

ГОЛОЦЕНОВАЯ ДИНАМИКА РЕЛИКТОВОГО КОМПЛЕКСА МХОВ КОРОТОВСКОГО БОЛОТА (ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМПЛЕКС «ЗАВИДОВО», РОССИЯ)

М. Б. Носова¹, Е. Д. Лапшина², А. А. Нотов³, М. С. Игнатов¹

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Россия

e-mail: mashanosova@mail.ru, misha_ignatov@list.ru

²Югорский государственный университет, Россия

e-mail: e_lapshina@ugrasu.ru

³Тверской государственный университет, Россия

e-mail: anotov@mail.ru

Поступила: 12.11.2021. Исправлена: 15.02.2022. Принята к опубликованию: 16.02.2022.

Коротовское болото, расположенное на территории национального парка «Государственный комплекс «Завидово»», является единственным в Московской области (Россия) массивом, на котором в настоящее время максимально полно сохраняется комплекс видов ключевых минеротрофных болот. Он представлен редкими для центра Европейской России сосудистыми растениями (*Betula humilis*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Saxifraga hirculus*, *Trichophorum alpinum*) и мхами (*Cinclidium stygium*, *Drepanocladus trifarius*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa*, *Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Tomentypnum nitens*). При исследовании торфяной залежи этого болота возрастом 10 000 лет с использованием методов анализа макроостатков в торфе и радиоуглеродного датирования прослежены основные этапы его развития. Показано, что режим увлажнения болота в течение голоцена менялся, однако те или иные виды мхов данного комплекса выявлены в большинстве слоев, что подтверждает стабильность типа водно-минерального питания на протяжении раннего и среднего голоцена. С бореального периода на анализируемом участке болота встречаются *Meesia triquetra* и *Drepanocladus trifarius*. Атлантический период и начало суббореального периода характеризуются обсыханием поверхности болота, медленным торфонакоплением, развитием древесной растительности и снижением участия видов мхов, приуроченных к ключевым болотам. В суббореальном периоде, после восстановления топяных условий, появляются *Scorpidium cossonii*, *Hamatocaulis vernicosus* и *Drepanocladus sendtneri*. В течение мезоолиготрофной фазы развития болота, в последние 2000 лет, моховой покров болота слагали сфагновые мхи. Мхи, требовательные к богатому минеральному питанию, сохранялись, по видимому, на других участках болота, где были выходы минерализованных вод. Встречаемость мхов минеротрофного комплекса в течение раннего и среднего голоцена коррелирует с умеренным обилием деревьев и высоким уровнем болотных вод, а в позднем голоцене она ограничена олиготрофизацией поверхностных слоев торфяной залежи вследствие отрыва от минерального питания. Быстро исчезающие в настоящее время на болотах центра Европейской России виды мхов минеротрофного комплекса можно рассматривать в качестве реликтов позднеледникового и раннеголоценового времени. Реликтовый характер имеют и сами ключевые болота, которые были широко распространены в раннем и среднем голоцене, но сохранились сейчас только в редких специфических местообитаниях в условиях богатого минерального питания напорными водами. Полученные данные свидетельствуют об особой природоохранной ценности массива Коротовского болота.

Ключевые слова: анализ макроостатков, ключевые болота, Московская область, радиоуглеродный анализ, редкие виды мхов, торфяная залежь

Введение

Быстрое изменение природной обстановки во всех густонаселенных районах России приводит к существенной трансформации фитоценозов и обеднению их видового состава. Особое значение в сохранении уязвимых компонентов биоразнообразия имеют особо охраняемые природные территории (ООПТ) федерального значения. В центральной части Европейской России важную роль среди них

играет национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» (далее – «национальный парк»). Это официальное название утверждено в 2015 г. В научных публикациях и других изданиях широко используется прежний вариант – «Завидово». Национальный парк расположен в пределах Восточно-Европейской равнины и включает большие участки Тверской и Московской областей (Нотов, 2010). По результатам проведенных в 2011 г. земле-

устроительных работ его площадь составляет 1337 км² (Егоров, Кривецкая, 2019).

Территория, включенная в состав национального парка, и прилегающие к ней районы за последние 150 лет были объектами ботанического изучения, что позволяет проследить историческую динамику флоры и растительности (Нотов, 2010). Большое внимание было уделено появлению и распространению инвазионных растений (Виноградова и др., 2010, 2011; Notov et al., 2011), а также сокращению численности многих редких видов (Красная книга Тверской области, 2016; Красная книга Московской области, 2018). Изучение природных комплексов национального парка позволило выявить на урочище Коротовское болото (площадью около 5 км²), расположенном в пределах Московской области, болотный массив с выходами грунтовых вод, уникальный по числу сохранившихся редких видов (Нотов и др., 2009а,б, 2010; Нотов, 2010). Это определило интерес к выяснению динамики состава комплекса видов ключевых минеротрофных болот в Московской области.

Особенности распространения редких видов сосудистых растений и мхов в северной и западной части Московской области проанализированы Игнатовым (1984). Игнатов (1984) установил, что наиболее сильное влияние антропогенная нагрузка оказала на комплекс видов болот богатого минерального питания, имеющих проточный характер и питающихся сильно минерализованными грунтовыми водами, бедными азотом и фосфором.

По классификации Браун-Бланке, растительность подобных болот принадлежит к союзу *Caricion davallianae* Klika 1934, что соответствует типу «calcareous fens», но чаще в западноевропейской литературе они именуется «rich fen», или весьма неодинаково трактуемым разными авторами «spring fen». В ботанической литературе распространено название «комплекс видов мхов минеротрофных болот» (Игнатов, Игнатова, 1990; Баишева, 2010; Красная книга Республики Татарстан, 2016; Красная книга Республики Саха, 2017; Красная книга Московской области, 2018; Красная книга Республики Башкортостан, 2021). В целом, в зависимости от богатства грунтовых вод солями кальция болота типа «fen» подразделяются на «poor fen», «intermediate fen» и «rich fen» и распределение видов на них несколько отличается. Однако, на юге лесной

зоны болота типа «rich fens» встречаются реже, чем на севере, только в местах выхода на поверхность богатых обменными основаниями грунтовых вод. Причем они, как правило, невелики по размерам, и виды минеротрофного комплекса растут на них все вместе (Богдановская-Гиенэф, 1926; Кац, 1928). Из сосудистых растений этого комплекса на Коротовском болоте встречаются *Betula humilis* Schrank, *Salix rosmarinifolia* L., *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Trichophorum alpinum* (L.) Pers., *Saxifraga hirculus* L. При этом *S. hirculus* достоверно известна в Московской области из 13 пунктов (самый поздний сбор относится к 1962 г.), и к концу XX в. исчезла везде за исключением Коротовского болота (по материалам гербариев Московского университета (МВ) и Главного ботанического сада (МНА)). Для *Juncus stygius* L. находка на Коротовском болоте – единственная в Московской области (Нотов и др., 2009б, 2010). Мхи представлены следующими видами: *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr., *S. cossonii* (Schimp.) Hedenäs, *S. revolvens* (Sw. ex anon.) Rubers, *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs, *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Ångstr., *Cinclidium stygium* Sw., *Drepanocladus trifarius* (F. Weber & D. Mohr) Paris (названия даны по Hodgetts et al. (2020)) Для двух последних видов это единственные находки в Московской области; все остальные местонахождения этих видов находятся севернее. Для *Meesia triquetra* и *Paludella squarrosa* это последние сохранившиеся в Московской области популяции (Красная книга Московской области, 2018).

