberg, 1965; *Pherbellia austera* (Meigen, 1830); *Trypetoptera punctulata* (Scopoli, 1763)

Family **Sepsidae**: *Sepsis punctum* (Fabricius, 1794)

Family **Stratiomyidae**: *Odontomyia* sp.

Family **Syrphidae**: *Cheilosia pagana* (Meigen, 1822); *Epistrophe nitidicollis* (Meigen, 1822); *Pipizella virens* (Fabricius, 1805); *Syrphus vitripennis* Meigen 1822

Family **Tabanidae**: *Atylotus plebeius* (Fallén, 1817); *A. sublunaticornis* (Zetterstedt, 1842); *Chrysops caecutiens* (Linnaeus, 1758); *Haematopota pluvialis* (Linnaeus, 1758); *Hybomitra arpadi* (Szilády, 1923)

Family **Tachinidae**: *Cylindromyia brassicaria* (Fabricius, 1775)

**Приложение Г. Новые для науки морфотипы золотистых водорослей,  
обнаруженные на бол. Шиченгское (Вологодская область)**

На бол. Шиченгское было обнаружено 50 морфотипов стоматоцист золотистых водорослей. При этом четыре из них, имеющих настоящий комплексный воротничок, представляют собой морфотипы, новые для науки. Они были описаны нами (Kapustin *et al.*, 2016) в соответствии с рекомендациями International Statospore Working Group (ISWG). Ниже мы приводим описания данных новых морфотипов, сопровождающихся иллюстрациями микрофотографий СЭМ согласно работе Капустина Д.А., Филиппова Д.А., Гусева Е.В. (Kapustin *et al.*, 2016) (Рисунок В1, №1–12). Стоматоциста 1 украшена длинными хребтами, а три других морфотипа – шипами. Мы полагаем, что эти стоматоцисты продуцируются acidobionическими и олигопатентичными видами, но биологическая близость их в настоящее время неизвестна.

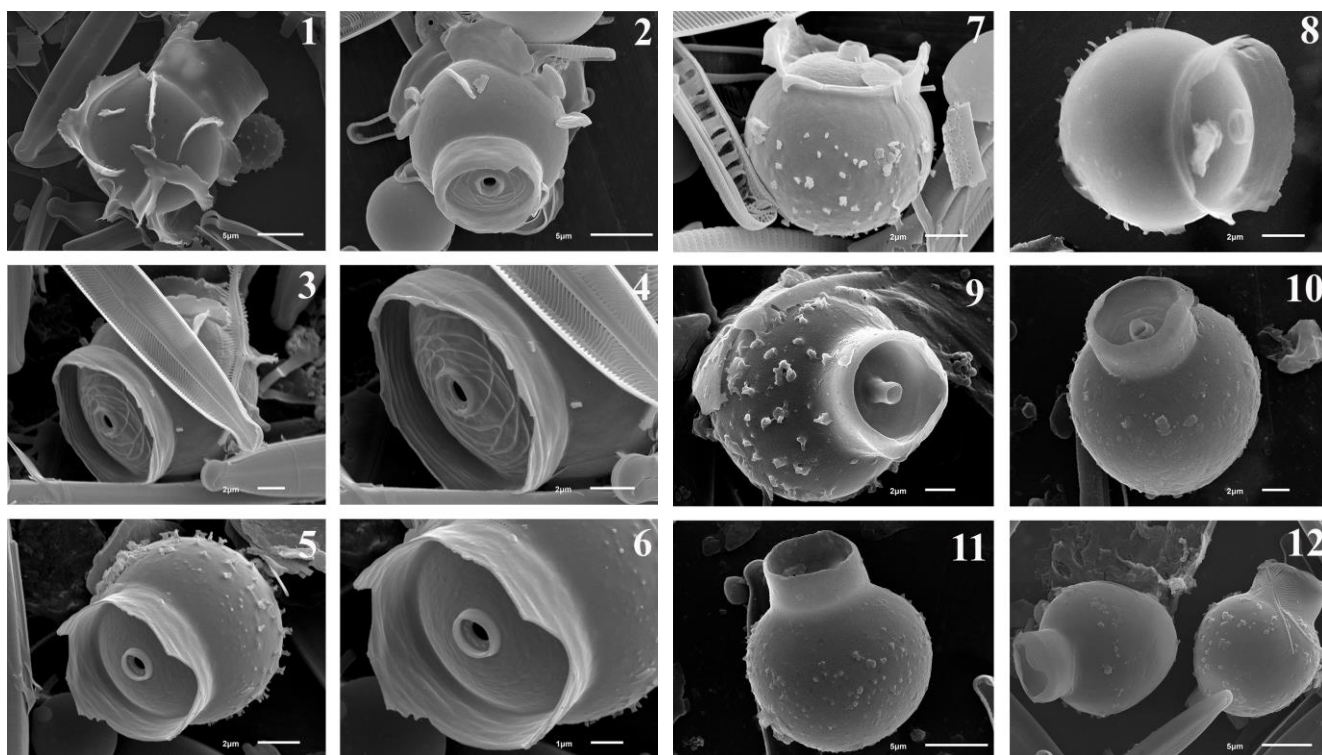


Рисунок Г1. Новые для науки морфотипы стоматоцист (сканирующая электронная микроскопия): стоматоциста 1 (1–4), стоматоциста 2 (5, 6), стоматоциста 3 (7, 8), стоматоциста 4 (9–12) (по: Kapustin *et al.*, 2016)

*Примечание.* Масштабная линейка 2 мкм (№№ 3–10) и 5 мкм (№№ 1, 2, 11, 12) (автор: Д.А. Капустин).

**Stomatocyst 1** D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016 [Стоматоциста 1 D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016] (Рисунок Г1, №1–4).

Описание. Стоматоциста сферическая (диам. 11,6–12,5 мкм); первичный воротничок цилиндрический (диам. 1,87 мкм; выс. 0,48 мкм) окружает правильную пору (диам. 0,6–1 мкм) со вздутым псевдоаннулюсом. Цилиндрический вторичный воротничок (диам. 7,1 мкм; выс. 5,9 мкм) отделён от первичного интераннулюсом, орнаментированным перекрывающимися кольцами. На поверхности цисты имеются длинные ребра, которые у зрелых экземпляров характеризуются бархатными краями.



Местонахождение: Россия, Вологодская область, Шиченгское верховое болото, 27 августа 2012 г.; коллектор Д.А. Филиппов.

Биологическая близость: неизвестно.

Распространение: этот морфотип до сих пор известен только из Шиченгского болота.

Комментарии. Этот морфотип похож на стоматоцисту 91 Pang & Wang (2014: 67) по размеру и внешнему виду, но поры последнего не имеют вздутого псевдоаннулюса, а первичный интераннулюс не имеет орнамента, тогда как он украшен перекрывающимися кольцами в нашей стоматоцисте. Также стоматоциста 91 имеет только 2–4 длинных ребра на поверхности цисты, тогда как стоматоциста 1 украшена как длинными, так и короткими рёбрами и в большем количестве. От стоматоцисты 294 Gilbert et al. (1997: 336) и стоматоцисты 252 Wilkinson & Smol (Wilkinson *et al.*, 1997: 104) стоматоциста 1 отличается по размеру и морфологии воротничков и размером рёбер.

**Stomatocyst 2** D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016 [Стоматоциста 2 D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016] (Рисунок Г1, №5–6).

Описание. Стоматоциста сферическая (диам. 8,6 мкм). Первичный воротничок цилиндрический (диам. 1,4 мкм; выс. 0,38 мкм) окружает правильную пору (0,67 мкм) со вздутым псевдоаннулюсом, состоящим из гранул. Цилиндрический вторичный воротничок (диам. 5,5–7 мкм; выс. 2,14 мкм) отделён от первичного широким интераннулюсом (шир. 2,14 мкм). Поверхность цисты орнаментирована короткими шипиками.

Местонахождение: Россия, Вологодская область, Шиченгское верховое болото, 27 августа 2012 г.; коллектор Д.А. Филиппов.

Биологическая близость: неизвестно.

Распространение: этот морфотип до сих пор известен только из Шиченгского болота.

Комментарии. Наш новый морфотип по размеру и общему виду похож на стоматоцисту 68 Pang & Wang (2014: 43). Однако стоматоциста 2 имеет уникальную структуру аннулюса и более широкий интераннулюс. Кроме того, в стоматоцисте 2,  $\frac{1}{4}$  апикальной поверхности цисты не хватает орнамента, тогда как в стоматоцисте 68 вся поверхность цисты и даже часть вторичного воротничка орнаментированы. Различия между стоматоцистой 2 и стоматоцистой 3 обсуждаются ниже.

**Stomatocyst 3** D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016 [Стоматоциста 3 D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016] (Рисунок Г1, №7–8).

Описание. Стоматоциста сферическая (диам. 8,7 мкм). Первичный воротничок конический (апикальный диам. 1,14 мкм; базальный диам. 1,5 мкм; выс. 0,7 мкм) окружает правильную пору (диам. 0,58 мкм) с плоским аннулюсом. Цилиндрический вторичный воротничок (диам. 6,4 мкм; выс. 2,6 мкм) отделён от первичного широким интераннулюсом (шир. 2,57 мкм). Поверхность цисты орнаментирована короткими уплощёнными шипиками.

Местонахождение: Россия, Вологодская область, Шиченгское верховое болото, 27 августа 2012 г.; коллектор Д.А. Филиппов.

Биологическая близость: неизвестно.

Распространение: этот морфотип до сих пор известен только из Шиченгского болота.

Комментарии. Стоматоциста 3 похожа на стоматоцисту 68 Pang & Wang, от которой она отличается морфологией воротника и формой шипиков. Стоматоциста 2 имеет цилиндрический первичный воротничок вместо конического в стоматоцисте 3. Кроме того, стоматоциста 3 имеет плоский аннулюс и более широкий интераннулюс, нежели в стоматоцисте 2.

**Stomatocyst 4** D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016 [**Стоматоциста 4** D. Kapustin, D.A. Philippov & E.S. Gusev, 2016] (Рисунок Г1, №9–12).

Описание. Стоматоциста обратнойцевидная, реже сферическая или сплюснутая у полюсов (дл. 11,2–13,2 мкм, шир. 12,6–14,6 мкм). Первичный воротничок цилиндрический (диам. 1,47 мкм; выс. 1,68 мкм). Морфология поры неизвестна. Цилиндрический вторичный воротничок (диам. 5,1–8 мкм; выс. 3,1–4,8 мкм) отделён от первичного плоским интераннулюсом. Поверхность цисты орнаментирована бородавкам или шипиками у более зрелых экземпляров.

Местонахождение: Россия, Вологодская область, Шиченгское верховое болото, 27 августа 2012 г.; коллектор Д.А. Филиппов.

Биологическая близость: неизвестно.

Распространение: этот морфотип до сих пор известен только из Шиченгского болота.

Комментарии. Этот морфотип похож на стоматоцисту 204 Duff & Smol (1994: 362), но последняя в большей степени сферическая, тогда как стоматоциста 4 в основном обратнойцевидная; первичный воротничок стоматоцисты 204 шире и ниже; орнамент стоматоцисты 4 состоит из раздвоенных шипов, тогда как стоматоциста 204 гладкая или украшена бородавками. Стоматоциста 4 отличается от стоматоцист 21 Cabała (2005: 134), 22 Cabała (2005: 135), 24 Cabała (2005: 137), 25 Cabała (2005: 138) и 26 Cabała (2005: 138) на основе форма цисты, размеров и морфологии воротничка.



Вид	Статус			ООПТ	Типы объектов											W	
	A	B	C		Б1	Б2	Б3	Б4	Б5	Б6	Б7	Б8	Б9	Б10	Б11		
<i>Botrychium virginianum</i>	2	VU	II	Ф,Р,М	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2
<i>Juniperus communis</i> var. <i>arborescens</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4
<i>Oenanthe aquatica</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Convallaria majalis</i>	HM	NE	III	Ф,Р,М	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Lactuca sibirica</i>	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2
<i>Ligularia sibirica</i>	3	LC	III	Ф,Р	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	3
<i>Petasites frigidus</i>	3	LC	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3
<i>Saussurea alpina</i>	2	EN	I	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5
<i>Betula humilis</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	5
<i>Betula</i> × <i>intermedia</i>	HM	NE	III	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	5
<i>Betula</i> × <i>vologdensis</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5
<i>Baeothryon alpinum</i> (= <i>Trichophorum alpinum</i> )	3	NT	III	Ф,Р	1	-	-	-	1	-	1	-	1	1	1	1	5
<i>Baeothryon caespitosum</i> (= <i>Trichophorum caespitosum</i> )	1	CR	I	Р	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	5
<i>Blysmus compressus</i>	3	LC	III	Ф,Р,М	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2
<i>Carex atherodes</i>	2	VU	II	Ф,Р	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Carex bergrothii</i>	HM	NE	III	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5
<i>Carex buxbaumii</i>	1	EN	I	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	5
<i>Carex capillaris</i>	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Carex capitata</i>	2	EN	II	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5
<i>Carex heleonastes</i>	2	VU	II	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Carex juncella</i>	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Carex omskiana</i>	2	VU	II	Ф,Р	-	-	1	-	1	-	1	1	-	-	-	-	3
<i>Carex pseudocyperus</i>	3	LC	III	Ф,Р,М	1	-	1	1	-	-	-	1	1	-	1	1	4
<i>Carex riparia</i>	2	VU	II	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Carex serotina</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	4
<i>Carex tenuiflora</i>	1	EN	I	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Carex vulpina</i>	HM	NE	III	Ф,Р,М	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Eleocharis uniglumis</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Rhynchospora alba</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	1	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-	5
<i>Schoenus ferrugineus</i>	1	CR	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5
<i>Drosera anglica</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	1	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-	5
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	HM	NE	III	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	4	DD	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	HM	NE	III	Ф,Р,М	1	-	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	4
<i>Stratiotes aloides</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Iris pseudacorus</i>	HM	NE	III	Ф,Р,М	1	-	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1
<i>Juncus stygius</i>	1	CR	I	Р	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	5
<i>Utricularia intermedia</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	1	-	1	-	1	1	1	-	-	-	5



Вид	Статус			ООПТ	Типы объектов											W	
	A	B	C		Б1	Б2	Б3	Б4	Б5	Б6	Б7	Б8	Б9	Б10	Б11		
<i>Salix lapponum</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	4
<i>Salix myrsinites</i>	4	DD	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5
<i>Salix myrtilloides</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	4
<i>Saxifraga hirculus</i>	1	CR	I	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5
<i>Sparganium natans</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	3
<i>Daphne mezereum</i>	HM	NE	III	Ф,Р,М	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Typha angustifolia</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	3

## МОХООБРАЗНЫЕ

<i>Riccardia chamedryfolia</i>	3	NT	III	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	5
<i>Cephalozia macounii</i>	2	EN	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4
<i>Cephaloziella elachista</i>	3	NT	II	P	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	5
<i>Cordaea flotoviana</i> (= <i>Moerckia flotoviana</i> )	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	5
<i>Fossombronina foveolata</i>	3	LC	III	P	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Harpanthus flotovianus</i>	HM	NE	III	P	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Crossogyna autumnalis</i>	HM	NE	III	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Kurzia pauciflora</i>	2	EN	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Heterogemma laxa</i>	2	VU	I	P	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	5
<i>Lophozia ascendens</i>	3	NT	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Scapania paludicola</i>	HM	NE	III	P	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	4
<i>Trichocolea tomentella</i>	2	VU	II	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Drepanocladus sendtneri</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	4
<i>Pseudocalliergon lycopodioides</i>	4	DD	II	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	4
<i>Calliergon richardsonii</i>	4	DD	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	4
<i>Warnstorfia procera</i>	HM	NE	III	P	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	5
<i>Warnstorfia tundrae</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	5
<i>Catoscopium nigritum</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Meesia longiseta</i>	HM	NE	III	P	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Meesia uliginosa</i>	HM	NE	III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	5
<i>Callicladium haldanianum</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	2
<i>Hamatocaulis lapponicus</i>	4	DD	II	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Sphagnum annulatum</i>	2	VU	I	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	5
<i>Sphagnum aongstroemii</i>	2	EN	I	P	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	5
<i>Sphagnum compactum</i>	HM	NE	III	Ф	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	5



Вид	Статус			ООПТ	Типы объектов											W
	A	B	C		Б1	Б2	Б3	Б4	Б5	Б6	Б7	Б8	Б9	Б10	Б11	
<i>Papilio machaon</i>	HM	NE	III	Ф,Р	1	-	1	-	-	-	-	1	1	-	-	4
<i>Colias palaeno</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4
<i>Apatura ilia</i>	HM	NE	III	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Boloria aquilonaris</i>	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4
<i>Boloria eunomia</i>	3	LC	III	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4

## ПОЗВОНОЧНЫЕ

<i>Rana lessonae</i>	HM	NE	III	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Natrix natrix</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
* <i>Gavia arctica</i>	2	EN	II	Ф,Р	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Podiceps auritus</i>	2	VU	II	Ф	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Podiceps cristatus</i>	HM	NE	III	Ф	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Podiceps grisegena</i>	3	NT	III	Ф	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Ardea cinerea</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
* <i>Anser anser</i>	2	EN	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Cygnus olor</i>	HM	NA	III	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Cygnus cygnus</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
* <i>Pandion haliaetus</i>	2	VU	II	Ф,Р	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
* <i>Aquila chrysaetos</i>	2	EN	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Circus aeruginosus</i>	3	NT	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Circus pygargus</i>	2	VU	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
* <i>Haliaeetus albicila</i>	2	VU	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Milvus migrans</i>	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Pernis apivorus</i>	3	NT	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
* <i>Falco peregrinus</i>	1	EN	I	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
* <i>Lagopus lagopus</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5
<i>Grus grus</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	3
<i>Pluvialis apricaria</i>	2	EN	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5
<i>Limosa limosa</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	4
<i>Numenius arguatus</i>	3	LC	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Numenius phaeopus</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	3
<i>Glaucidium passerinum</i>	3	NT	III	Ф	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Strix nebulosa</i>	3	NT	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Lanius excubitor</i>	3	NT	II	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
* <i>Parus cyanus</i>	2	VU	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Lutra lutra</i>	HM	NE	III	Ф,Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>ИТОГО:</b>	<b>180</b>				<b>38</b>	<b>7</b>	<b>15</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>11</b>	<b>18</b>	<b>19</b>	<b>25</b>	<b>37</b>	<b>109</b>	



**Приложение Е. Карты распространения некоторых охраняемых и редких  
в Вологодской области видов, связанных с болотами  
и элементами их гидрологической сети**

Приведено распространение официально редких (охраняемых и редких) видов на территории Вологодской обл. в рамках сеточного картирования Atlas Florae Europaea (AFE) для некоторых видов, обитающих на болотах и ВОБ. Выбор объектов для картирования связан с личными предпочтениями диссертанта, степенью проработанности и изученности отдельных таксонов. Каждому пуансону соответствует отдельный квадрат AFE. Внутри данного квадрата может быть одно или более местонахождений вида. Если вид в квадрате был встречен в разные периоды (до и после 1920-го), то на карте приведены более свежие находки. Расположение карт: Рисунок E001 ... Рисунок E044 – сосудистые растения (сначала – споровые, затем – голосеменные и цветковые); Рисунок E045 ... Рисунок E076 – мохообразные (сначала – печёночники, затем – листостебельные мхи); Рисунок E077 ... Рисунок E079 – водоросли; Рисунок E080 ... Рисунок E084 – грибы (лишайники); Рисунок E085 ... Рисунок E092 – животные (сначала – беспозвоночные, потом – позвоночные). Внутри каждой группы виды приводятся в алфавитном порядке.