Болота с таким комплексом видов распространены в целом значительно севернее Московской области (Euroala et al., 1984; Kuznetsov et al., 2018). Поэтому в средней полосе Европейской России Игнатов (1984, 1994) считал их реликтами раннего голоцена. Климат того времени был сходен с условиями современной Арктики и криолитозоны Якутии, где эти виды на болотах широко распространены и в настоящее время. Впоследствии на территории современной Московской области сменялись природные зоны; господствующее положение заняла лесная растительность. Болота, по мере накопления торфа и обеднения минерального питания, в течение голоцена естественным образом достигали олиготрофной (сфагновой) стадии развития. Ключевые минеротрофные

болота сохранились только в местах выхода богатых обменными основаниями напорных грунтовых вод, как в своеобразных рефугиумах бореальной флоры. Однако большинство из них в конце XIX в. и особенно в XX в. были осушены и разработаны (Красная книга Московской области, 2018).

Дополнительное подтверждение древности таких болот было получено при изучении молекулярной филогении мхов рода *Tomentypnum* (Hedenäs et al., 2020), типичного компонента минеротрофных болот. Было показано, что *Tomentypnum nitens* представлен четырьмя группами гаплотипов (генетически обособленных линий). Из них две способны к реколонизации на зарастающих торфоразработках, а одна встречается только на реликтовых болотах, где наиболее полно представлен комплекс видов минеротрофных болот. Причем Коротовское – одно из трех болот (самое южное) в средней полосе Европейской России, где отмечен этот гаплотип *T. nitens*.

Следует отметить, что участки с комплексом перечисленных редких видов занимают относительно небольшую часть Коротовского болота, всего несколько гектаров. На окружающих их олиготрофных сфагновых участках болота обычна *Rubus chamaemorus* L., находящаяся в Московской области на южной границе ареала (Нотов и др., 2009б, 2010). Только благодаря особому охранному режиму национального парка Коротовское болото стало одним из наиболее уцелевших массивов такого типа. Его болотные сообщества лишь в небольшой степени были затронуты мелиорацией и торфяными разработками. Выше изложенное явилось основанием для более детального изучения участка болота с комплексом видов ключевых минеротрофных болот с целью выявления стадий развития его торфяной залежи и проверки гипотезы о реликтовом статусе комплекса выявленных редких видов мхов.

Материал и методы

Коротовское болото площадью около 5 км² представляет массив лесного типа (Юрковская, 1992). Это болото является центральной частью обширной лесо-болотной системы Андрейкова болота (рис. 1Г), и его часто рассматривают как отдельное урочище (Нотов и др., 2009б; Нотов, 2010). Андрейково болото

общей площадью более 300 км² располагается в междуречье рек Яузы и Малой Сестры на территории национального парка в пределах Московской области около ее границы с Тверской областью (рис. 1А,Б). Это – центральная часть Восточно-Европейской равнины, Верхневолжская физико-географическая провинция (Гвоздецкий, 1968).

Современный климат территории умеренно-континентальный, продолжительность вегетационного периода 140–150 дней. Средняя температура года: +5°C, июля: +18.7°C, января: -7.4°C. Среднее количество осадков – 662 мм в год (по данным pogodaiklimat.ru для г. Тверь). Национальный парк расположен в пределах подзоны южной тайги на территории Валдайско-Онежской подпровинции. Коренным типом растительности являются елово-широколиственные леса (Гвоздецкий, 1968).

На периферии Коротовского болота в середине XIX в. были проложены осушительные каналы на месте небольших ручьев и истоков рек, отводящих воду в р. Яуза (Шуберт, 1860). В центральной части массива, не затронутой мелиорацией, болотные фитоценозы не утратили исходной структуры и состава, сохранился участок с небольшим озером (рис. 1В,Г).

В растительном покрове Коротовского болота преобладают осоково-гипново-сфагновые и осоково-гипново-сфагново-тростниковые сосняки. К ним примыкают сосняки багульниково-сфагновые, березняки пушицево-осоково-сфагновые, черноольхово-березовые и березовые топи, заболоченные массивы с *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Picea abies* (L.) H.Karst. (Нотов и др., 2009б; Нотов, 2010).

В месте отбора образцов торфа растительность представлена сосняком осоково-гипново-сфагновым с *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. Местами заметно участие *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и формируются осоково-гипново-сфагново-тростниковые сообщества, что свидетельствует о богатом грунтовом питании. Редкие виды гипновых мхов наиболее обильны на тропях, вдоль просек и на открытых и полуоткрытых обводненных участках. Подробно флористический состав урочища описан Нотовым и др. (2009б). Представлены редкие виды сосудистых растений ключевых болот: *Betula humilis*, *Saxifraga hirculus*, *Juncus stygius*. Мхи минеротрофного комплекса отмечены в табл. 1.

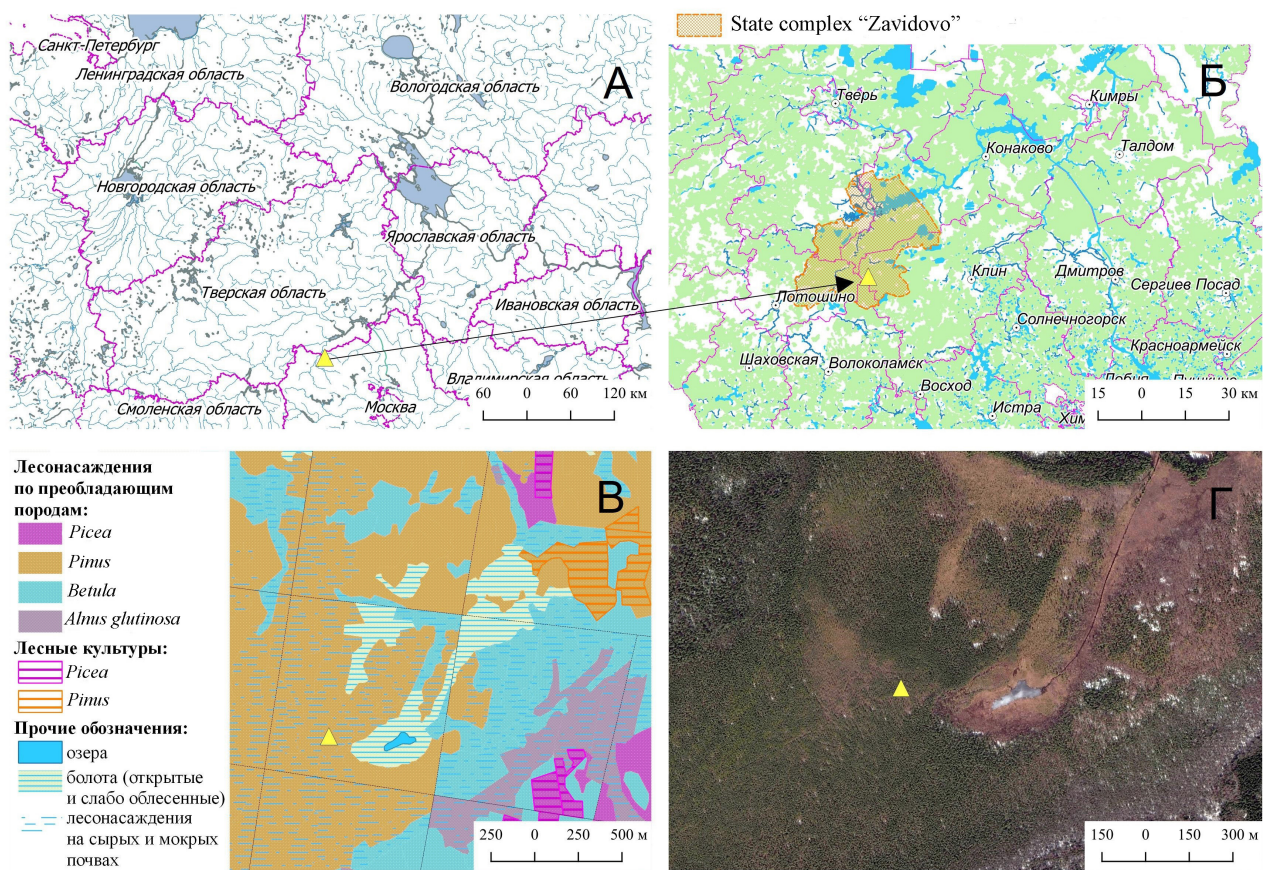


Рис. 1. Местоположение разреза «Коротовское» (обозначено желтым треугольником). Обозначения: А – административная карта центра и северо-запада Европейской России (на основе открытых векторных данных); Б – карта Московской и Тверской областей (©Google); В – карта растительности на основе материалов лесоустройства Завидовского лесничества 2008–2010 гг.; Г – спутниковый снимок в масштабе болотной системы (©Google).

Fig. 1. Location of the coring site «Korotovskoe» (marked by yellow triangle). Designations: А – the administrative map in the centre and northwest of European Russia (based on open vector data); Б – the map of Moscow Region and Tver Region (©Google); В – vegetation map made based on material from the forest management of the Zavidovo forestry of 2008–2010; Г – the satellite image of the study site (scale of the mire system) (©Google).

Таблица 1. Современный состав минеротрофного комплекса мхов Коротовского болота (Россия) и временной интервал присутствия их макроостатков в залежи

Table 1. Current species composition of minerotrophic moss complex of Korotovskoe mire (Russia) and time span of their presence in the deposits

Вид	В современных сообществах	В макроостатках залежи возрастом л.н.	Образцы в гербариях МНА и MW**
<i>Scorpidium scorpioides</i>	1*	–	МНА9117489, МНА9117490 МНА9117491, MW9021046
<i>Scorpidium cossonii</i>	2	(7800) 2600–1900	МНА9117314, МНА9117315, МНА9117316, МНА9117321
<i>Hamatocaulis vernicosus</i>	1	2900–2800	***
<i>Paludella squarrosa</i>	1	–	MW 9052060
<i>Meesia triquetra</i>	2	8600–7800, 3200–2200	MW9047971
<i>Cinclidium stygium</i>	2	–	МНА9012706, МНА9012707
<i>Campyllum stellatum</i>	2	–	МНА9011539, МНА9011540, МНА9011541
<i>Drepanocladus trifarius</i>	1	8500–1900	МНА9046054, MW9060369
<i>Tomentypnum nitens</i>	2	–	MW9066912

Примечание: * 1 – единичные или спорадические находки с низким обилием вида рядом с разрезом (в пределах квартала 89 Александровского лесничества); 2 – регулярные (более 10) находки с более значительным обилием в минеротрофной части массива.

** Приведены номера образцов, включенных в базу данных флоры мхов России, <http://arctoa.ru/en/Flora-en/basa.php> (Ivanov et al., 2017).

*** Образцы хранятся в Гербарии Ботанического сада Тверского государственного университета (TVBG).

Показатели среды следующие: рН – 6.64, электропроводность – 122 при температуре 16.4°C (Нотов и др., 2009б). Местоположение разреза (56.330028° N, 36.145972° E) отмечено на рис. 1.

Исследовали торфяную залежь с помощью бура Eijkelkamp (пробоотборник диаметром 5 см) на глубину 570 см. Отбор образцов торфа общим количеством 70 штук производили сплошной колонкой каждые 10 см (в нижней части залежи – 5 см).

Ботанический анализ торфа проводился по стандартной методике (Тюремнов, 1976) Л.В. Стойкиной (Лаборатория болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН, Россия). Состав макроостатков мхов в образцах был дополнительно изучен Е.Д. Лапшиной (Югорский государственный университет, Россия). Чтобы охарактеризовать палеогидрологический режим болота на разных временных срезах, был рассчитан индекс влажности (ИВ) согласно Елиной, Юрковской (1992).

Возраст отложений определен с помощью радиоуглеродного анализа в лаборатории радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии (Институт географии РАН, Россия) (табл. 2). Даты откалиброваны с использованием программы CALIB REV7.1.0 на основе калибровочной кривой (Reimer et al., 2013). Датирование нижнего образца было параллельно выполнено методом AMS в The André E. Lalonde AMS Laboratory (Университет Оттавы, Канада). Калибровка в этом случае проведена с помощью программы OxCal v4.2.4 также с использованием калибровочной кривой (Reimer et al., 2013).

Диаграмма состава макроостатков в торфе и возрастная модель (линейная) построены с использованием программ TILIA и TGView (Grimm, 1991). При интерпретации результатов анализа макроостатков были использованы как классические монографии, так и отдельные публикации, касающиеся экологии болотных

растений, включая мохообразные (Тюремнов, 1976; Eurola et al., 1984; Pisarenko et al., 2011; Kuznetsov et al., 2018), данные многочисленных флористических и геоботанических работ и неопубликованные наблюдения авторов.

Результаты

В результате радиоуглеродного анализа получено семь датировок слоев торфа в разрезе (табл. 2). Датирование нижнего образца проведено двумя методами: AMS (UOC 5334) и сцинтилляционным (IGAN 6019). При этом калиброванный возраст для этих образцов различается почти на 1000 лет. В расчетах, рис. 2, табл. 3 использованы калиброванные даты, полученные сцинтилляционным методом. AMS-даты размещены в табл. 2, на рис. 1, как указание на то, что возраст отложений, по-видимому, больше.

Результаты анализа макроостатков в органических отложениях (рис. 2, табл. 3) подтверждают, что болото сформировалось на месте последнего ледникового водоема, уровень воды в котором в самом начале голоцена снизился, и обнажившиеся озерные осадки были заняты *Alnus glutinosa*. Дальнейшее развитие болота было обусловлено постоянным притоком сильно минерализованных грунтовых вод. В придонном слое сапротелья содержится значительное количество (до 80%) древесных остатков, что свидетельствует о перерыве в осадконакоплении и облесении участка после его освобождения от озерных вод. Около 10 000 л.н. (здесь и далее – калиброванный возраст, см. табл. 2) исследованный участок представлял собой лесное болото с *A. glutinosa*, крупнокочкарными осоками (*Carex cespitosa* L.), отчасти с эвтрофными и мезотрофными осоками (*Carex rostrata* Stokes, *C. lasiocarpa* Ehrh.). Эта стадия (1) характеризуется низкой скоростью торфонакопления (0.02 мм/год) и наименьшим индексом влажности (ИВ).