Обозначения:

- |   |                    |   |
|---|--------------------|---|
| + | («крестик»)        | – находки до 1920 г.  |
| ● | («чёрный пуансон») | – находки с 1921 г. по настоящее время.   |
| ○ | («серый пуансон»)  | – находки в сопредельных регионах, но в границах квадрата, который частично расположен и на территории Вологодской обл. |

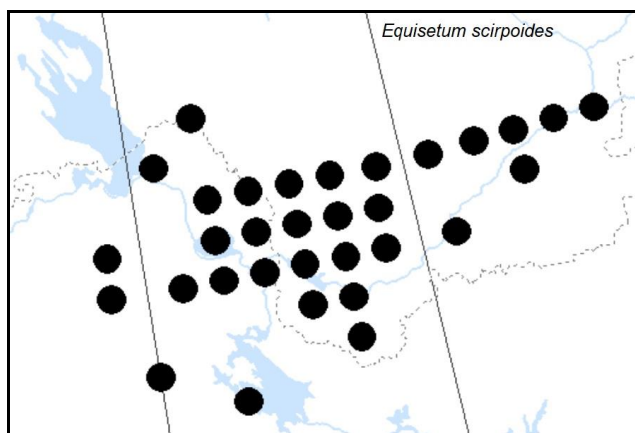


Рисунок E001. *Equisetum scirpoides*

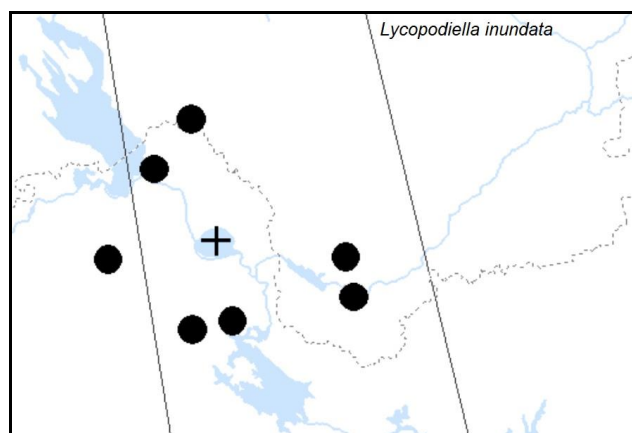


Рисунок E002. *Lycopodiella inundata*

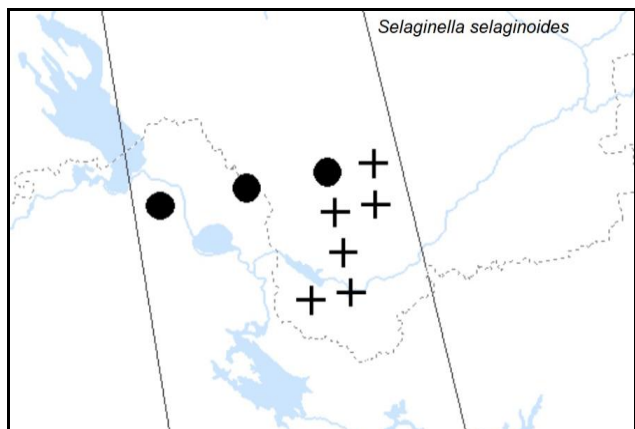


Рисунок E003. *Selaginella selaginoides*

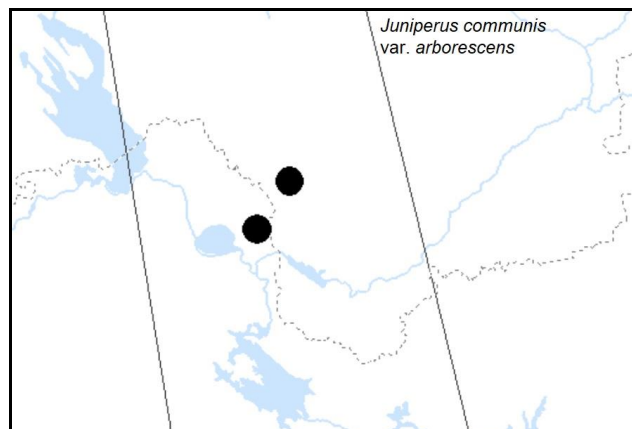
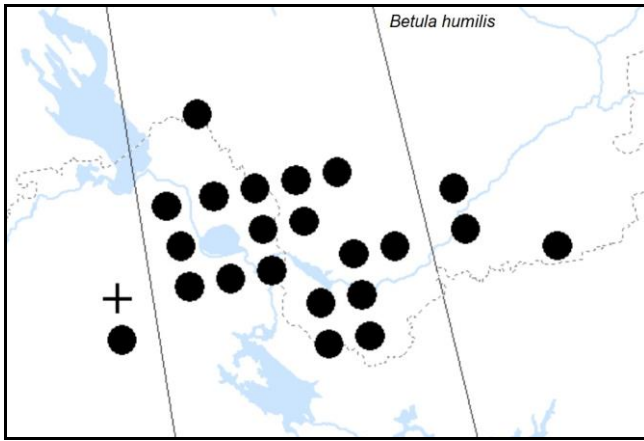
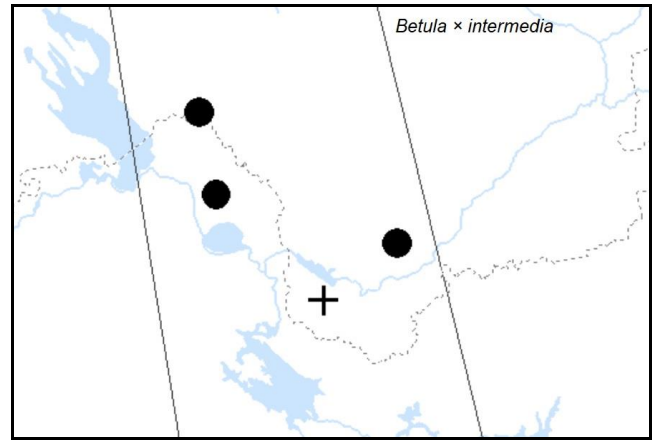
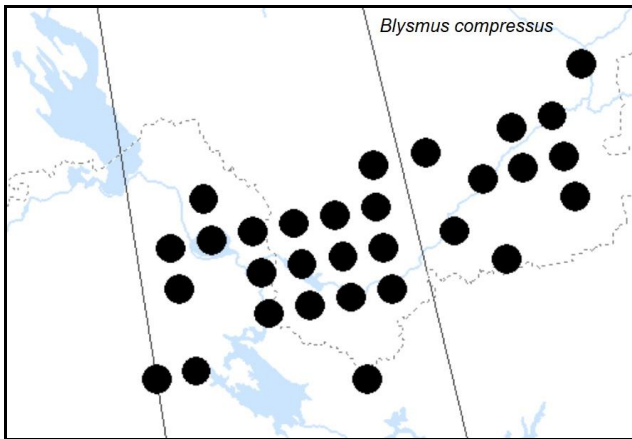
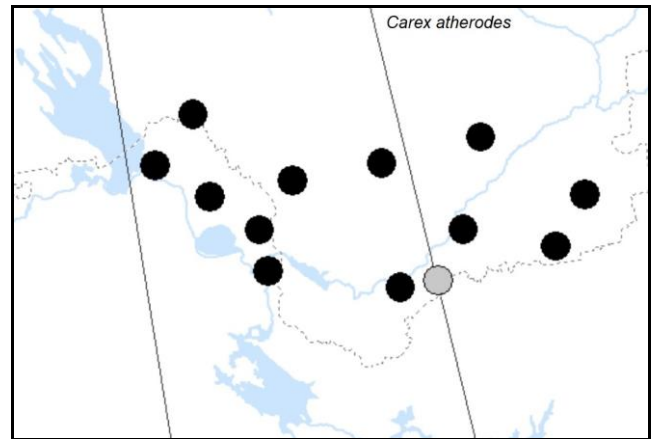
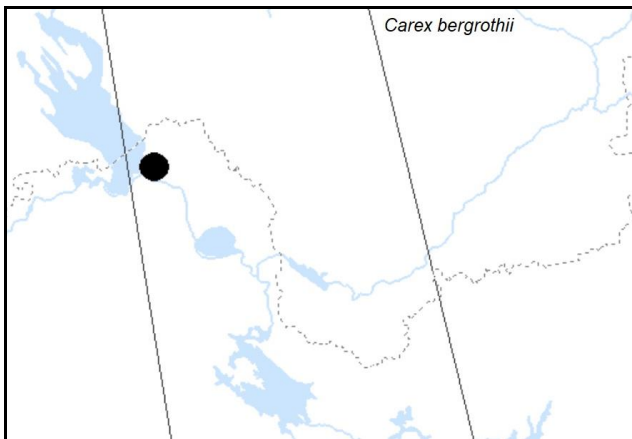
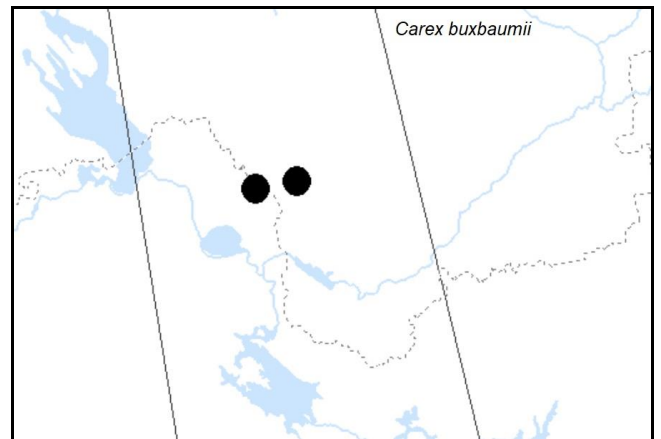
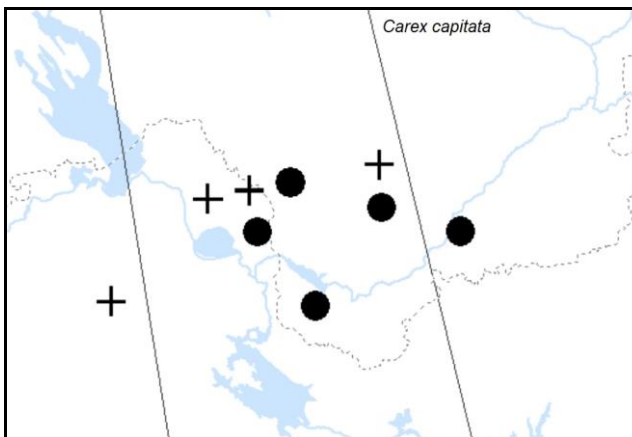
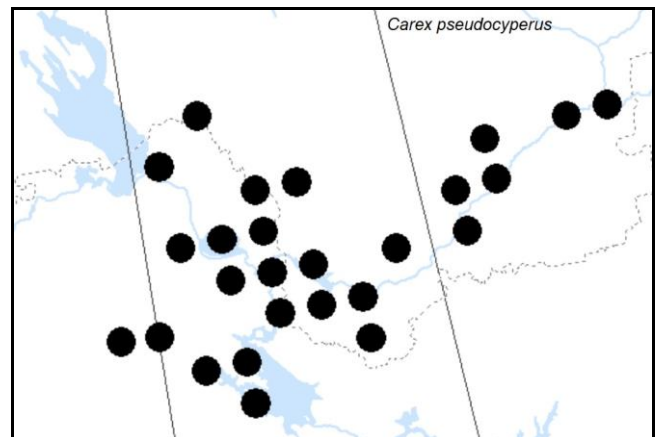
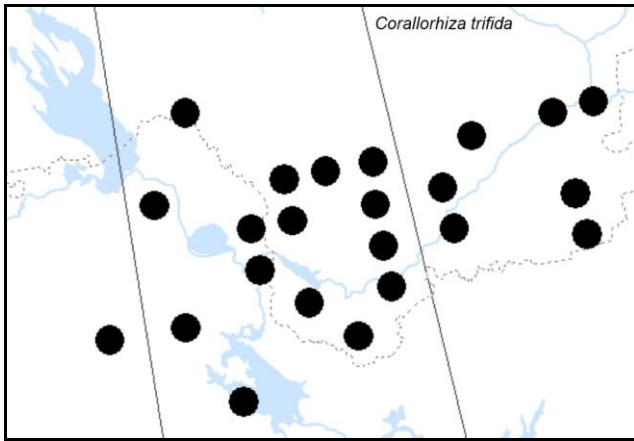
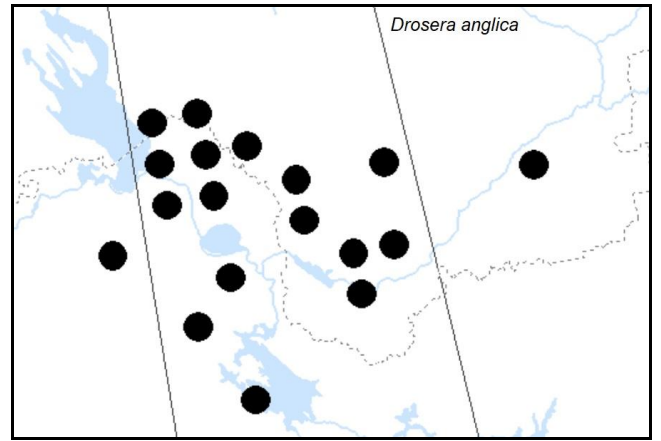
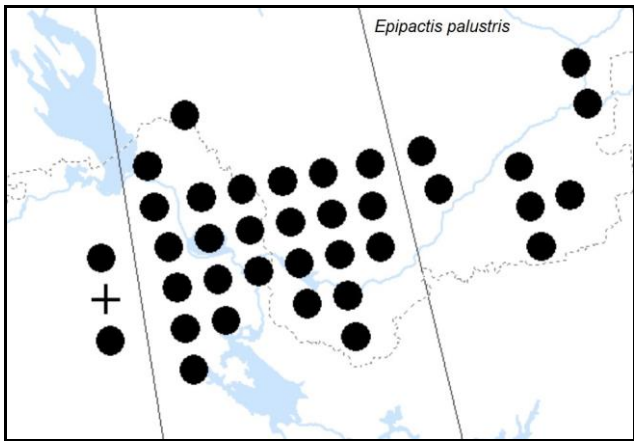
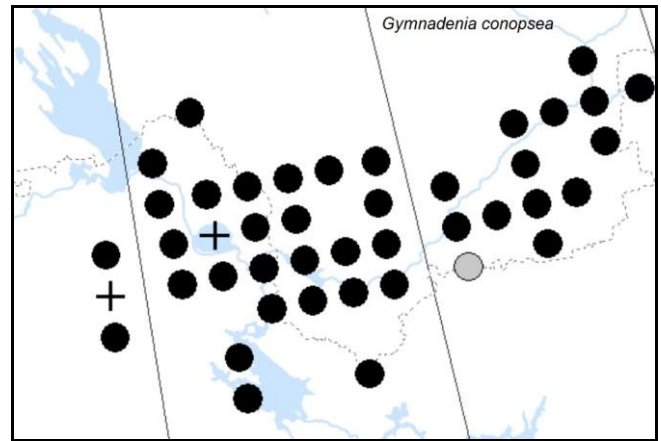
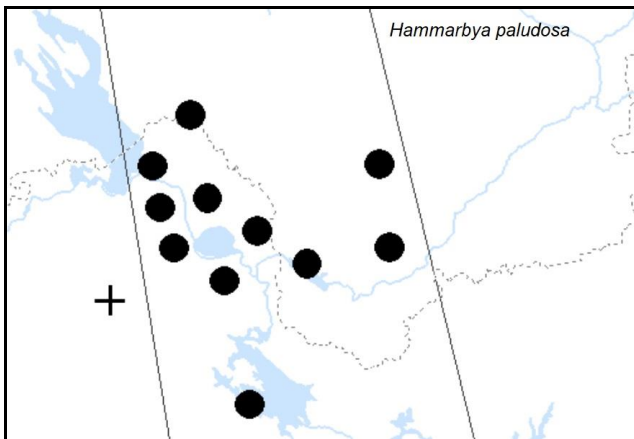
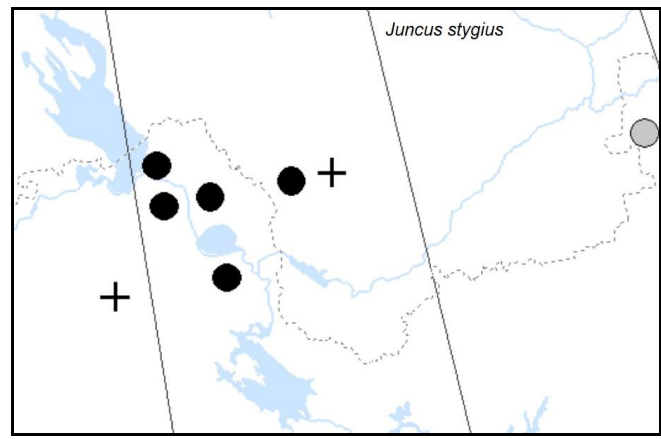
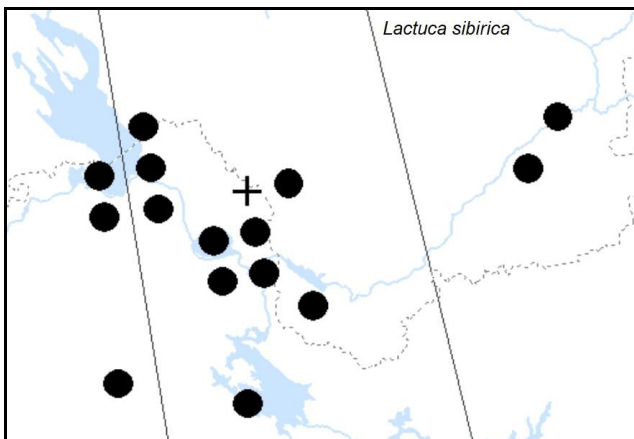
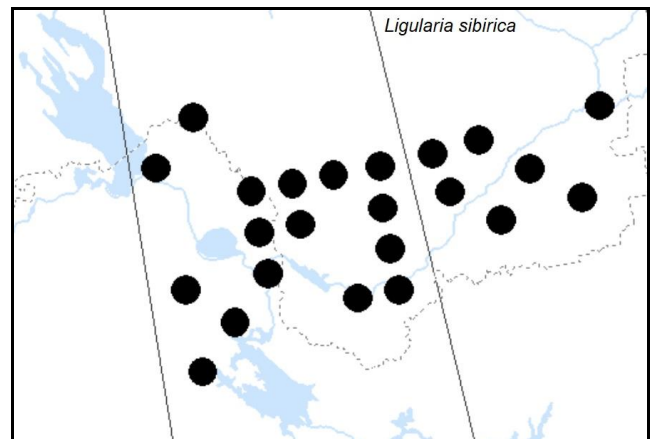


Рисунок E004. *Juniperus communis* var. *arborescens*

Рисунок E005. *Betula humilis*Рисунок E006. *Betula × intermedia*Рисунок E007. *Blysmus compressus*Рисунок E008. *Carex atherodes*Рисунок E009. *Carex bergrothii*Рисунок E010. *Carex buxbaumii*Рисунок E011. *Carex capitata*Рисунок E012. *Carex pseudocyperus*

Рисунок E013. *Corallorhiza trifida*Рисунок E014. *Drosera anglica*Рисунок E015. *Epipactis palustris*Рисунок E016. *Gymnadenia conopsea*Рисунок E017. *Hammarbya paludosa*Рисунок E018. *Juncus stygius*Рисунок E019. *Lactuca sibirica*Рисунок E020. *Ligularia sibirica*

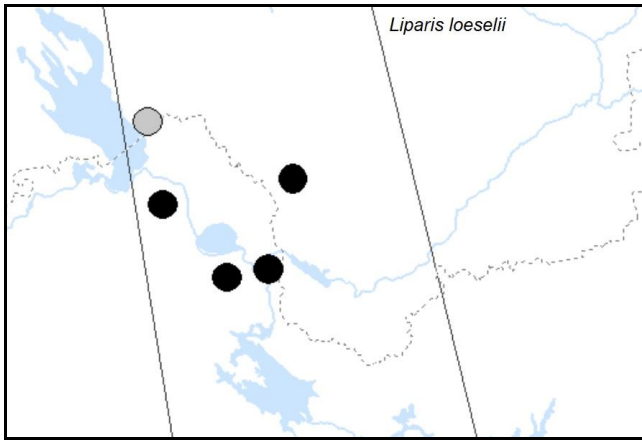


Рисунок E021. *Liparis loeselii*

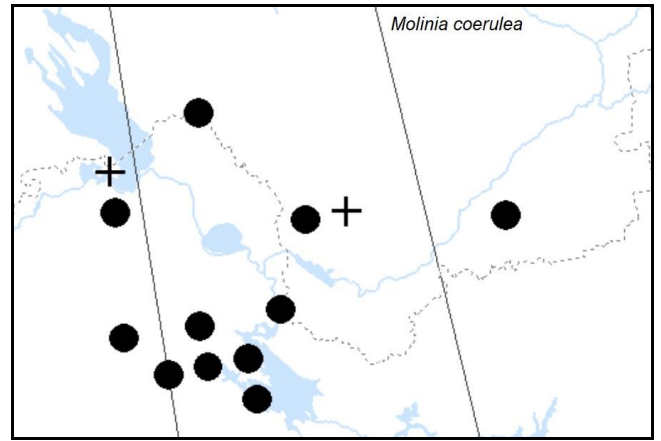


Рисунок E022. *Molinia coerulea*

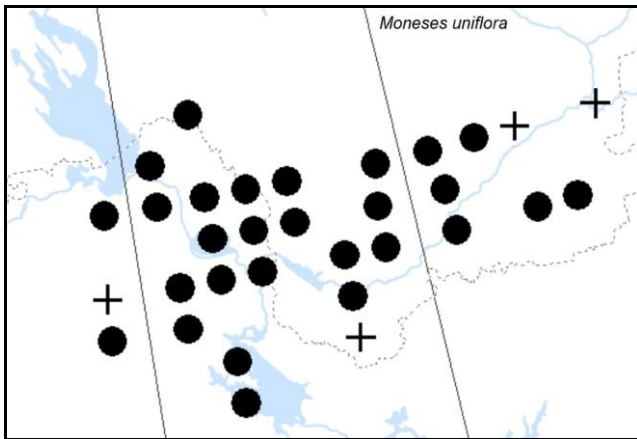


Рисунок E023. *Moneses uniflora*

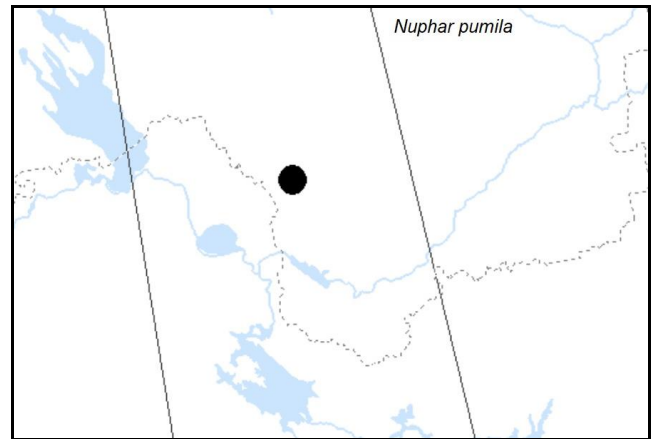


Рисунок E024. *Nuphar pumila*

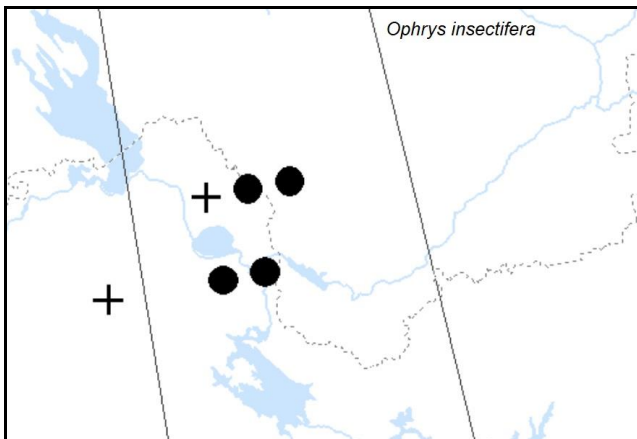


Рисунок E025. *Ophrys insectifera*

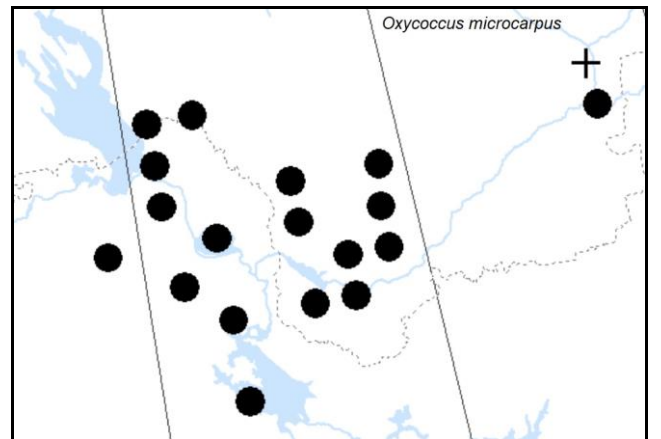


Рисунок E026. *Oxyccoccus microcarpus*

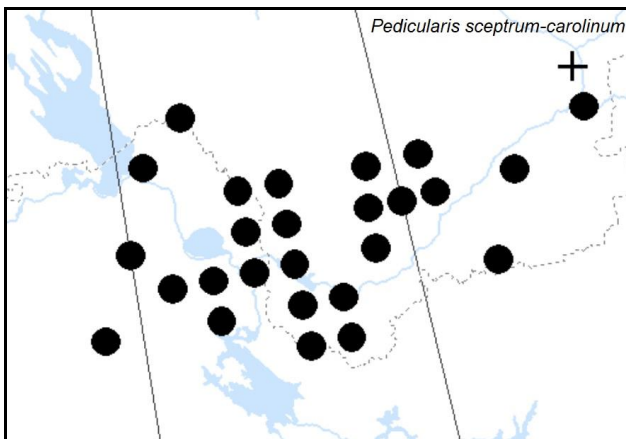


Рисунок E027. *Pedicularis sceptrum-carolinum*

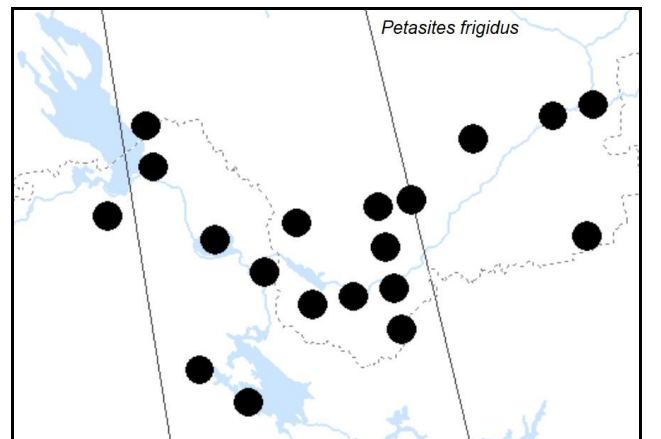


Рисунок E028. *Petasites frigidus*

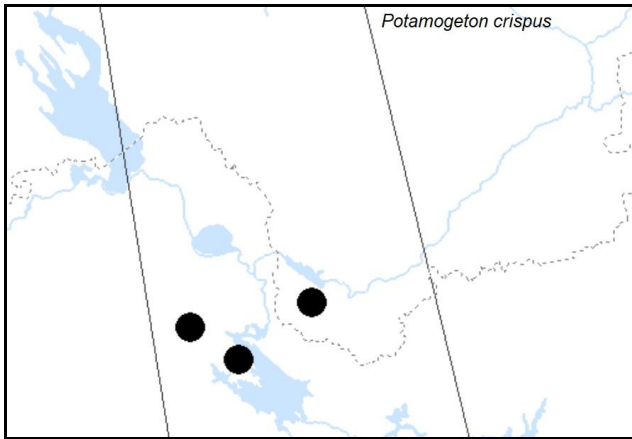


Рисунок E029. *Potamogeton crispus*

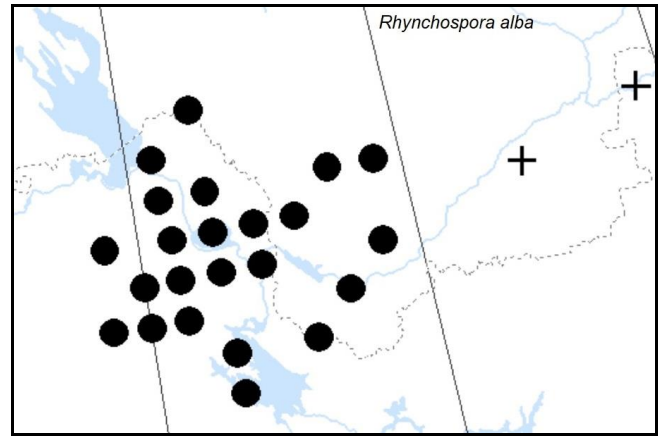


Рисунок E030. *Rhynchospora alba*