Таблица 2. Результаты радиоуглеродного датирования образцов торфа болота Коротовское (Государственный комплекс «Завидово», Россия)

Table 2. Results of radiocarbon analysis of peat samples from the mire Korotovskoe (State complex «Zavidovo», Russia)

Лабораторный №	Глубина, см	Материал	¹⁴ C возраст, лет (1σ)	Калиброванный возраст, л.н., cal BP (Reimer et al., 2013)	
				диапазон 2σ	среднее
IGAN 6012	95–100	торф	1640 ± 100	1335–1741	1543
IGAN 6013	195–200	торф	2480 ± 40	2421–2724	2576
IGAN 6014	350–355	торф	3350 ± 100	3379–3838	3595
IGAN 6015	380–385	торф	6980 ± 100	7650–7974	7812
IGAN 6018	545–550	торф	8280 ± 100	9025–9472	9266
IGAN 6019	565–570	сапротель	9260 ± 110	10 226–10 711	10 447
UOC 5334	565–570	сапротель	9955 ± 33	11 609–11 253	11 431

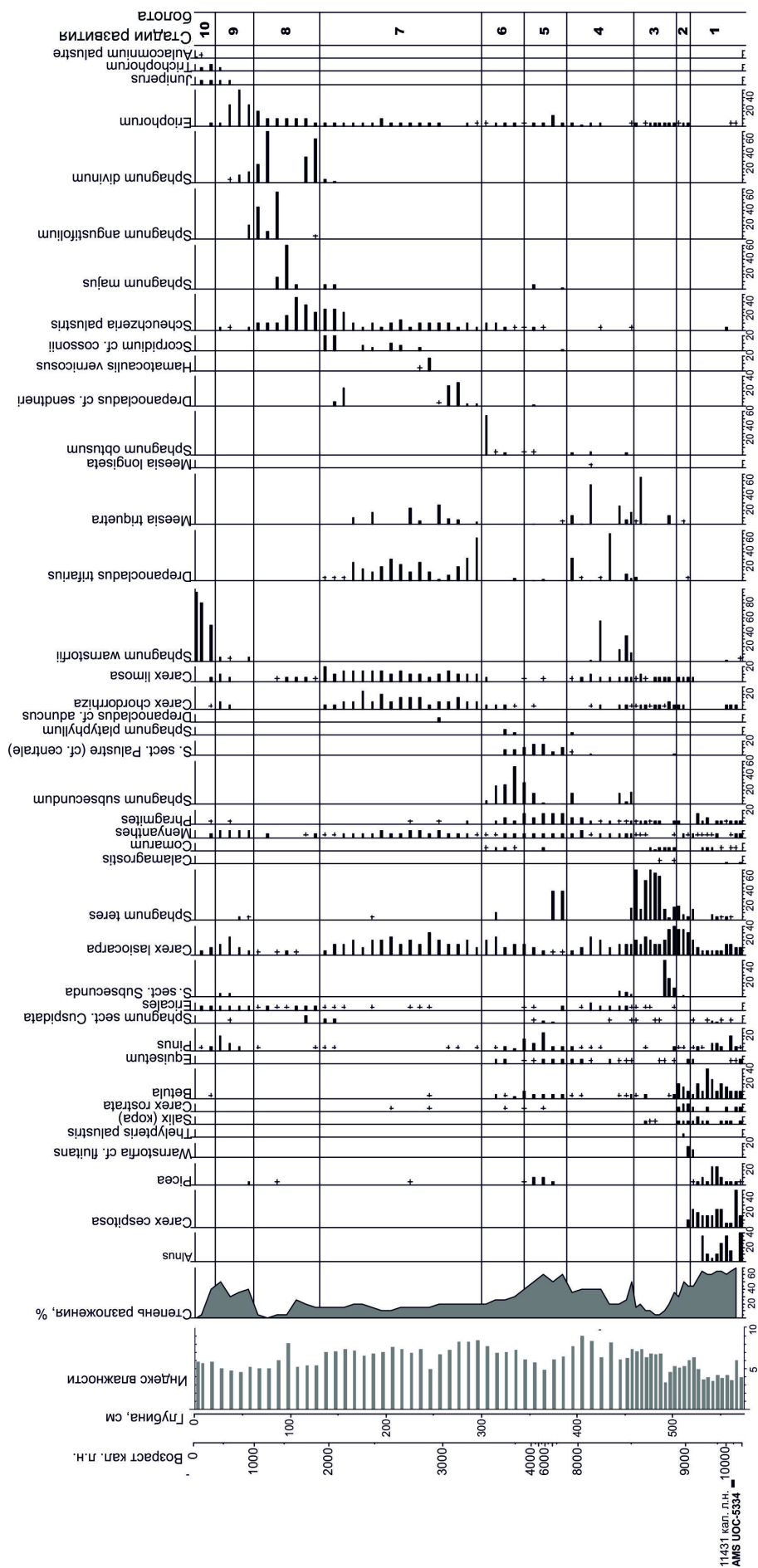


Рис. 2. Диаграмма состава макроостатков в отложениях разреза «Коротовское» (Россия).
 Fig. 2. The diagram of macroremains in the peat deposits of the core «Korotovskoe» (Russia).

Таблица 3. Результаты анализа макроостатков разреза «Коротовское» (Россия)
Table 3. The results of the analysis of macroremains of the core «Korotovskoe» (Russia)