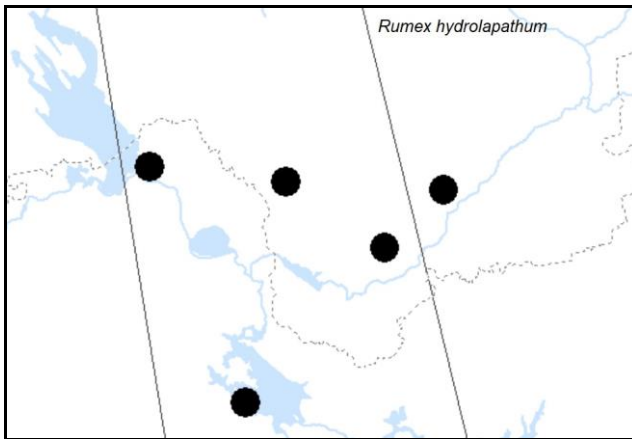


Рисунок E031. *Rumex hydrolapathum*

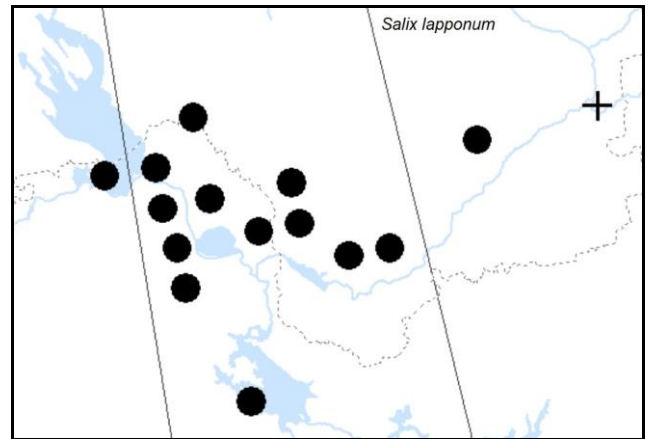


Рисунок E032. *Salix lapponum*

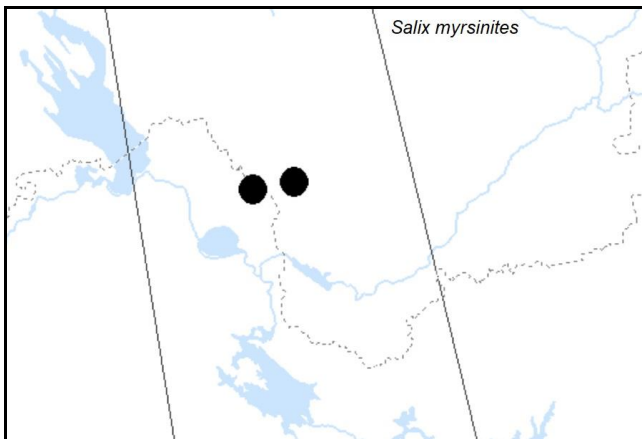


Рисунок E033. *Salix myrsinities*

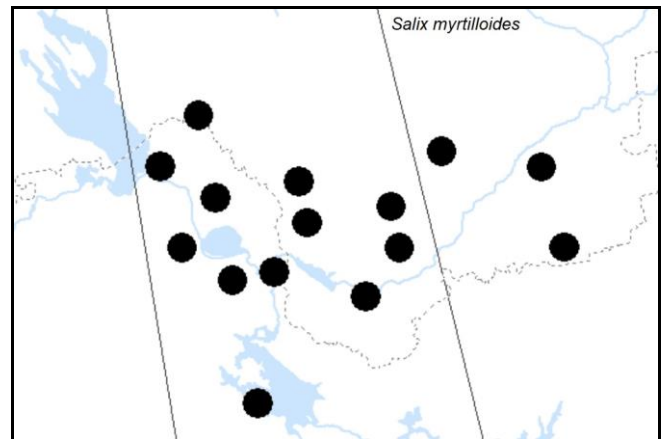


Рисунок E034. *Salix myrtilloides*

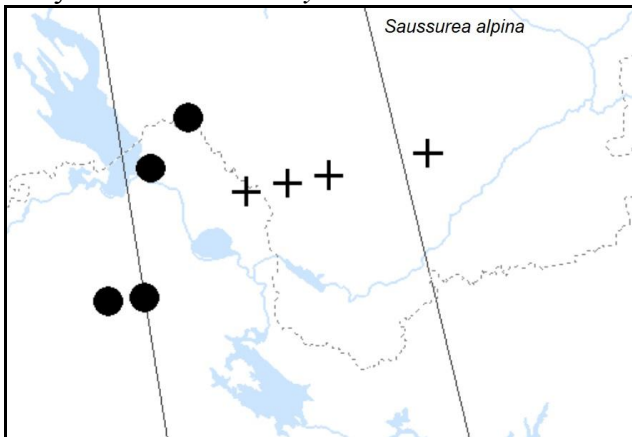


Рисунок E035. *Saussurea alpina*

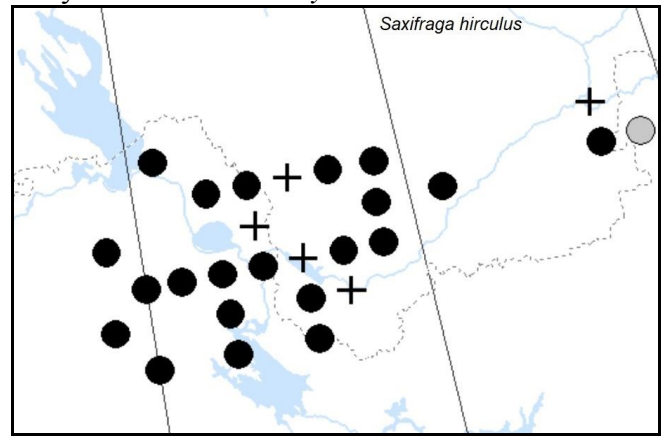
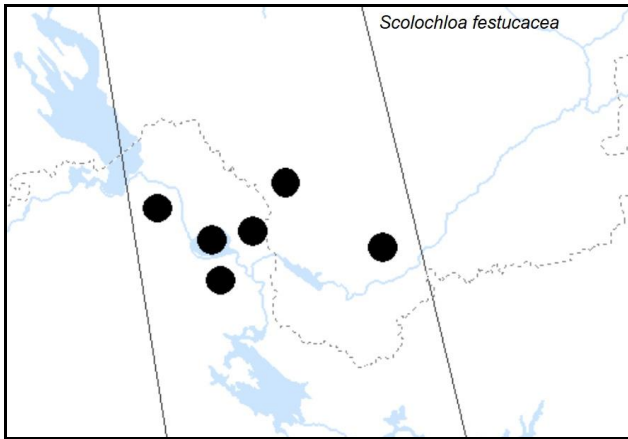
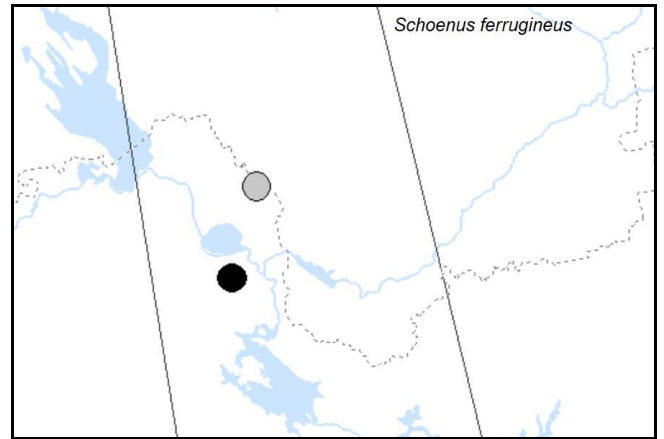
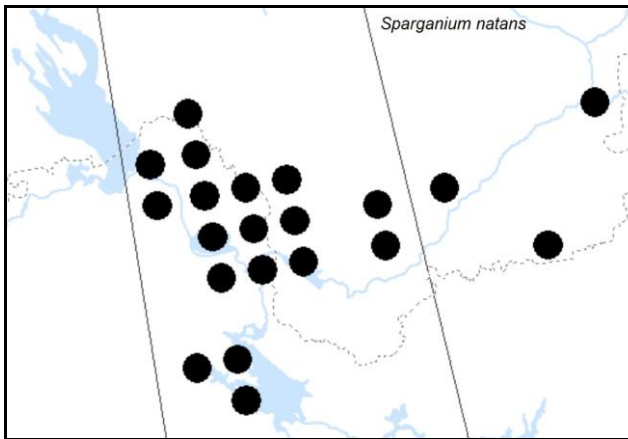
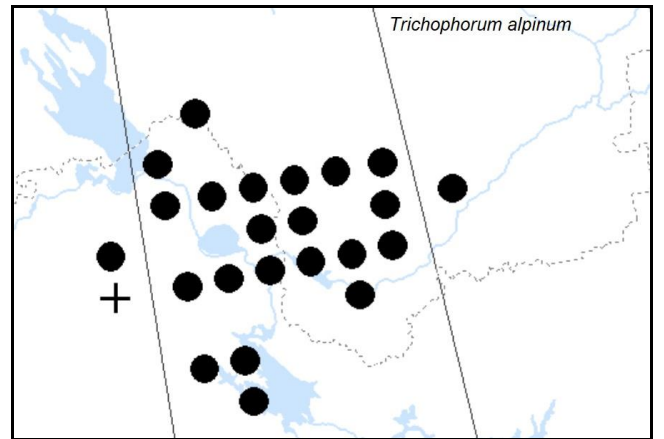
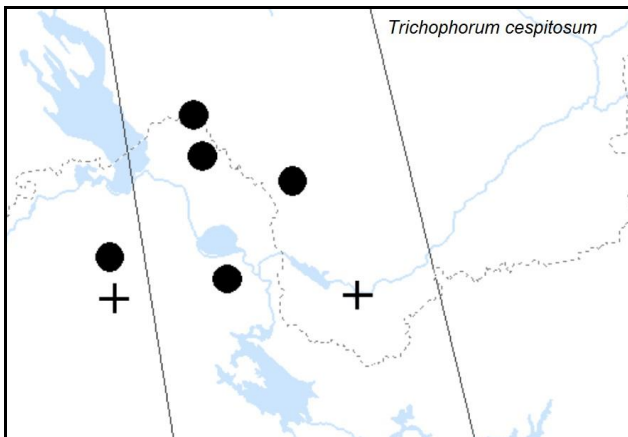
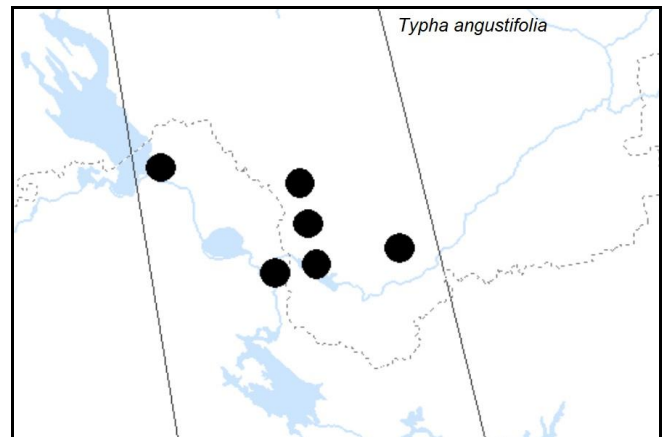
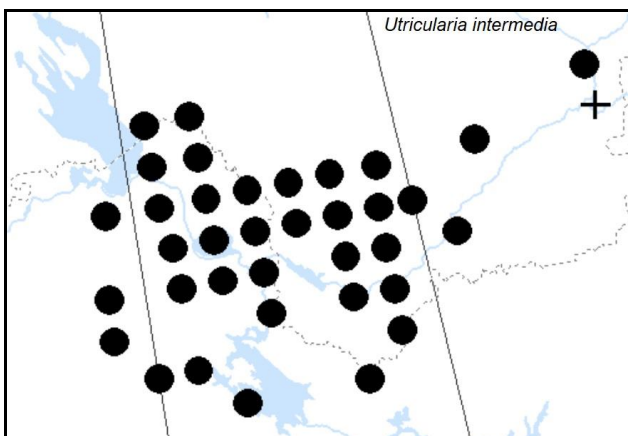
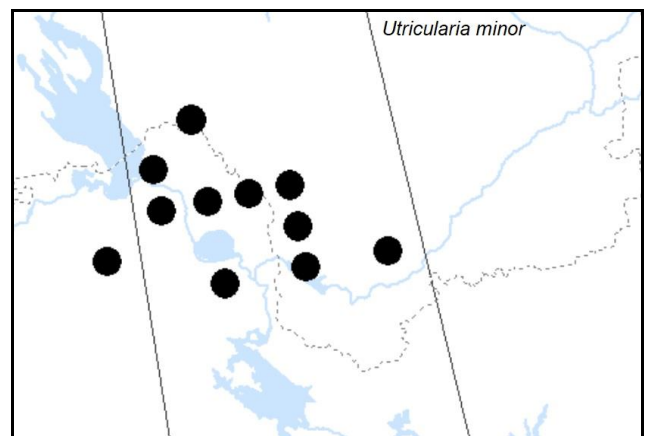
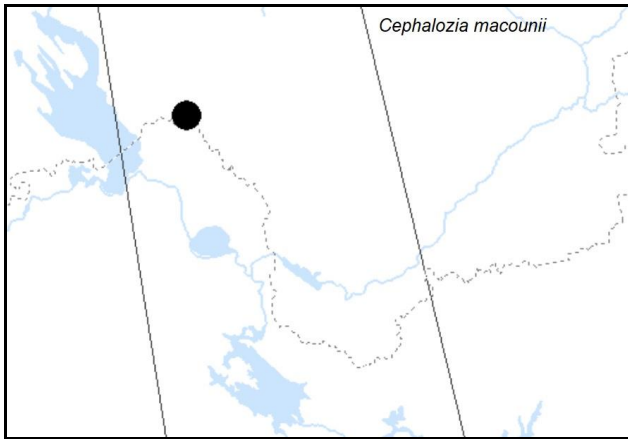
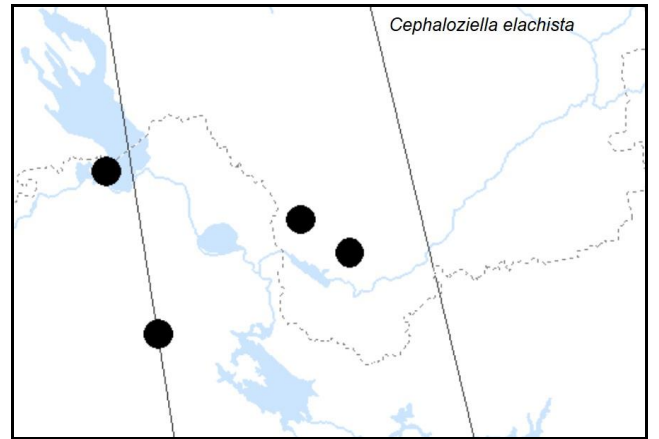
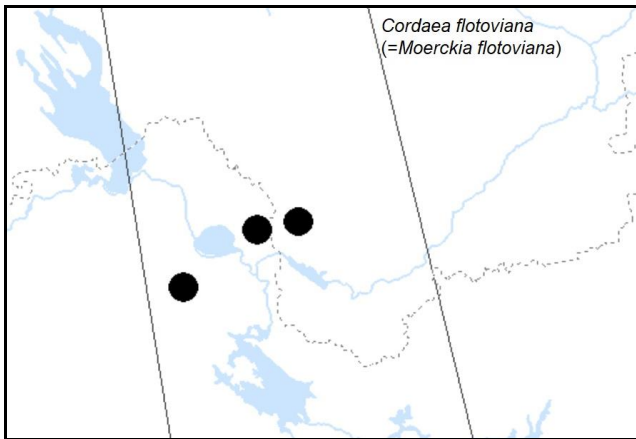
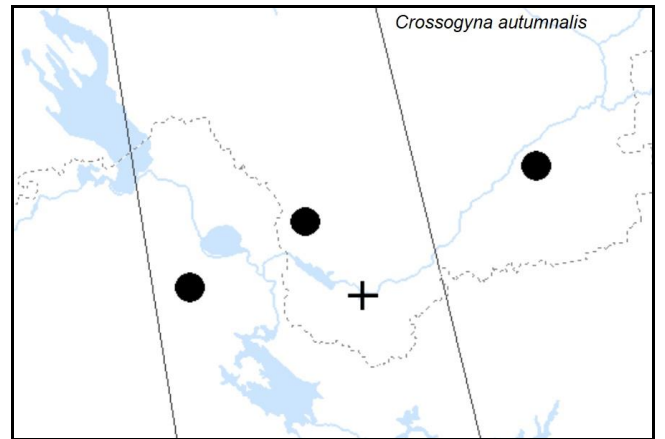
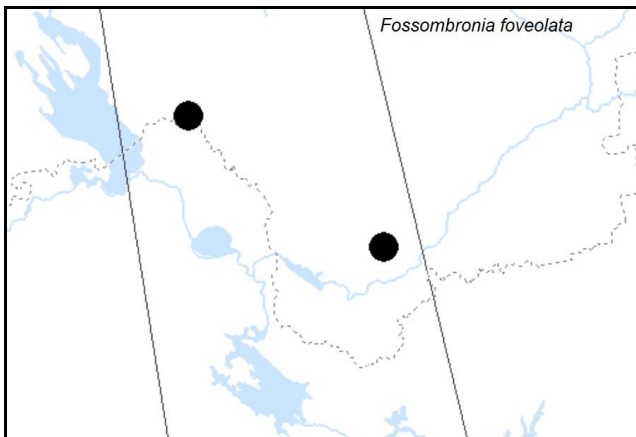
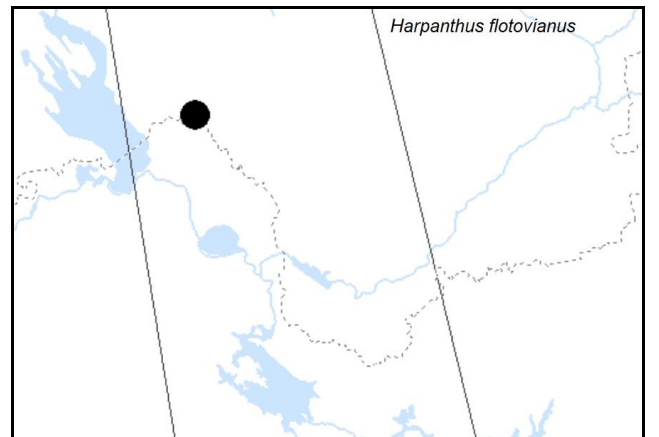
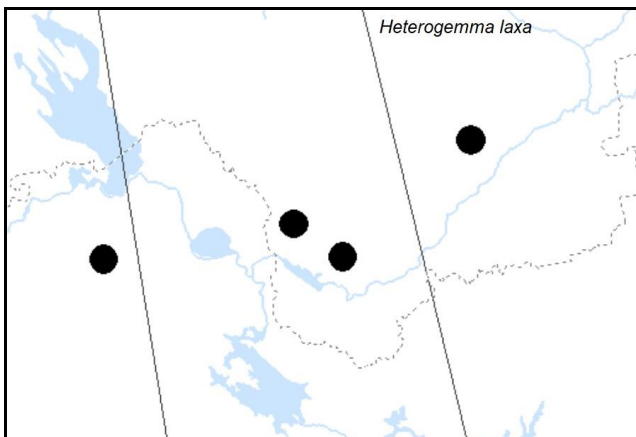
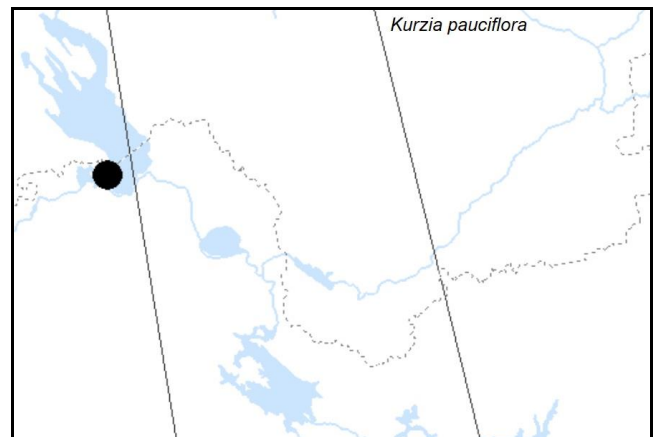
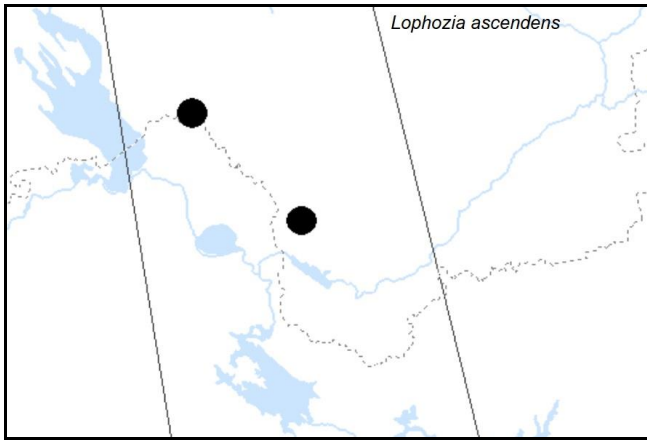
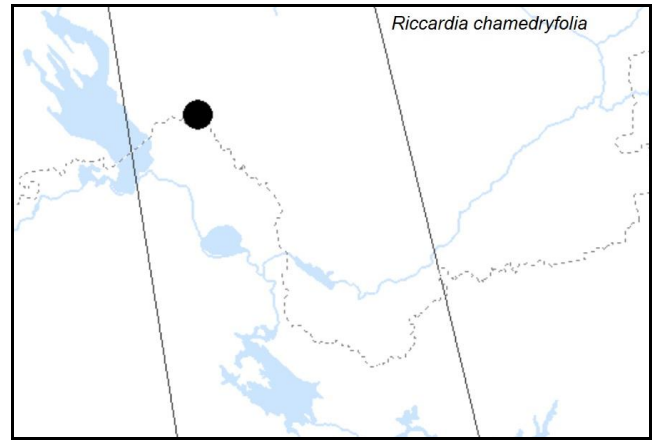
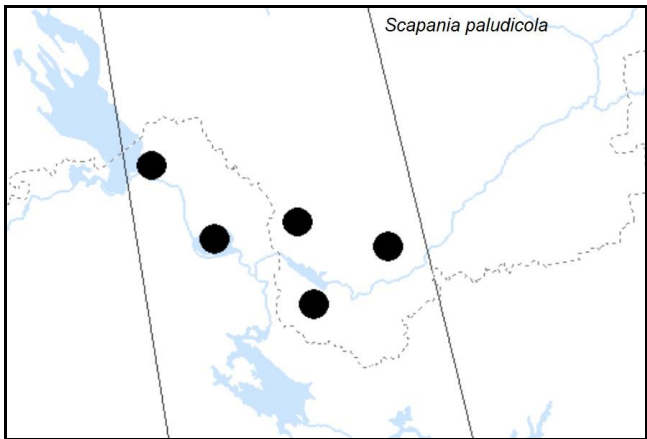
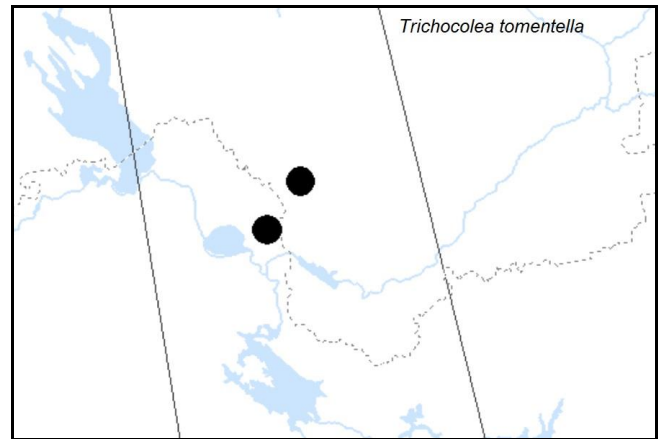
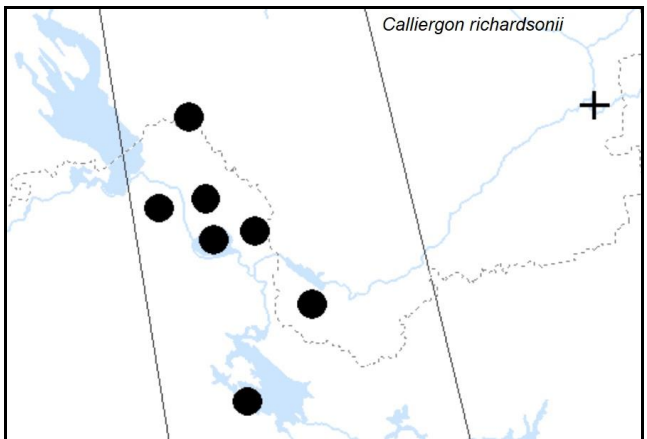
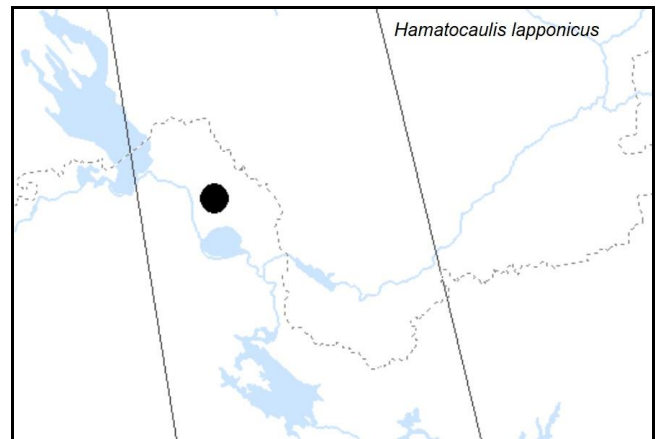
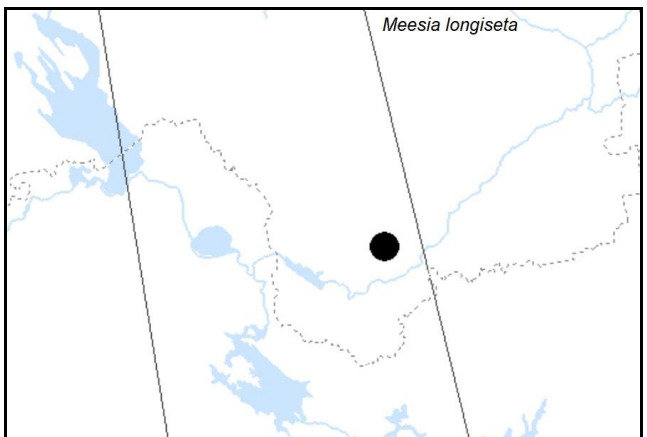
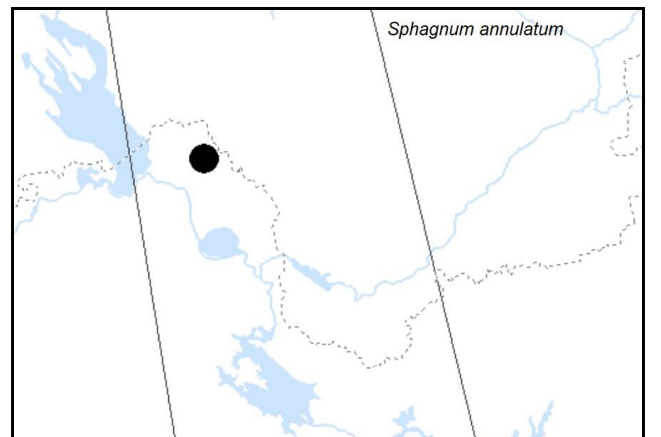


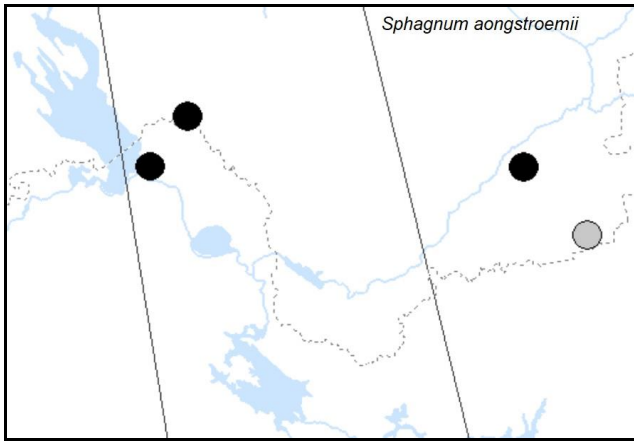
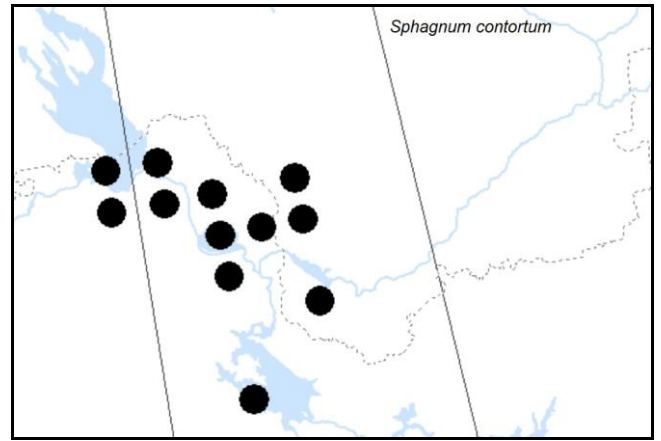
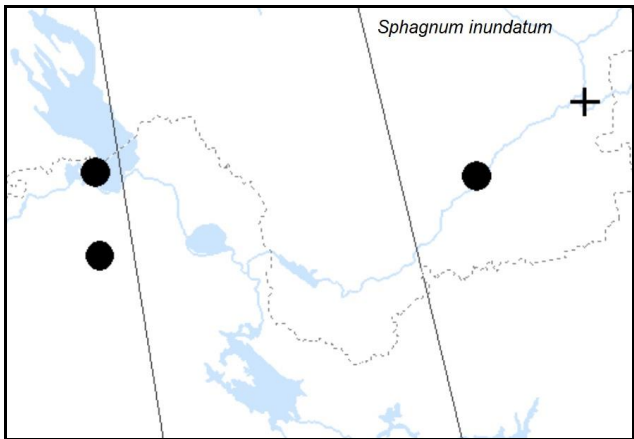
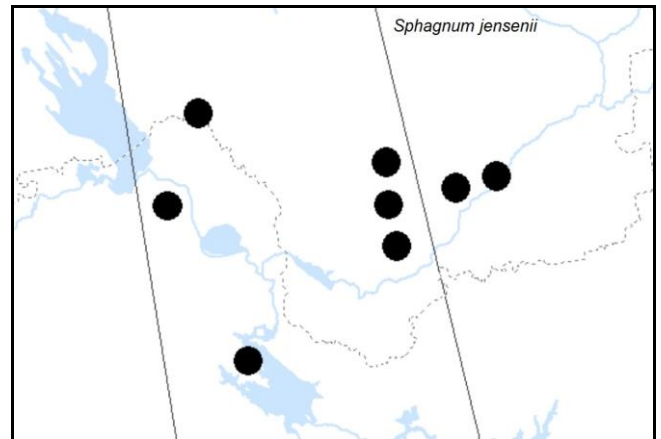
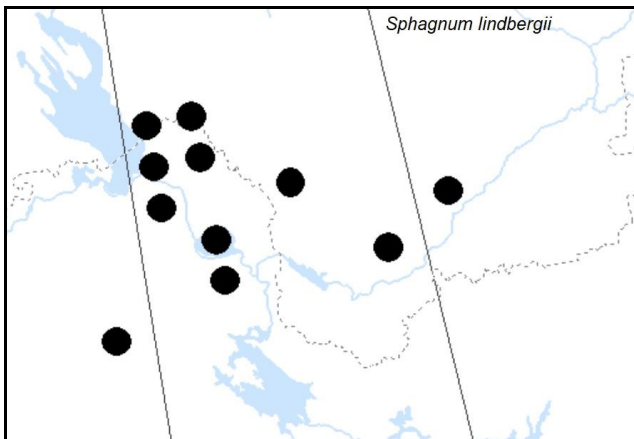
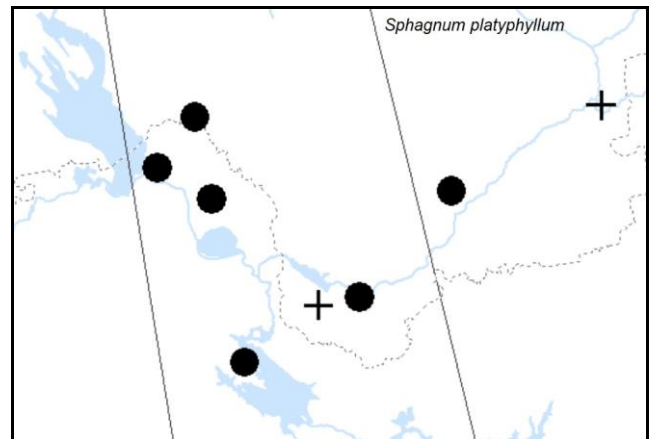
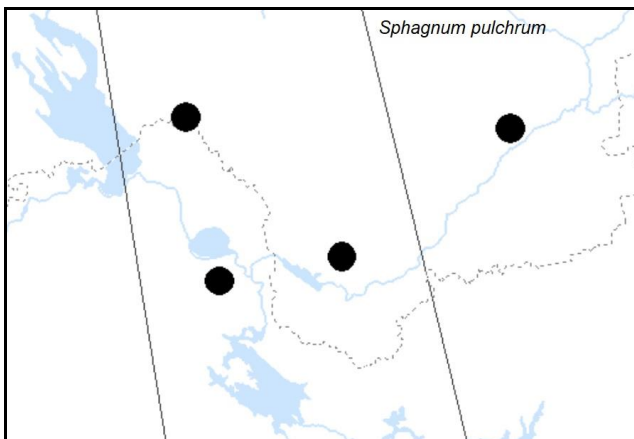
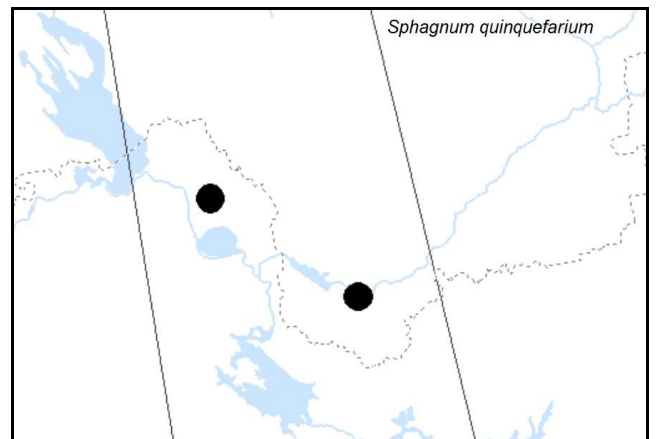
Рисунок E036. *Saxifraga hirculus*

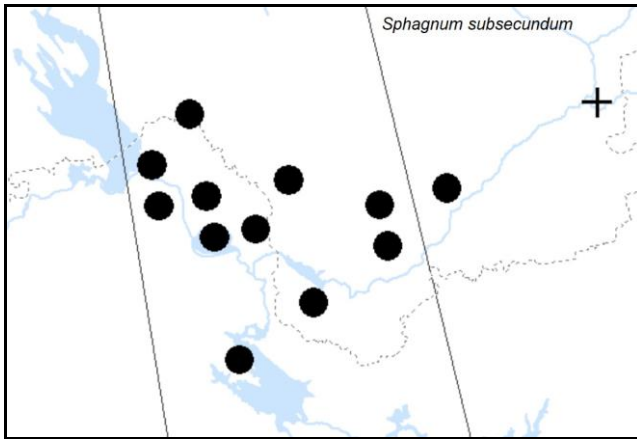
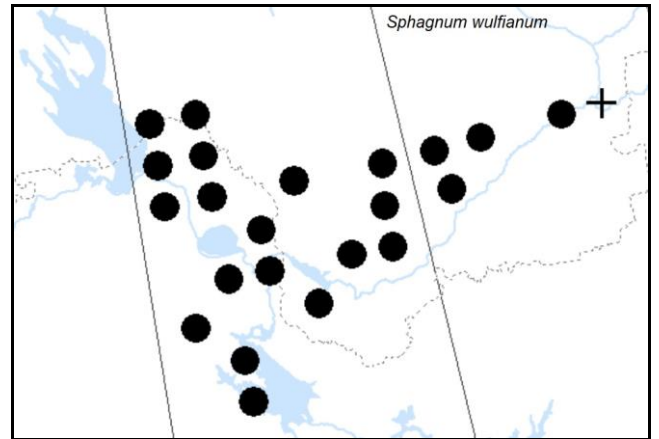
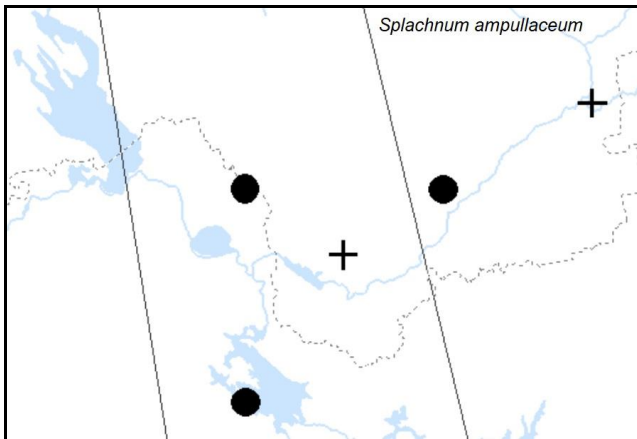
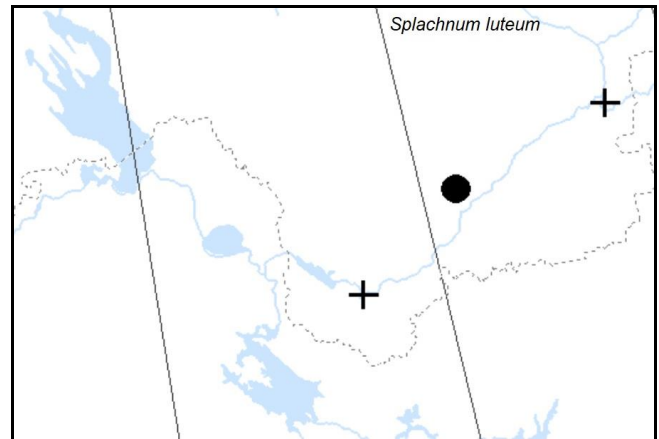
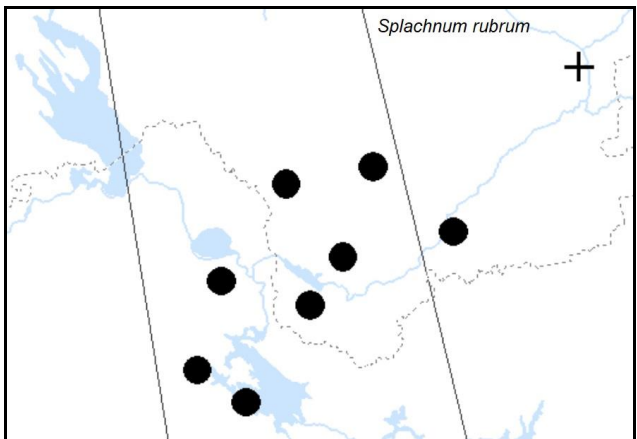
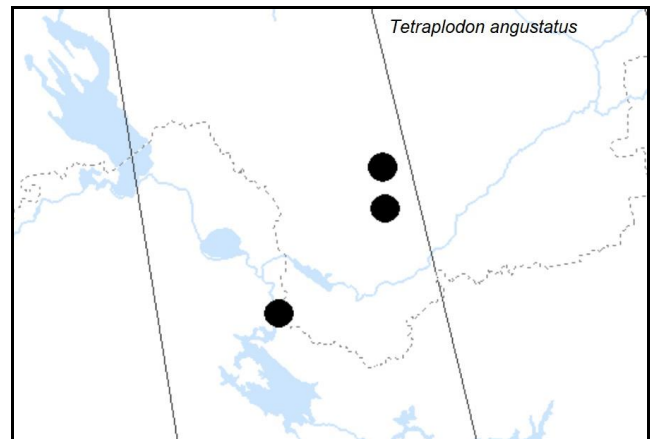
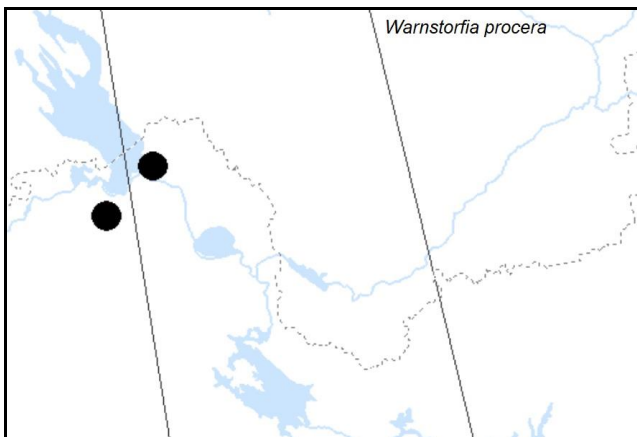
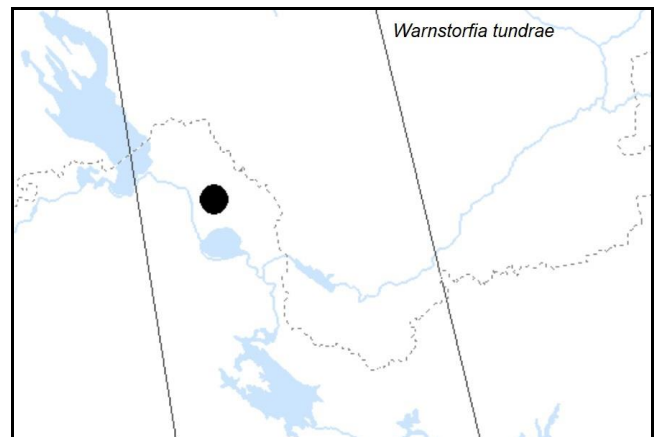
Рисунок E037. *Scolochloa festucacea*Рисунок E038. *Schoenus ferrugineus*Рисунок E039. *Sparganium natans*Рисунок E040. *Trichophorum alpinum*Рисунок E041. *Trichophorum cespitosum*Рисунок E042. *Typha angustifolia*Рисунок E043. *Utricularia intermedia*Рисунок E044. *Utricularia minor*