Стадия	Глубина, см	Возраст нижнего образца, кал. л.н.	Степень разложения	Преобладающие макроостатки	Другие макроостатки	Тип сообщества (палеосообщество)
10	0–20	240	0–40	<i>Sphagnum warnstorffii</i> , Ericales, <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>Menyanthes</i>	<i>Pinus</i> , <i>Carex limosa</i> , <i>Eriophorum</i> , <i>Menyanthes</i>	Мезотрофное травяно-сфагновое с сосной
9	20–60	870	30–50	<i>Eriophorum</i> , <i>Menyanthes</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>C. limosa</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , Ericales, <i>Pinus</i> , <i>Sphagnum divinum</i>	<i>Scheuchzeria</i> , <i>Carex rostrata</i> , <i>Sphagnum teres</i> , <i>S. sect. Subsecunda</i> , <i>S. warnstorffii</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Trichophorum</i>	Мезотрофное осоково-пушицево-сфагновое с сосной
8	60–130	1830	0–25	<i>Scheuchzeria</i> , <i>Sphagnum divinum</i> , <i>S. angustifolium</i> , <i>S. majus</i> , <i>Eriophorum</i> , Ericales, <i>Sphagnum sect. Cuspidata</i>	<i>Pinus</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>C. limosa</i> , <i>Menyanthes</i>	Открытое мезоолиготрофное шейхцериево-сфагновое
7	130–300	3200	10–20	<i>Scheuchzeria</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>C. limosa</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , <i>Drepanocladus sendtneri</i> , <i>D. trifarius</i> , <i>Meesia triquetra</i> , <i>Scorpidium cf. cossonii</i>	<i>Menyanthes</i> , <i>Eriophorum</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Equisetum</i> , <i>Pinus</i> , Ericales, <i>Hamatocaulis vernicosus</i> , <i>Drepanocladus aduncus</i> , <i>Sphagnum sect. Cuspidata</i>	Мезотрофное осоково-шейхцериево-гипновое с сосной
6	300–345	3550	20–40	<i>Sphagnum subsecundum</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Sphagnum sect. Palustre</i>	<i>Pinus</i> , <i>Betula</i> , <i>Equisetum</i> , <i>Carex rostrata</i> , <i>Sphagnum teres</i> , <i>S. platyphyllum</i> , <i>S. obtusum</i> , <i>Scheuchzeria</i> , <i>Drepanocladus trifarius</i> , <i>Menyanthes</i> , <i>Eriophorum</i>	Мезотрофное осоково-сфагновое с березой и сосной
5	345–390	7850	50–60	<i>Pinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Betula</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Sphagnum subsecundum</i> , <i>S. sect. Palustre</i> , <i>Eriophorum</i>	<i>Equisetum</i> , <i>Menyanthes</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>Scheuchzeria</i> , <i>Sphagnum majus</i>	Лесное мезоэвтрофное осоково-сфагновое
4	390–460	8470	20–60	<i>Sphagnum warnstorffii</i> , <i>S. subsecundum</i> , <i>Drepanocladus trifarius</i> , <i>Meesia triquetra</i> , <i>Sphagnum balticum</i> , <i>Carex lasiocarpa</i>	<i>Pinus</i> , <i>Betula</i> , <i>Equisetum</i> , Ericales, <i>Carex limosa</i> , <i>Carex chordorrhiza</i> , <i>Menyanthes</i> , <i>Eriophorum</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Sphagnum obtusum</i> , <i>S. sect. Cuspidata</i>	Открытое мезоэвтрофное осоково-гипново-сфагновое с березой и сосной
3	460–505	8870	5–20(35)	<i>Sphagnum teres</i> , <i>S. sect. Subsecunda</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>Meesia triquetra</i>	<i>Carex limosa</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Equisetum</i> , <i>Sphagnum sect. Cuspidata</i>	Открытое эвтрофное осоково-сфагновое
2	505–520	9000	30–50	<i>Carex lasiocarpa</i> , <i>Sphagnum teres</i> , <i>Betula</i> , <i>Salix</i> , <i>Phragmites</i> , <i>Meesia triquetra</i>	<i>Carex limosa</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>Thelypteris</i> , <i>Warnstorffia cf. fluitans</i>	Эвтрофное осоково-тростниково-сфагновое
1	520–572.5	10 740*, 11 430**	45–70	<i>Alnus</i> , <i>Pinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Betula</i> , <i>Carex cespitosa</i> , <i>Phragmites</i>	<i>Carex lasiocarpa</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , <i>Sphagnum teres</i> , <i>S. sect. Cuspidata</i> , <i>Menyanthes</i>	Лесное эвтрофное

Примечание: Полу жирный шрифт – преобладающие таксоны. Возраст нижней границы зоны рассчитывался по нижнему образцу зоны и округлялся до десятков. * – нижняя дата, экстраполированная по данным сцинтилляционного анализа с помощью программы TGView на глубину (середину) нижнего образца. ** – калиброванная AMS-дата.

Около 9000 л.н., по-видимому, произошло изменение гидрологического режима (ИВ возрастает и имеет в течение следующих 1000 лет тренд на повышение). В результате этого исчезают *Alnus glutinosa*, *Picea* и крупнокочкарные осоки. Из деревьев остаются *Betula* и *Pinus*. Болото становится более обводненным, о чем свидетельствует появление макроостатков пушицы (*Eriophorum* sp.), *Carex limosa* L., увеличивается обилие *Carex rostrata*. Именно в этот момент в составе залежи начинает развиваться обсуждаемый минеротрофный комплекс мхов. Появляются *Meesia triquetra* и *Drepanocladus trifarius*, становится обилён *Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr., отмечены виды *Sphagnum sect. Subsecunda* (стадия 2).

Следующая стадия развития (3) этого участка болота характеризуется более высокой скоростью торфонакопления (0.18 мм/год) и, соответственно, низкой степенью разложения

торфа (5–20%). Поверхность болота практически была лишена древесной растительности и на исследованном участке представляла собой осоково-сфагновую топь с преобладанием *Sphagnum teres*. ИВ продолжает повышаться.

Примерно 8500 л.н. (стадия 4) происходит резкое изменение условий, сопровождающееся кратковременным снижением ИВ и приводящее к скачкообразному повышению степени разложения и смене растительности на поверхности этого участка болота. Значительную роль в сложении растительного покрова играют гипновые мхи *Meesia triquetra* и *Drepanocladus trifarius*; эти виды растут обычно в обводненных топях. Снижается участие (но повышается разнообразие) сфагновых мхов, появляются виды *Sphagnum sect. Cuspidata* и *S. platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst. Среди высших растений преобладают остатки хвощей (*Equisetum fluviatile* L.).

В течение атлантического оптимума и начала суббореального периода голоцена, 7800–3600 л.н. (стадия 5), повышение температуры привело к перестройке растительности болота: на сильно разложившемся торфе восстановилась древесная растительность (*Picea*, *Betula*, *Pinus*), вновь появляется *S. teres*. На поверхности развивается лесное осоково-сфагновое сообщество. Богатство минерального питания позволяет расти здесь *Menyanthes trifoliata* L., *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile* при высоком видовом разнообразии осок и мхов, многие из которых встречаются в небольшом количестве, указывая на мозаичность растительного покрова. Скорость торфонакопления в это время очень низкая (0.04 мм/год), а ИВ в этот период достигает минимума около 6000 л.н.

Примерно 5000 л.н. происходит перелом режима увлажнения болота и ИВ начинается увеличиваться вплоть до 3300–3200 л.н. Похолодание середины суббореального периода (стадия 6) приводит к восстановлению роли сфагновых мхов (с преобладанием *Sphagnum subsecundum* Nees) и осок при частичном сохранении на поверхности болота древесной растительности. Обводнение постепенно увеличивается, степень разложения торфа снижается (10–20%), скорость торфообразования возрастает (0.43 мм/год).

Дальнейшее обводнение участка приводит к образованию осоково-шейхцериево-гипнового сообщества с сосной (стадия 7), включающего минеротрофный комплекс мхов. В моховом покрове доминирует *Drepanocladus trifarius*, впервые появляются *Scorpidium cossonii*, *Hamatocaulis vernicosus* и *Drepanocladus sendtnerii*. Среди сосудистых растений высоко разнообразие осок, встречаются *Menyanthes trifoliata* и *Scheuchzeria palustris* L. Несмотря на значительную мощность торфяной залежи (от 2 м до 3 м), минеральное питание остается достаточно богатым, чтобы поддерживать такой состав растительности продолжительное время (около 1500 лет). ИВ в это время стабильно высокий с кратковременным снижением около 2900 л.н.

Похолодание в начале субатлантического периода приводит к смене около 1900 л.н. мезотрофных сообществ мезоолиготрофными (стадия 8). В моховом покрове преобладают *Sphagnum divinum* Flatberg & Hassel

(syn. *S. magellanicum* Brid.), *S. angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens., *S. majus* (Russow) C.E.O.Jensen а также *Scheuchzeria palustris* и *Eriophorum vaginatum* L. при участии осок и *Menyanthes trifoliata*. На этой стадии развития болота ИВ ниже, чем на предыдущей, и имеет выраженный пик в середине периода. Степень разложения несколько возрастает в начале и, после пика ИВ, резко снижается практически до нуля.

Около 1000 л.н. (стадия 9) степень разложения торфа резко возрастает до 30–50%, ИВ снижается постепенно, на поверхности болота вновь появляется древесная растительность, представленная сосной. Увеличивается участие в торфе остатков *Eriophorum*, а одновременно *Menyanthes trifoliata* и *Carex lasiocarpa*. Многие виды мхов минеротрофного комплекса, характерного для суббореального периода, на этой стадии не отмечены.

Верхняя часть залежи (стадия 10) отражает, по-видимому, преобразования последних 100 лет, когда была проведена мелиорация болотного массива, частично затронувшая и изученный участок. Это не привело к ожидаемому снижению ИВ, а лишь к повышению степени разложения на нижней границе стадии 10, выше которой находится малоразложившийся торф. Это оказывает воздействие и на качество возрастной модели на этой глубине. На этой стадии формируется современный растительный покров болота, в котором доминирует *Sphagnum warnstorffii* Russow с участием отмеченных выше видов минеротрофного комплекса. Прочие компоненты торфа – мезоолиготрофные таксоны. В это время появляются ранее не выявленные при анализе *Trichophorum*, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. и *Juniperus*.

Обсуждение

Для обсуждения полученных результатов большое значение имеет анализ подходов к трактовке понятия «реликт». Согласно представлениям Вульфа (1941), «под реликтовым видом следует понимать остаток более или менее древней флоры, имеющий реликтовый ареал, занимаемый им с момента вхождения в состав означенной флоры», а «под реликтовым ареалом следует понимать остаток некогда более обширного ареала, формирование которого происходило при ранее существовавших условиях...». Вульфом (1941) отме-

чено, что «реликтовые виды в большинстве случаев обладают консерватизмом, специфической приспособленностью к своим экологическим условиям обитания, вследствие чего обычно не расширяют своего ареала...». Виды мхов минеротрофного комплекса соответствуют этой трактовке. К ним применимы также все четыре критерия реликтовых видов по Шретеру (Schröter, 1913, 1934): редкость, пространственная ограниченность, дизъюнктивный ареал, не обусловленный антропогенными причинами, текущее сокращение ареала. Некоторые определения реликтовости (например, Алехин, 1921) предполагают, что вид процветал на обширных пространствах в прошлом. Для мхов минеротрофного комплекса нет однозначных подтверждений этого утверждения результатами палеоэкологических исследований. Однако мнение о том, что они являются реликтами позднеледникового времени, разделяют большинство авторов (Štechová et al., 2008; Hájková et al., 2015, 2018; Peterka et al., 2016; Peterka & Hájek, 2020).

Odgaard (1988) упоминает, что в умеренной зоне как реликты ледникового времени традиционно рассматривают редко здесь встречающиеся виды, преимущественно распространенные в Арктике и в перигляциальных условиях зональной поясности. Предполагается, что эти виды мигрировали в умеренную зону, когда условия там напоминали аркто-альпийские (в плейстоцене и раннем голоцене), и с тех пор произрастают там редко, но непрерывно, в стабильных условиях. В таком варианте рассматривается обычно реликтовый статус комплекса минеротрофных мхов ключевых болот. Однако Odgaard (1988) не разделяет точку зрения о реликтовости этих видов, обращая внимание на то, что болота представляют сукцессионную гидросерию и подвержены автогенным изменениям с течением времени. По Odgaard (1988), неправильно считать, что необходимые для обитания условия в конкретном местонахождении того или иного вида, сохранялись непрерывно в течение 10 000 лет. Проанализировав значительное количество разрезов в пределах Европы, Odgaard (1988) показывает, что время первого появления *Meesia triquetra* в залежи может варьировать от пребореального до субатлантического периода. Благоприятные для обитания этих минеротрофных видов болотные сообщества раннего голоцена становились

с течением времени непригодными в результате олиготрофизации или осушения, но образовывались новые подходящие местообитания в пределах того же массива, либо в других местах. Таким образом, *Meesia triquetra*, а вместе с ней и другие мхи комплекса, не являются в строгом смысле реликтами. Обладая узкой экологической амплитудой, они неоднократно перемещались при изменении условий в пределах одного или разных болотных массивов на участки, где условия (прежде всего, минерализация и обводненность) были благоприятны для их обитания. Peterka & Hájek (2020) отмечают, что виды минеротрофного комплекса в пределах Европы строго приурочены к двум типам болотной растительности с наиболее высоким уровнем трофности и pH. Хотя сами авторы (Peterka & Hájek, 2020) называют эти виды реликтами, они отмечают, что их скорее следует считать специализированными, а не реликтовыми. Однако это не исключает их широкого распространения в соответствующих условиях в позднем и раннем послеледниковье.

Большинство видов мхов минеротрофного комплекса, встречающиеся на Коротовском болоте (табл. 1), выявлены также в залежи в ископаемом состоянии. В макроостатках не отмечены *Campylium stellatum*, *Cinclidium stygium*, *Tomentypnum nitens* (это «кочковый» вид, растет в дернинах совместно со *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres* или образует свои одновидовые дернины на повышениях микро-рельефа), *Scorpidium scorpioides*, *Palludella squarrosa*. Эти виды в настоящее время достаточно регулярно и местами обильно встречаются в отдельных частях болота. Возможно, для некоторых из них (*Cinclidium stygium*, *Tomentypnum nitens*) отсутствие в макроостатках залежи могло быть обусловлено наличием плотного ризоидного войлока, который мог способствовать плохой сохранности при фоссилизации. Обильный ризоидный войлок имеет также обычный болотный вид *Aulacomnium palustre*, который в изученной колонке обнаружен единственный раз, в субрецентных отложениях. Дать более или менее определенное объяснение отсутствию *Paludella squarrosa* и *Scorpidium scorpioides* в настоящее время не представляется возможным.

Проведенное исследование показывает, что динамика растительности Коротовского болота в голоцене в целом соответству-

ет трендам изменения климата лесной зоны Европейской России, которые обоснованы результатами палеоэкологических исследований (Новенко, 2016; Mazei et al., 2020). Однако выявлены и специфические особенности, сопряженные с режимом освещения и водно-минерального питания. Hájková et al. (2015) указывают на то, что упомянутый комплекс видов преимущественно занимает открытые участки болот. В залежи Коротовского болота *Meesia triquetra* и *Drepanocladus trifarius* появляются около 9000 кал. л.н. после уменьшения облесенности этого участка болота. В период 7500–4000 кал. л.н. во время климатического оптимума участок обсыхает, степень разложения увеличивается и возвращается древесная растительность. В это время содержание в залежи макроостатков минеротрофного комплекса резко снижается (но они не пропадают окончательно). Эта ситуация сохраняется вплоть до 3200 кал. л.н., пока поверхность была покрыта древесной растительностью.