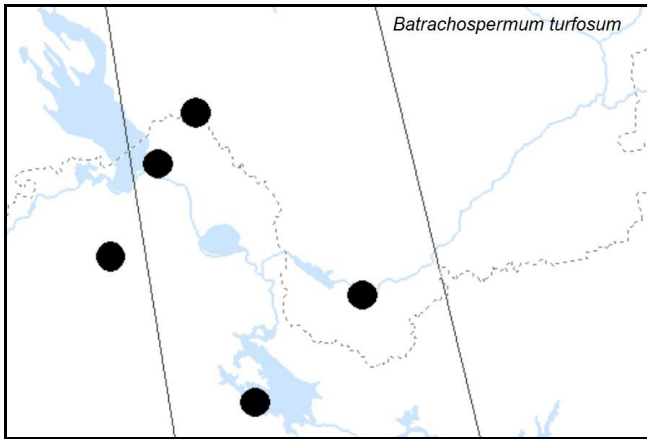
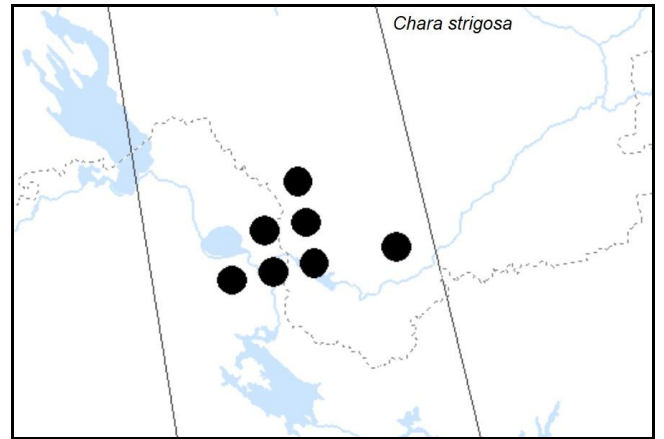
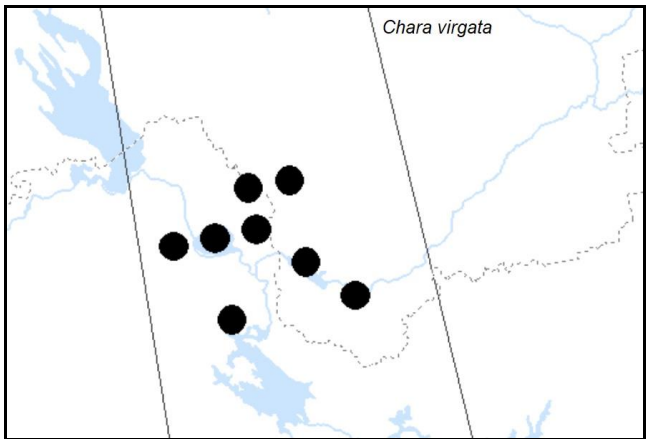
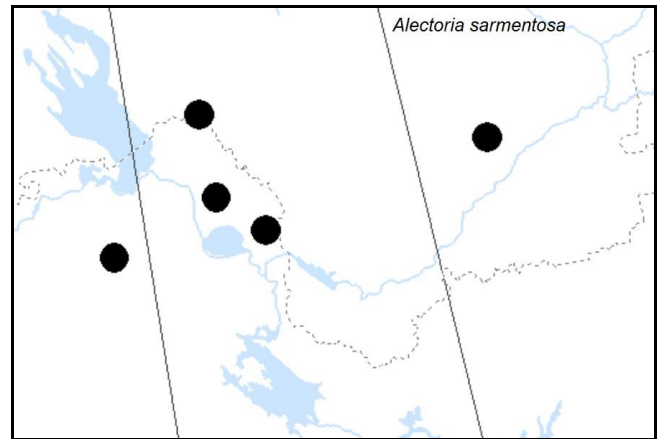
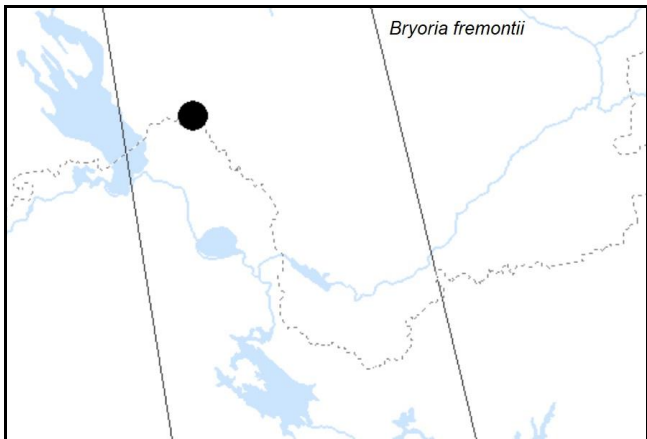
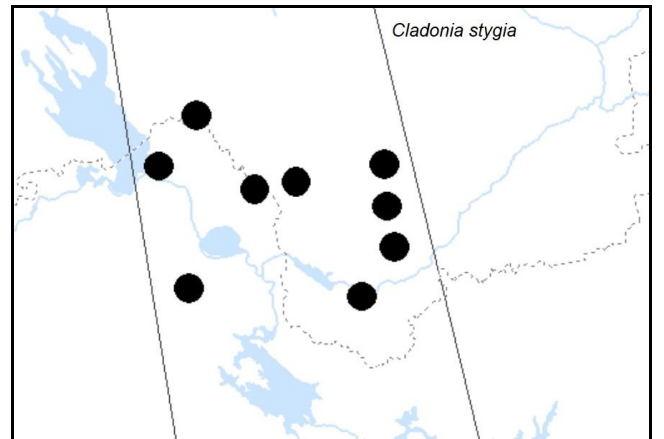
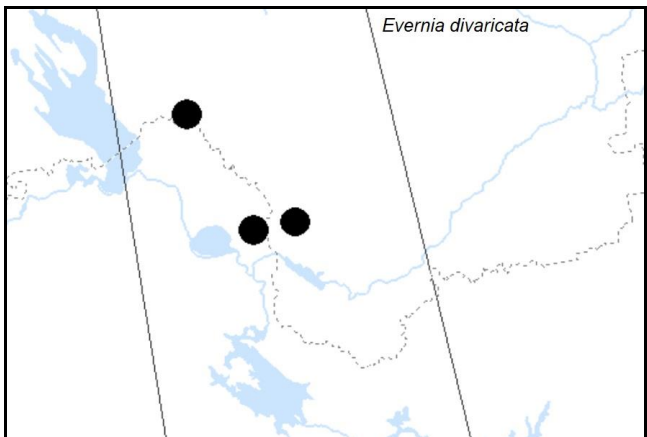
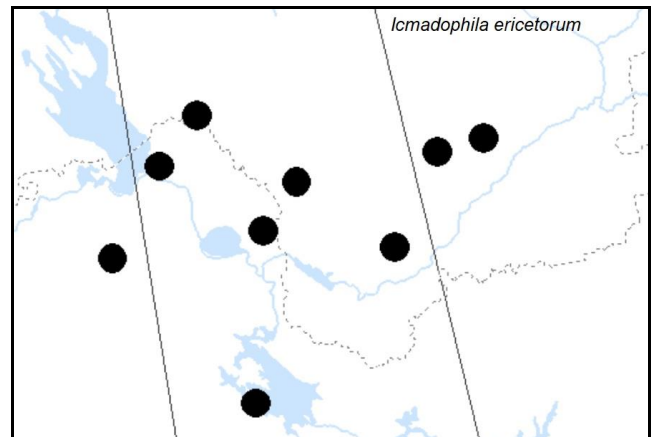
Рисунок E045. *Cephalozia macounii*Рисунок E046. *Cephaloziella elachista*Рисунок E047. *Cordaea flotoviana*Рисунок E048. *Crossogyna autumnalis*Рисунок E049. *Fossombronia foveolata*Рисунок E050. *Harpanthus flotovianus*Рисунок E051. *Heterogemma laxa*Рисунок E052. *Kurzia pauciflora*

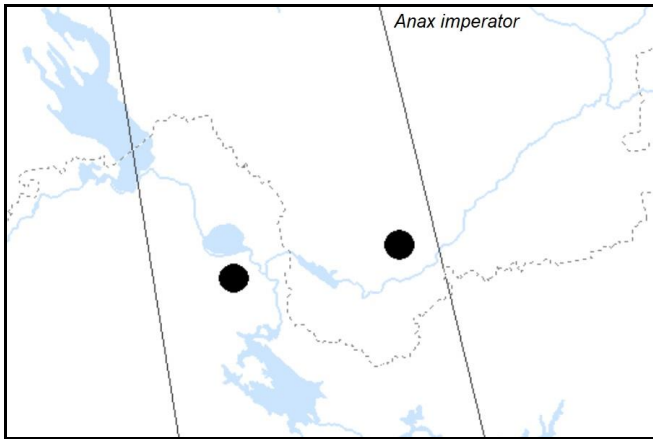
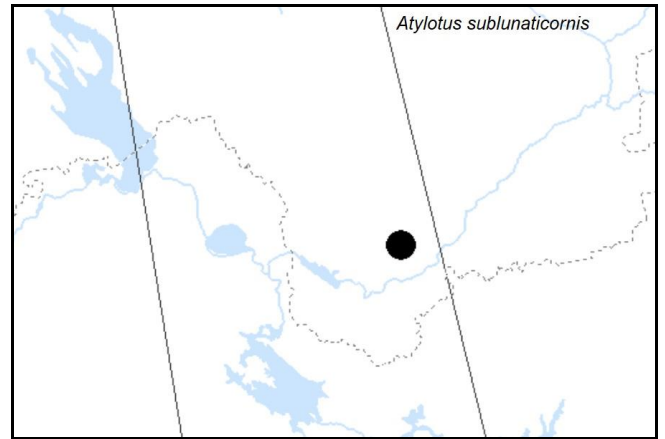
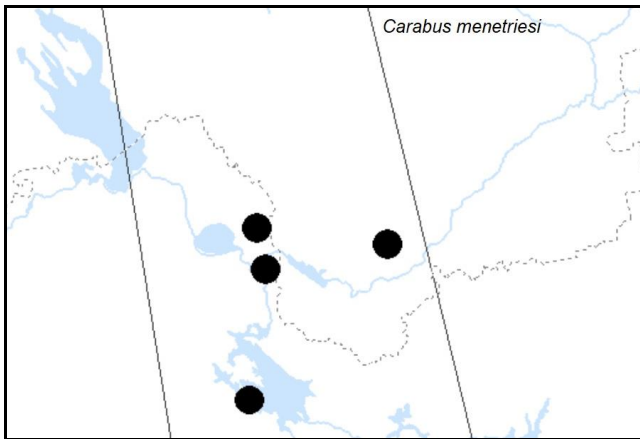
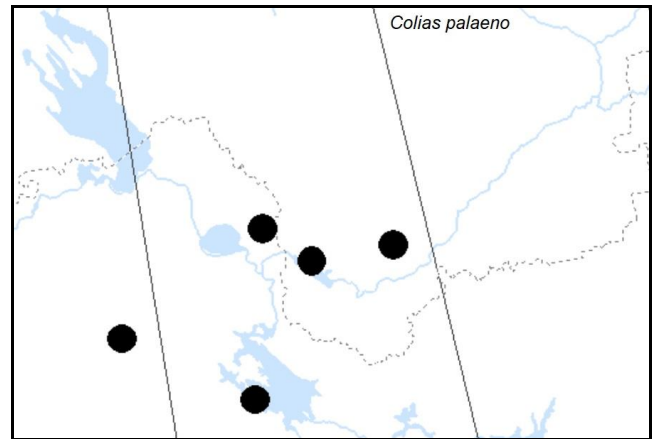
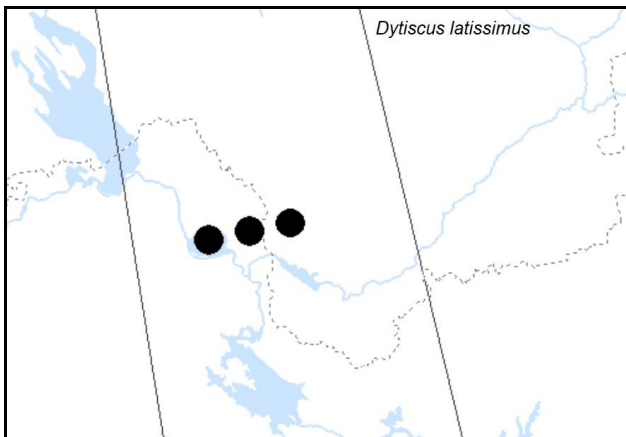
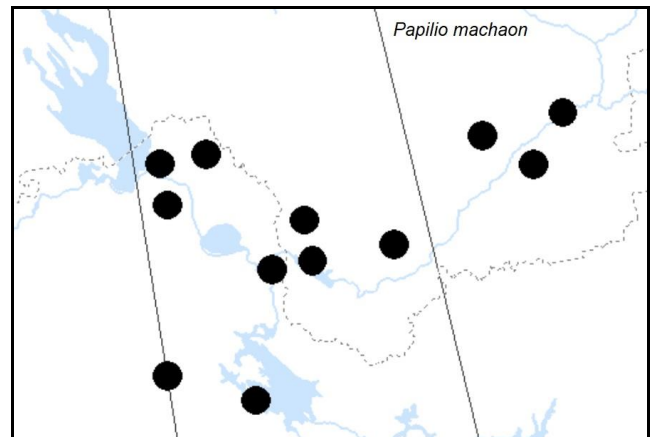
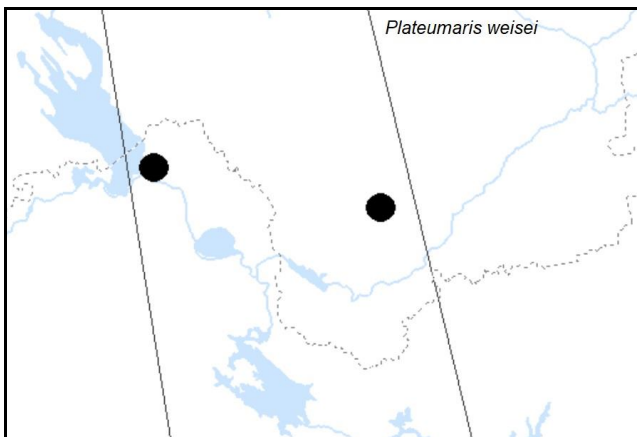
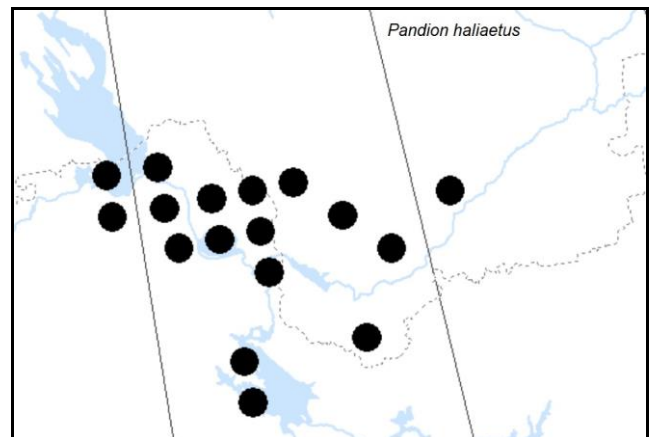
Рисунок E053. *Lophozia ascendens*Рисунок E054. *Riccardia chamedryfolia*Рисунок E055. *Scapania paludicola*Рисунок E056. *Trichocolea tomentella*Рисунок E057. *Calliergon richardsonii*Рисунок E058. *Hamatocaulis lapponicus*Рисунок E059. *Meesia longiseta*Рисунок E060. *Sphagnum annulatum*