Интересна обнаруженная нами вторая волна формирования минеротрофного комплекса, а именно появление ранее не отмеченных в залежи *Scorpidium cossonii*, *Hamatocaulis vernicosus* и *Drepanocladus sendtnerii* в суббореальный период, во время восстановления скорости роста торфяной залежи, замедленного в течение термического оптимума голоцена и раннесуббореального потепления (Новенко, 2016). Возможным объяснением является пространственная неоднородность растительности болота в разные периоды, которая могла возникать как в ответ на разницу условий, так и по случайным причинам. На исследованном участке болота виды появлялись и исчезали в зависимости от условий, сохраняясь при этом на других участках в местах с подходящим обводнением, трофностью и минерализацией, играющих роль своеобразных локальных рефугиумов.

Непостоянство присутствия разных минеротрофных видов в торфяной залежи (табл. 1), очевидно, в значительной степени обусловлено комплексной структурой растительного покрова ключевых болот. В пределах территории Московской области и в ее окрестностях наиболее подробно описаны следующие болота с участием видов минеротрофного комплекса: Ольфимовское (Кац, 1928; Игнатов, 1984), Татищевское (Петров, 1912; Кац, 1928), болота по р. Сулать (Иванова, 1927;

Игнатов, 1984) и болото по берегам Тростенского озера (Кац, 1928; Игнатов, 1984). Все они представляли собой небольшие участки, на которых были сосредоточены редкие виды, по периферии, выше по склону располагались обширные олиготрофные массивы, а ниже – черноольшаники с крупнокочкарными осоками, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris* Schott, *Equisetum fluviatile* и другими эвтрофными видами. Ближайшие к Коротовскому болоту подобные участки с ключевыми болотами отмечали в пределах Галицкого Мха и Озерецко-Неплюевского массива, которые располагались на территории, частично включенной сейчас в состав тверской части государственного комплекса «Завидово». На них встречались *Meesia triquetra*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Campyllum stellatum*, *Tomentypnum nitens*, *Dicranum bonjeanii*, *Helodium blandowii* (Герасимов, 1923). Однако в первой половине XX в. эти болотные комплексы были полностью разработаны. В составе торфяной залежи болот центра Европейской России макроостатки минеротрофного комплекса мхов бывают обнаружены, как правило, в нижней части торфяной залежи (Тюремнов, 1976; Novenko et al., 2017) и исчезают по мере отрыва поверхности болота от минерального питания. Либо они появляются ненадолго (Mazei et al., 2020) в момент перехода болота от эвтрофной стадии (rich fen) к омбротрофной стадии, что встречается достаточно часто (Gałka, 2014).

Вероятно, подходящие для произрастания видов минеротрофного комплекса участки с увеличением мощности залежи олиготрофизировались, а данные виды перемещались на другие сходные участки, которых оставалось все меньше. Hájková et al. (2018) обсуждают пространственно-временную гетерогенность распределения этих видов в залежи, объясняя непостоянство их присутствия разным отношением к динамике уровня воды. Виды, способные хорошо переносить изменение этого уровня, сохранялись более или менее стабильно в течение голоцена вплоть до настоящего времени (*Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Hamatocaulis vernicosus*, *Paludella squarrosa*). Более требовательные к высокому уровню воды *Drepanocladus trifarius*, *Meesia triquetra* и *Scorpidium scorpioides* с течением времени чаще исчезали из прежних местообитаний. Об этом свидетельствует и получен-

ная нами диаграмма макроостатков (рис. 2), на которой снижение участия *Drepanocladus* и *Meesia* происходит параллельно с уменьшением скорости торфонакопления в течение термического максимума голоцена. Однако обводнение становится лимитирующим фактором при условии стабильно богатого минерального питания. При отрыве поверхности болота от питания грунтовыми водами, виды минеротрофного комплекса исчезают, несмотря на высокое обводнение. Подобная динамика выявлена для исследованного участка Коротовского болота во время субатлантического похолодания.

В отложениях субатлантического времени виды минеротрофного комплекса практически исчезают на исследованном участке болота, но появляются вновь (отмечены в современной растительности), что вряд ли стоит трактовать как исчезновение и повторную колонизацию с других болот из других регионов. Более вероятно колонизация из «локальных рефугиумов» болота, представляющих участки с богатым минеральным питанием, сохранявшиеся в течение субатлантического периода. Очевидно, что два редких вида, *Drepanocladus trifarius* (одно местонахождение в Московской области) и *Meesia triquetra* (единственное сохранившееся из четырех местонаждений), встречаются на Коротовском болоте уже с бореального периода. Это согласуется с трактовкой минеротрофного комплекса мхов в качестве реликта ледникового времени (Gams, 1932; Štechová et al., 2008; Hájková et al., 2015, 2018; Peterka et al., 2016; Gałka et al., 2020; Peterka & Hájek, 2020). Она не исключает и рассмотрения его видов как реликтов богатых болот ключевого питания, более широко распространенных в раннем и среднем голоцене и постепенно утрачивающих свою роль вследствие увеличения мощности залежи и олиготрофизации, а также уничтожения при торфоразработках в XIX–XX вв. Для выяснения полной картины динамики таких болот необходимо продолжение подобных исследований в Московской области и соседних регионах.

Заключение

Результаты анализа торфяной залежи Коротовского болота подтверждают реликтовый статус минеротрофного комплекса мхов, которые встречаются на болоте в настоящее время. Наиболее характерные представите-

ли мхов ключевых болот (*Meesia triquetra* и *Drepanocladus trifarius*) прослеживаются в залежи изученного участка болота с бореального и суббореального периодов, снижая свое участие в маловодный период климатического оптимума голоцена, когда на болото возвращалась древесная растительность. Они становятся вновь доминирующими на поверхности болота уже вместе с другими видами комплекса (*Hamatocaulis vernicosus*, *Drepanocladus sendtnerii* и *Scorpidium cossonii*) после восстановления режима увлажнения около 4000 кал. л.н. Таким образом, при сохранении типа водно-минерального питания, лимитирующими факторами существования мхов минеротрофного комплекса на болоте были освещение и уровень болотных вод. В течение мезоолиготрофной фазы развития исследованного участка болота в субатлантическом периоде мхи минеротрофного комплекса в залежи отсутствуют. Их встречаемость на болоте в настоящее время свидетельствует о возможности сохранения пригодных для их существования «локальных рефугиумов» в других частях болотного массива. Из этих «рефугиумов» они расселялись при изменении условий обводнения и трофности и, возможно, вследствие мелиоративных мероприятий при торфоразработках. Существующие сейчас на болотах центра Европейской России виды минеротрофного комплекса мхов можно рассматривать как реликты позднеледникового либо раннеголоценового времени, и одновременно как реликты ключевых минеротрофных болот, более широко распространенных в раннем и среднем голоцене и постепенно теряющих свое значение в результате автогенных сукцессий. Полученные данные свидетельствуют об особой природоохранной ценности массива Коротовского болота, расположенного на территории национального парка «Государственный комплекс «Завидово» и о необходимости более детальных исследований динамики болот подобного типа.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке задания ГБС РАН №122011400178-7 и гранта Правительства Тюменской области программы Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра мирового уровня (Е.Д. Лапшина). Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП «Гербарий ГБС РАН», грант 075-15-2021-

678. Авторы выражают благодарность Л.В. Стойкиной за проведение анализа макроостатков, А.В. Павлову за подготовку картографических материалов, сотрудникам национального парка «Государственный комплекс «Завидово»» и лично В.И. Фертикову за помощь в организации полевых работ.