Рисунок E061. *Sphagnum aongstroemii*Рисунок E062. *Sphagnum contortum*Рисунок E063. *Sphagnum inundatum*Рисунок E064. *Sphagnum jensenii*Рисунок E065. *Sphagnum lindbergii*Рисунок E066. *Sphagnum platyphyllum*Рисунок E067. *Sphagnum pulchrum*Рисунок E068. *Sphagnum quinquefarium*

Рисунок E069. *Sphagnum subsecundum*Рисунок E070. *Sphagnum wulfianum*Рисунок E071. *Splachnum ampullaceum*Рисунок E072. *Splachnum luteum*Рисунок E073. *Splachnum rubrum*Рисунок E074. *Tetraplodon angustatus*Рисунок E075. *Warnstorfia procera*Рисунок E076. *Warnstorfia tundrae*

Рисунок E077. *Batrachospermum turfosum*Рисунок E078. *Chara strigosa*Рисунок E079. *Chara virgata*Рисунок E080. *Alectoria sarmentosa*Рисунок E081. *Bryoria fremontii*Рисунок E082. *Cladonia stygia*Рисунок E083. *Evernia divaricata*Рисунок E084. *Icmadophila ericetorum*

Рисунок E085. *Anax imperator*Рисунок E086. *Atylotus sublunaticornis*Рисунок E087. *Carabus menetriesi*Рисунок E088. *Colias palaeno*Рисунок E089. *Dytiscus latissimus*Рисунок E090. *Papilio machaon*Рисунок E091. *Plateumaris weisei*Рисунок E092. *Pandion haliaetus*

## Приложение Ж. Список перспективных болот для создания новых особо охраняемых природных территорий в Вологодской области

Ниже приводится список 13 наиболее перспективных для создания ООПТ природных объектов (болота Алексеевское-1, Большой Мох, Веняболото, Гладкое, Ильинское, Пиявочное, Порогское, Столупинское, Схенусовое, Чарозерское, Шиченгское (восточная часть), болота вокруг озёр Данислово, Мунское, Чунозеро), охарактеризованы их типологические особенности и природоохранная ценность. Подчеркнём, что болото как объект охраны мы воспринимаем как систему, включающую собственно торфяное болото с её гидрографической сетью, а также внутриболотные острова. Предпочтение отдавалось крупным объектам, имеющими черты типичности и/или уникальности, обладающими существенным биоразнообразием, являющимися местообитанием целого ряда редких и уязвимых видов федерального и регионального уровня. Описания приводятся на основании авторских материалов, в некоторых случаях они дополнены данными коллег.

Также к перспективным для охраны в регионе объектам (но, к сожалению, не изученных непосредственно диссертантом) следует отнести ещё по меньшей мере два водно-болотных угодья: оз. Гагарье и оз. Катромское с прилегающими к ним болотами (Верховажский и Харовский районы соответственно). Их характеристику ниже мы не приводим, т.к. ценность этих объектов подчеркнута ранее в публикациях коллег (Галушин, 1978; Бутьев *и др.*, 2002; Жукова *и др.*, 2016; Левашов *и др.*, 2019).

### 1. Болото Алексеевское-1 (Сокольский район Вологодской области)

Болото Алексеевское-1 расположено в южнотаёжной подзоне, в границах Сокольского муниципального р-на (12 км юго-восточнее г. Кадников, ближайшие населённые пункты дд. Перхурово, Казарное, Алферовское, Михалёво, Хамино). Имеет площадь более 1.5 тыс. га и находится на водоразделе р. Сухона и её притоков р. Двиница и р. Пельшма. Болото первоначально образовалось лимногенным путём, далее развитие происходило по типу заболачивания прилегающих лесов. Оно представляет собой типичное верховое болото с выраженными грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами и мезоолиготрофными окрайками. Болото служит истоком р. Беркяевка (приток р. Пельшма), руч. Губинка 2-я (приток р. Сухона).

На болоте зафиксировано 120 видов высших растений (92 – сосудистые растения, 28 – мохообразные) и более 100 видов беспозвоночных (Филиппов, 2007d; Лобуничева, Филиппов, 2009; Ивичева, Филиппов, 2017; Lobunicheva, Philiprov, 2011; Филиппов, Сажнев, неопубл. данные). На болоте и внутриболотных объектах обнаружено 13 официально редких видов (10 – сосудистые, 1 – водоросли, 1 – грибы, 1 – позвоночные) (Филиппов, 2007d, 2015a; Филиппов, Шабунов, 2014; материалы гербариев VO, MIRE): *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Grus grus* (3/NT/III); *Batrachospermum turfosum*, *Carex capillaris*, *C. juncella* (3/LC/III); *Oxycoccus microcarpus* (4/DD/II); *Cladonia stygia* (4/DD/III); *Dactylorhiza incarnata*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea candida*, *Salix myrtilloides*, *Utricularia intermedia* (научный мониторинг). Болото является ценным как эталонный объект Верхнесухонского озёрно-ледникового ландшафта. Оно имеет большие перспективы для проведения научных исследований (восстановление болот после торфодобычи в условиях потепления климата и политики достижения углеродной нейтральности).

Болото охранялось как ценный клюквенник решением областного Совета народных депутатов №479 от 14.08.1978; постановлением Правительства Вологодской области №25 от 14.01.2019 данное решение признано не действующим. В 2005 г. из состава охраняемого болота было изъято 170 га (11,3% территории) для проведения торфодобычи.

## **2. Большой Мох (Кирилловский и Усть-Кубинский районы Вологодской области)**

Болото Большой Мох расположено в южнотаёжной подзоне, в границах Кирилловского (западная часть болота) и Усть-Кубинского (восточная часть болота) муниципального р-на (ближайшие населённые пункты – дд. Коковановская, Чевакино, Максимовская, Марковская, Петряевская, Кузнечеевская). Болото вытянуто с запада на восток на 3,7 км, с севера на юг на 6,8 км. Болото представляет собой типичное верховое болото с грядово-мочажинными комплексами в центральной его части, имеются проточные топи, несколько внутриболотных минеральных лесных островов и два малых озера (Гагарье и Сусельское). На озёрах развиты сплавины. Вокруг краевого озера (Сусельское) имеются выходы грунтовых вод, поэтому в этой части болото имеет низинный грунтового напорного питания тип. Болото даёт начало р. Сусла (левый приток р. Порозовица; бассейн оз. Кубенское).

На болоте и внутриболотных объектах обнаружено 28 официально редких вида (22 – сосудистые растения, 5 – мохообразные, 1 – беспозвоночные) (Филиппов, Дулин, 2011б; Филиппов, 2015б, неопубл. данные; Dulin, Philippov, 2010, 2012a; материалы гербариев VO, MIRE, SYKO): *Heterogemma laxa* (2/VU/I); *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Utricularia minor*, *Lophozia ascendens* (3/NT/II); *Carex serotina*, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Dactylorhiza traunsteineri* s.l., *Malaxis monophyllos* (3/LC/III); *Betula humilis*, *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Nymphaea candida*, *Platanthera bifolia*, *Potamogeton praelongus*, *Rubus arcticus*, *Salix lapponum*, *Sparganium natans*, *Utricularia intermedia*, *Crossogyna autumnalis*, *Geocalyx graveolens*, *Scapania paludicola*, *Papilio machaon* (научный мониторинг). Один вид (*Lophozia ascendens*), обитающий на болоте, не зафиксирован ранее в границах действующей в области сети ООПТ. Ценность болоту придаёт наличие существенного количества редких и охраняемых видов и популяции вида Красной книги Российской Федерации (пальчатокоренник Траунштейнера).

## **3. Болото Веняболото (Вытегорский район Вологодской области)**

Болото Веняболото расположено в среднетаёжной подзоне, в пределах Андомской возвышенности, в границах Вытегорского муниципального р-на (23 км севернее п. Янишево; 45 км восточнее п. Октябрьский; южнее оз. Сойдозеро). Болото имеет неправильную форму и вытянуто на почти 4 км (с севера на юг и с запада на восток). Оно развивается в проточной котловине и находится на водоразделе бассейнов Балтийского и Каспийского морей: из северо-западной части (из оз. Веня) берёт начало малая река (Веняручей) – приток оз. Купецкое (бассейн р. Андома), а из юго-восточной части вытекают два безымянных ручья – приток р. Сойда. Болото относится к верховому типу. Развиты грядово-мочажинные, грядово-озерковые и топяные комплексы. В центральной части болота происходит усыхание болотных форм сосны обыкновенной, активное развитие сообществ с участием сфагновых мхов, в том числе пушицево-сфагновых, кустарничково-сфагновых, сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых, осоко-

во-шейхцеригово-сфагновых, осоково-сфагновых, шейхцеригово-сфагновых ценозов. а на краевых частях развивают болотные леса мезотрофного и олиготрофного ряда. На болоте развиты проточные топи и вторичные озера (глубиной >1 м), а также имеются два внутриболотных первичных озера (Веня, Чайкино) (на которых формируются сплавины и плавучие острова) и несколько внутриболотных минеральных лесных островов.

На болоте и внутриболотных объектах зафиксировано около 60 видов высших растений (Филиппов, Кузнецов, неопубл. данные; Philippov *et al.*, 2022); обнаружено 9 официально редких видов (6 – сосудистые растения, 2 – мохообразные, 1 – грибы) (Филиппов, Бойчук, 2012; Филиппов, 2015a; Чхобадзе, Филиппов, 2015; материалы гербариев MIRE, PTZ): *Trichophorum cespitosum* (1/CR/I); *Sphagnum aongstroemii* (2/EN/I); *Sphagnum lindbergii* (2/VU/II); *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba* (3/NT/III); *Oxycoccus microcarpus* (4/DD/II); *Cladonia stygia* (4/DD/III); *Nymphaea candida*, *Utricularia intermedia* (научный мониторинг). Болото является ценным как эталонный объект Андомского моренно-холмистого ландшафта. Оно не подвергалось лесомелиорации и торфодобыче. Особую ценность болоту придаёт наличие целого ряда регионально редких облигатно-болотных видов, в том числе исчезающего с территории области пухоноса дернистого.

#### 4. Болото Гладкое (Вашкинский и Вытегорский районы Вологодской области)

Болото Гладкое расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Вашкинского (самая южная часть) и Вытегорского (основная часть) муниципального р-на (14–21 км юго-восточнее с. Анненский Мост, близ б.н.п. Емельяновская). Болото находится в верховьях исчезающей реки Ужла – малая река начинается в оз. Ужельское (часть Волго-Балтийского водного пути; бассейн Каспийского моря), а затем на двух участках уходит под землю и снова выходит на поверхность. В первый раз русло реки исчезает в центральной части бол. Гладкое. Болото представляет собой болотную систему площадью 62 км<sup>2</sup>, из них на облесённые участки приходится 27 км<sup>2</sup>, переобводнённые топи – 10 км<sup>2</sup>, пойменный комплекс реки – 3 км<sup>2</sup>, остальное (22 км<sup>2</sup>) занимают различные открытые и слабооблесённые сфагновые ковры (Kutenkov, Philippov, 2019b). Имеется несколько внутриболотных минеральных лесных островов и внутриболотное первичное озеро (Ужельское). Ни одна из частей болота не подвергалась лесосушительной мелиорации и торфодобыче. Небольшой его краевой участок в продолжении лугов у ранее расположенной здесь д. Емельяновская использовался в качестве сенокосной пожни. В настоящее время участки болота и прилегающих территорий активно обрубаются. Болото имеет в целом низинный характер. Растительный покров представлен в центральной части преимущественно евтрофными травяно-гипновыми сообществами в топях, вдоль реки и по окраям болота – мезоевтрофными болотными лесами. Динамика болота связана с сокращением размеров топей и повышением степени его облесения.

На болоте и внутриболотных объектах зафиксировано 149 видов высших растений (103 – сосудистые растения, 46 – мохообразные), из которых 24 – официально редкие виды (19 – сосудистые растения, 4 – мохообразные, 1 – водоросли) (Филиппов *и др.*, 2018; Kutenkov, Philippov, 2019b; материалы гербариев MIRE, PTZ): *Juncus stygius* (1/CR/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Carex omskiana* (2/VU/II); *Utricularia minor* (3/NT/II); *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Batrachospermum turfosum*, *Ligularia sibirica*, *Malaxis monophyllos* (3/LC/III); *Hamatocaulis lapponicus* (4/DD/II); *Betula humilis*, *Dactylorhiza incarnata*,

*Galium triflorum*, *Humulus lupulus*, *Matteuccia struthiopteris*, *Moneses uniflora*, *Platanthera bifolia*, *Rubus arcticus*, *Salix lapponum*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum contortum*, *S. subsecundum*, *Warnstorfia tundrae* (научный мониторинг). Особую ценность болоту придаёт наличие популяций исчезающего с территории области болотного вида – ситника стигийского. Два вида (*Hamatocaulis lapponicus*, *Warnstorfia tundrae*), обитающие на болоте, не зафиксированы ранее в границах действующей в области сети ООПТ. Болото является ценным гидрологическим объектом, в особенности для научных исследований в части взаимодействия болотных и речных экосистем в условиях карстовых процессов (в особенности проблемы «исчезающих рек» в условиях бореальных болот).

Большая часть болота находилась в границах государственного природного зоологического заказника «Ковжинский», но, во-первых, данный режим охраны нельзя признать адекватным ценности данного природного объекта, во-вторых, согласно постановления Правительства Вологодской обл. №78 от 03.02.2020 этот заказник утратил свой официальный статус ООПТ.

### 5. Болото Ильинское (Вытегорский район Вологодской области)

Болото Ильинское расположено в среднетаёжной подзоне, в пределах Андомской возвышенности, в границах Вытегорского муниципального р-на (19 км севернее п. Янишево; 50 км восточнее п. Октябрьский; юго-восточнее оз. Сойдозеро). Болото имеет неправильную (лопастную) форму, вытянуто с севера на юг на 3,2 км, с запада на восток – на 2,4 км. Болото развивается в проточной котловине. В его северной и юго-западной частях берут начало два ручья, через которые осуществляется сток в р. Сойда (бассейн Каспийского моря). Торфяное болото имеет открытую (необлесённую) центральную часть, которая занята мезотрофными и мезоолиготрофными обводнёнными (часто топяными) болотными участками. Топи ближе к краям болота сужаются и принимают вид болотных ручьёв (притоков р. Сойда). Окрайка болот узкая, иногда она слабо выражена. Современный облик болота начал формироваться примерно 1000–1500 лет назад и связан с массовым распространением на нём сфагновых мхов. Растительный покров центральной части болота формируют сфагновые, пухоносово-сфагновые, кустарничково-сфагновые, кустарничково-пухоносово-сфагновые, осоково-пушицево-сфагновые, осоково-шейхцериево-сфагновые ценозы, а в краевых частях – осоково-сфагновые, осоково-вахтово-сфагновые, пушицево-сфагновые и сосново-кустарничково-сфагновые сообщества. На болоте развиты вторичные озёрки (глубиной >1 м), имеется также несколько внутриболотных минеральных лесных островов.

На болоте обнаружено 35 видов сосудистых растений, более 20 мохообразных и 10 лишайников, в том числе 19 – официально редкие виды (10 – сосудистые растения, 4 – мохообразные, 1 – водоросли, 4 – грибы) (Антипин *и др.*, 2000; Филиппов, Бойчук, 2008; Филиппов, Дулин, 2012а, 2012б; Чхобадзе *и др.*, 2014; Филиппов, 2015а; Чхобадзе, Филиппов, 2015; Dulin, Philippov, 2011; материалы гербариев VO, MIRE, PTZ): *Trichophorum cespitosum*, *Bryoria fremontii* (1/CR/I); *Alectoria sarmentosa* (1/EN/I); *Hammarbya paludosa*, *Cephalozia macounii* (2/EN/I); *Utricularia minor* (3/NT/II); *Evernia divaricata*, *Rhynchospora alba*, *Riccardia chamedryfolia* (3/NT/III); *Batrachospermum turfosum*, *Dactylorhiza traunsteineri* s.l. (3/LC/III); *Oxycoccus microcarpus* (4/DD/II); *Icmadophila ericetorum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Nymphaea candida*, *Salix myrtilloides*, *Utricularia intermedia*, *Orthocaulis attenuatus*, *Sphagnum jensenii* (научный мониторинг). Особую ценность болоту придаёт наличие популяций двух видов Красной книги



Российской Федерации (пальчатокоренник Траунштейнера, бриория Фремонта) и исчезающих с территории области болотных видов – пухоноса дернистого и алектории усатой. Три вида (*Cephalozia macounii*, *Riccardia chamedryfolia*, *Bryoria fremontii*), обитающие на болоте, не зафиксированы ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

### **6. Болото Пиявочное (Вытегорский район Вологодской области)**

Болото Пиявочное расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Вытегорского муниципального р-на (9–12 км южнее п. Волоков Мост, близ д. Конецкая). Оно является частью крупной болотной системы, простирающейся вдоль Волго-Балтийской водной системы на более чем 20 км. Наибольшую ценность (с природоохранных позиций) имеет северная часть болотной системы, которая служит истоком р. Ваткома, включает единственное в Вологодской обл. болото аапа типа (Kutenkov, Philippov, 2019a), облесённые низинные напорного грунтового питания болотные участки, открытый массив верхового типа, внутриболотные острова и серию внутриболотных озёр (в том числе оз. Пиявочное).

На болоте и внутриболотных объектах обнаружено 25 официально редких видов (19 – сосудистые растения, 5 – мохообразные, 1 – позвоночные) (Филиппов, Шабунов, 2014; Филиппов и др., 2018; Kutenkov, Philippov, 2019a; материалы гербариев MIRE, PTZ): *Juncus stygius*, *Liparis loeselii* (1/CR/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Carex omskiana*, *Sphagnum lindbergii* (2/VU/II); *Utricularia minor* (3/NT/II); *Corallorhiza trifida*, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Trichophorum alpinum*, *Grus grus* (3/NT/III); *Goodyera repens* (3/LC/II); *Calliargon richardsonii* (4/DD/II); *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis palustris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Sparganium natans*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum contortum*, *S. jensenii*, *S. subsecundum*, *S. wulfianum* (научный мониторинг). Данное болото является *locus classicus* для недавно описанного вида десмидиевых водорослей – *Euastrum kossinskiae* (Anissimova, Philippov, 2018). Болото является чрезвычайно ценным объектом для научных целей (особенно в плане изучения одного из самых южных аапа для Европейской территории России). В настоящее время ведутся ботанические и гидробиологические изыскания, а также исследования метагенома торфяных почв (Ivanova et al., 2020; Rakitin et al., 2022 и др.). Ценность болоту придаёт популяция растения Красной книги Российской Федерации (лосняк Лёзеля) и исчезающего с территории области болотного вида – ситника стигийского.

Болото охранялось как ценный клюквенник решением областного Совета народных депутатов №479 от 14.08.1978; постановлением Правительства Вологодской области №25 от 14.01.2019 данное решение признано не действующим.

### **7. Болото Столупинское (Белозерский и Кирилловский районы Вологодской области)**

Болото Столупинское расположено в южнотаёжной подзоне, на границе Белозерского и Кирилловского муниципальных р-нов (ближайшие населённые пункты – дд. Костино, Бакино, Горка, Буозеро, Глухарёво, Никольское, Фирютино). Болото вытянуто в северо-восточном направлении на 18 км. Значительную часть болота занимают открытые и слабооблесённые верховые болотные участки с развитыми грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами; в центральной части имеется обширная (от 0,4 до 0,9 (!) км) низинная травяно-гипсовая топь; вдоль западного края тянется широкая (от 1 до 2 (!) км) облесённая полоса низинных

грунтового напорного питания болотных участков; также имеется несколько внутриболотных озёр и минеральных лесных островов.

На болоте обнаружено около 120 видов высших растений, из которых 24 – официально редкие, а также более 30 видов водных беспозвоночных (Зайцева, Филиппов, 2016; Филиппов, Чхобадзе, неопубл.; Филиппов *и др.*, 2018; материалы гербариев VO, LE, LECB, MIRE): *Juncus stygius*, *Trichophorum cespitosum* (1/CR/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Sphagnum lindbergii* (2/VU/II); *Utricularia minor* (3/NT/II); *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Cypripedium calceolus* (3/LC/II); *Carex pseudocyperus*, *Malaxis monophyllos* (3/LC/III); *Sphagnum pulchrum* (4/DD/I); *Oxycoccus microcarpus* (4/DD/II); *Betula humilis*, *Dactylorhiza incarnata*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Platanthera bifolia*, *Utricularia intermedia*, *Sparganium natans*, *Rubus arcticus*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum contortum*, *S. wulfianum* (научный мониторинг). Особую ценность болоту придаёт наличие популяций двух исчезающих в области видов – ситника стигийского и пухоноса дернистого. Один вид (*Sphagnum pulchrum*), обитающий на болоте, не зафиксирован ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

Решением исполнительного комитета Вологодского областного Совета народных депутатов №524 от 06.12.1989 белозерская часть бол. Столупинское была выделена под охрану; постановлением Правительства Вологодской области №25 от 14.01.2019 данное решение признано не действующим. Белозерская часть болота временно находится в границах государственного природного зоологического заказника «Белозерский», но данный режим охраны нельзя признать адекватным ценности данного природного объекта.

## 8. Болото Схенусовое (Белозерский район Вологодской области)

Болото Схенусовое расположено в южнотаёжной подзоне, в границах Белозерского муниципального р-на (ближайшие населённые пункты – дд. Карпово, Якунино, Попово, Савино). Расположено на восточном склоне котловины оз. Радионское, поэтому имеет уклон (и сток) в его сторону, вытянуто в северо-западном направлении, имеет максимальную длину не более 2 км, ширину – 0,3–0,5 км. С восточной стороны оно ограничено грунтовой дорогой местного значения, проходящей по наиболее высокой части склона, из-под которого выходят грунтовые кальценозные воды, питающие болото. Южная граница проходит по линии д. Савино – устье р. Рыбница. Болото относится к типу низинных болот напорного грунтового питания, состоит из серии (до 7) открытых травяно-моховых участков соединённых между собой сосновыми и елово-сосновыми травяно-моховыми болотными сообществами.

На болоте обнаружено 19 официально редких видов высших растений (Орлова, 1993; Ефимов *и др.*, 2014а, 2014б; Филиппов, неопубл.; материалы гербариев VO, LE, LECB, MIRE): *Liparis loeselii*, *Ophrys insectifera*, *Saxifraga hirculus*, *Schoenus ferrugineus* (1/CR/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Pedicularis sceptrum-carolinum* (3/NT/II); *Equisetum scirpoides*, *Carex serotina*, *Drosera anglica*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Dactylorhiza traunsteineri* s.l. (3/LC/III); *Betula humilis*, *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Platanthera bifolia* (научный мониторинг). Данное болото является самым богатым в регионе по количеству охраняемых видов со статусом 1/CR (4 вида). На болоте обитает три вида растений Красной книги Российской Федерации (лосняк Лёзеля, офрис насекомоносная, пальчатокоренник Траунштейнера). Один вид (*Schoenus ferrugineus*), обитающий на болоте, не зафиксирован ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

Болото временно находится в границах государственного природного зоологического заказника «Белозерский», но данный режим охраны нельзя признать адекватным ценности данного природного объекта.

### 9. Болото Чарозерское (Кирилловский район Вологодской области)

Болото Чарозерское расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Кирилловского муниципального р-на (восточнее и северо-восточнее с. Чарозеро и прилегающих деревень). Оно простирается с севера на юг почти на 18 км (на севере ограничено р. Римрека, на востоке – р. Совза, оз. Вещозеро, на юге – истоком р. Модлона) и имеет ширину до 2,2 км. Болото представляет собой преимущественно облесённые берёзой и сосной кустарничково-травяно-моховые низинные напорного грунтового питания болотные участки.

На болоте обнаружено более 110 видов высших растений, из которых 19 – официально редкие (Чхобадзе, Филиппов, 2013, неопубл. данные; Филиппов, Бобров, 2023; материалы гербариев VO, MIRE): *Ophrys insectifera*, *Selaginella selaginoides* (1/CR/I); *Carex buxbaumii* (1/EN/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Utricularia minor* (3/NT/II); *Equisetum scirpoides*, *Carex serotina*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Ligularia sibirica* (3/LC/III); *Salix myrsinites* (4/DD/III); *Betula humilis*, *Convallaria majalis*, *Epipactis helleborine*, *E. palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Rubus arcticus*, *Utricularia intermedia* (научный мониторинг). На болоте ведутся работы по (ре)интродукции *Pinguicula vulgaris* (0/RE/I). Болото является одним из основных резерватов для сохранения плаунка плауновидного в регионе (все остальные известные локалитеты в регионе либо утеряны, либо имеют неустойчивые популяции). Болото является местообитанием одного вида, занесённого в Красную книгу Российской Федерации (офрис насекомоносная). Три вида (*Selaginella selaginoides*, *Carex buxbaumii*, *Salix myrsinites*), обитающие на болоте, не зафиксированы ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

### 10. Болото Шиченгское (восточная часть) (Сямженский район Вологодской области)

Болото Шиченгское расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Сямженского муниципального р-на (ближайшие населённые пункты с восточной стороны – дд. Сидорово, Ездунья, Евсютино). Восточная часть болота находится восточнее оз. Шиченгское и включает в себя участок болота между р. Сондушка и Шиченга (включая её приток р. Нишма). Данный участок болота Шиченгское представляет собой преимущественно облесённый низинного напорного грунтового питания болотный массив, серию внутриболотных лесных минеральных островов, два внутриболотных краевых малых озера (Плакуновское и Полянок).

На болоте и внутриболотных объектах непосредственно восточной части болота Шиченгское (вне современных границ ландшафтного заказника «Шиченгский») обнаружено более 100 видов высших растений и 100 видов беспозвоночных, из которых 19 официально редких (14 – сосудистые растения, 1 – водоросли, 2 – беспозвоночные) (Евграфова, 2004; Ивичева, Филиппов, 2014; Филиппов, 2015ж; Вишняков, Филиппов, 2018; Philippov *et al.*, 2021; материалы гербария MIRE): *Saxifraga hirculus* (1/CR/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Anax imperator* (2/VU/II); *Chara strigosa* (3/NT/II); *Ligularia sibirica*, *Malaxis monophyllos* (3/LC/III); *Caltha radicans* (4/DD/III); *Betula humilis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. russowii*, *Daphne mezereum*, *Epipactis palustris*, *Moneses uniflora*, *Nymphaea candida*, *Platanthera bifolia*, *Potamogeton praelongus*, *Rubus*

*arcticus*, *Salix myrtilloides*, *Sparganium natans*, *Gammarus pulex* (научный мониторинг). Из них 10 (подчёркнуты) не зафиксированы в границах заказника (15% от всех редких и охраняемых видов бол. Шиченгское в естественных границах), что подчёркивает существенную ценность для расширения площади ООПТ и включения в неё данной части болота. Отдельно необходимо подчеркнуть, что только в восточной части болота были обнаружены два вида Красной книги Российской Федерации (хара щетинистая и дозорщик император) и исчезающий с территории области вид – камнеломка болотная. Один вид (*Anax imperator*), обитающий на болоте, не зафиксирован ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

### **11. Болото вокруг озера Данислово (Вожегодский район Вологодской области)**

Водно-болотное угодье, включающее оз. Данислово и примыкающее к нему болото, расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Вожегодского муниципального р-на (ближайшие населённые пункты – дд. Нижняя, Ануфьевская, Ручьевская). Болото имеет существенную площадь, простираясь с севера на юг на почти 11 км (в рамках бол. Боркановское 2-е). Водно-болотное угодье включает в себя низинное болото с открытыми или слабооблесёнными травяно-моховыми болотными участками напорного грунтового питания, а также внутриболотное первичное озеро (Данислово). Болото служит истоком ручьёв Иваньков и Ручьевский (приток р. Вожега; бассейн оз. Воже).

Биоразнообразие объекта включает более 100 видов высших растений. На болоте и внутриболотных объектах обнаружено 22 официально редких видов (20 – сосудистые растения, 1 – мохообразные, 1 – грибы) (Леострин *и др.*, 2018; Филиппов, Бойчук, 2019; Филиппов, Бобров, 2023; Philippov *et al.*, 2022; Филиппов, неопубл. данные; материалы гербария MIRE): *Liparis loeselii* (1/CR/I); *Carex buxbaumii* (1/EN/I); *Hammarbya paludosa* (2/EN/I); *Carex serotina*, *Drosera anglica*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Ligularia sibirica* (3/LC/III); *Cladonia stygia* (4/DD/III); *Betula humilis*, *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Empetrum hermaphroditum*, *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Nymphaea candida*, *Platanthera bifolia*, *Potamogeton praelongus*, *Rubus arcticus*, *Salix myrtilloides*, *Sparganium natans*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum contortum* (научный мониторинг). Болото является местообитанием одного вида, занесённого в Красную книгу Российской Федерации (лосняк Лёзеля). Один вид (*Carex buxbaumii*), обитающий на болоте по берегу озера, не зафиксирован ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

### **12. Болото вокруг озера Манылово (Вожегодский район Вологодской области)**

Водно-болотное угодье, включающее оз. Манылово и примыкающее к нему болото, расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Вожегодского муниципального р-на (2–3 км восточнее и юго-восточнее дд. Сырнево, Еленская, Ракишево, Конечная). Водно-болотное угодье представлено низинным напорного грунтового питания облесённым и открытым травяно-моховым болотом, включающим первичное внутриболотное озеро (Манылово). Болото является истоком руч. Ильменец (приток р. Вожега; бассейн оз. Воже).

Биоразнообразие объекта включает более 100 видов высших растений. На болоте и внутриболотных объектах обнаружено 28 официально редких видов (27 – сосудистые растения, 1 – водоросли) (Вишняков, Филиппов, 2018; Леострин *и др.*, 2018; Philippov *et al.*, 2022; Филиппов, неопубл. данные; материалы гербария MIRE): *Ophrys insectifera* (1/CR/I); *Carex capitata*

(2/EN/II); *Listera cordata* (2/VU/I); *Dactylorhiza cruenta*, (2/VU/II); *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Utricularia minor* (3/NT/II); *Carex serotina*, *Dactylorhiza baltica*, *Trichophorum alpinum*, *Chara strigosa* (3/NT/III); *Dactylorhiza traunsteineri* s.l., *Ligularia sibirica*, *Malaxis monophyllos* (3/LC/III); *Caltha radicans* (4/DD/III); *Betula humilis*, *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Empetrum hermaphroditum*, *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Juniperus communis* var. *arborescens*, *Moneses uniflora*, *Nymphaea candida*, *Platanthera bifolia*, *Potamogeton berchtoldii*, *Rubus arcticus*, *Sparganium natans*, *Utricularia intermedia* (научный мониторинг). Болото (и внутриболотное озеро) является местообитанием четырёх видов, занесённых в Красную книгу Российской Федерации (хара щетинистая, офрис насекомоносная, пальчатокоренник балтийский, пальчатокоренник Траунштейнера). Одна разновидность (*Juniperus communis* var. *arborescens*), произрастающая по берегу внутриболотного озера, не зафиксирована ранее в границах действующей в области сети ООПТ.

### 13. Болото вокруг озера Чунозеро (Вожегодский район Вологодской области)

Водно-болотное угодье, включающее оз. Чунозеро и примыкающее к нему болото, расположено в среднетаёжной подзоне, в границах Вожегодского муниципального р-на (2,5–4 км юго-восточнее дд. Куклинская, Кубинская, Осиевская, 4–5 км юго-восточнее д. Сурковская). Водно-болотное угодье включает в себя малое первичное болотное озеро (Чунозеро) со сплавидами и плавучие острова) и севернее него низинное болото лимногенного происхождения с выходами напорных грунтовых вод с открытыми и слабооблесёнными травяными и травяно-моховыми болотными участками. Озеро является истоком р. Чунозерка (левый приток р. Вожега; бассейн оз. Воже).

Биоразнообразие объекта включает 120 видов высших растений. На болоте и внутриболотных объектах обнаружено 26 официально редких видов (24 – сосудистые растения, 1 – мохообразные, 1 – позвоночные) (Филиппов, Бойчук, 2019; Philippov *et al.*, 2022; Филиппов, неопубл. данные; Борисов М.Я., устное сообщ.; материалы гербариев VO, MIRE): *Ophrys insectifera* (1/CR/I); *Carex atherodes*, *Pandion haliaetus* (2/VU/II); *Pedicularis sceptrum-carolinum* (3/NT/II); *Carex serotina*, *Corallorhiza trifida*, *Equisetum scirpoides*, *Trichophorum alpinum* (3/NT/III); *Cypripedium calceolus* (3/LC/II); *Carex pseudocyperus*, *Dactylorhiza traunsteineri* s.l., *Malaxis monophyllos*, *Neckera pennata* (3/LC/III); *Salix myrsinites* (4/DD/III); *Betula humilis*, *Convallaria majalis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Moneses uniflora*, *Nymphaea candida*, *Platanthera bifolia*, *Rubus arcticus*, *Salix lapponum*, *Sparganium natans*, *Utricularia intermedia* (научный мониторинг). Болото является местообитанием четырёх видов, занесённых в Красную книгу Российской Федерации (башмачок настоящий, офрис насекомоносная, пальчатокоренник Траунштейнера, скопа). Один вид (*Salix myrsinites*), обитающий на болоте, не зафиксирован ранее в границах действующей в области сети ООПТ.