Литература

- Алехин В.В. 1921. Основные черты в распределении растительности Европейской России. М.: «Сабашниковы М. и С.». 48 с.
- Баишева Э.З. 2010. Мохообразные болотных систем Республики Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 1–3. С. 645–647.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. 1926. Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губернии // Журнал Русского ботанического общества. Т. 2(3–4). С. 326–346.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 512 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. 2011. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК. 292 с.
- Вульф Е.В. 1941. Понятие о реликте в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 28–60.
- Гвоздецкий Н.А. (ред.). 1968. Физико-географическое районирование СССР: Характеристики региональных единиц. М.: Изд-во МГУ. 575 с.
- Герасимов Д.А. 1923. Растительность, строение и история развития торфяного болота «Галицкий мох» при ст. Редкино Николаевской ж. д. // Труды Опытной торфяной станции. Т. 1. С. 35–73.
- Егоров А.Н., Кривецкая Т.Н. 2019. Структура территории национального парка «Государственный комплекс «Завидово» и его земельных площадей // Национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» – 90 лет: природа, наука, история. М.: ИД Меркурий. С. 85–113.
- Елина Г.А., Юрковская Т.К. 1992. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Ботанический журнал. Т. 77(7). С. 120–124.
- Иванова Н.А. 1927. Растительность Сергиевского уезда. М.: Новая деревня. 77 с.
- Игнатов М.С. 1984. Редкие растения севера и запада Московской области и их интродукция: дис. ... канд. биол. наук. Москва. 200 с.
- Игнатов М.С. 1994. О некоторых особенностях распространения редких видов растений севера и запада Московской области // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб.: Наука. С. 169–179.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 1990. Материалы к познанию бриофлоры Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука. С. 127–179.
- Кац С.В. 1928. Два замечательных болота на севере Московской губернии // Московский краевед. Т. 4. С. 35–46.
- Красная книга Московской области. Изд. 3-е, перераб. и доп. Можайск: Верховье, 2018. 810 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1: Растения и грибы. 3-е изд. М.: Студия онлайн, 2021. 392 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. М.: Изд-во «Реарт», 2017. 412 с.
- Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). 3-е изд. Казань: Изд-во «Идел-Пресс», 2016. 760 с.
- Красная книга Тверской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. Тверь: Тверской Печатный Двор, 2016. 400 с.
- Новенко Е.Ю. 2016. Изменения растительности и климата Центральной и Восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене в межледниковые и переходные этапы климатических макроциклов. М.: ГЕОС. 227 с.
- Нотов А.А. 2010. Национальный парк «Завидово»: Соудистые растения, мохообразные, лишайники. М.: Деловой мир. 368 с.
- Нотов А.А., Игнатова Е.А., Игнатов М.С. 2009а. Новые и редкие для Московской области виды мохообразных // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 114(3). С. 73–74.
- Нотов А.А., Павлов А.В., Нотов В.А. 2009б. Специфика флоры урочища Коротовское болото (национальный парк «Завидово») // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. №15. С. 188–198.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Павлов А.В. 2010. Флористические находки в Московской области // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 115(6). С. 74–75.
- Петров И.П. 1912. Болота долины Яхромы. Ботаническое исследование болот долины Яхромы в Дмитровском уезде Московской губернии в 1909–1911 годах: Отчет департамента земледелия и Дмитровского уездного земства. М.: Изд-во Дмитровского уездного земства. 319 с.
- Тюремнов С.Н. 1976. Торфяные месторождения. М.: Недра. 448 с.
- Шуберт Ф.Ф. 1860. Топографическая карта Московской губернии: составлена с топографической съемки, произведенной в 1852–1853 гг. Масштаб: в дюйме 2 версты. Москва. Точка доступа: <http://kartolog.ru/2010/02/topograficheskaya-karta-moskovskoj-gubernii-1860-g/>
- Юрковская Т.К. 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий // Труды БИН РАН. Вып. 4. С. 1–256.

- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types // European mires. Vol. 1. London: Academic Press. P. 11–117.
- Gałka M. 2014. Pattern of plant succession from eutrophic lake to ombrotrophic bog in NE Poland over the last 9400 years based on high-resolution macrofossil analysis // *Annales Botanici Fennici*. Vol. 51(1–2). P. 1–21. DOI: 10.5735/085.051.0101
- Gałka M., Tantau I., Carter V.A., Feurdean A. 2020. The Holocene dynamics of moss communities in subalpine wetland ecosystems in the Eastern Carpathian Mountains, Central Europe // *Bryologist*. Vol. 123(1). P. 84–97. DOI: 10.1639/0007-2745-123.1.084
- Gams H. 1932. Quaternary distribution // *Manual of bryology*. The Hague: Martinus Nijhoff. P. 297–322.
- Grimm E.C. 1991. TILIA and TILIA GRAPH computer programs. Springfield: Illinois State Museum. 101 p.
- Hájková P., Horsák M., Hájek M., Jankovská V., Jamrichová E., Moutelíková J. 2015. Using multi-proxy palaeoecology to test a relict status of refugial populations of calcareous-fen species in the Western Carpathians // *Holocene*. Vol. 25(4). P. 702–715. DOI: 10.1177/0959683614566251
- Hájková P., Štechová T., Šoltés R., Šmerdová E., Plesková Z., Dítě D., Bradáčová J., Mútnánová M., Singh P., Hájek M. 2018. Using a new database of plant macrofossils of the Czech and Slovak Republics to compare past and present distributions of hypothetically relict fen mosses // *Preslia*. Vol. 90(4). P. 367–386. DOI: 10.23855/preslia.2018.367
- Hedenäs L., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. 2020. A revision of the genus *Tomentypnum* (Amblystegiaceae) in northern Eurasia // *Bryologist*. Vol. 123(3). P. 377–395. DOI: 10.1639/0007-2745-123.3.377
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // *Journal of Bryology*. Vol. 42(1). P. 1–116. DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia // *Arctoa*. Vol. 26(1). P. 1–10. DOI: 10.15298/arctoa.26.01
- Kuznetsov O.L., Maksimov A.I., Boychuk M.A., Kutenkov S.A. 2018. Bryoflora of mire biotopes in North European Russia, its diversity and ecological characteristics // *Mosses: Ecology, life cycle and significance*. New York: NOVA Science Publishers. P. 59–87.
- Mazei Y.A., Tsyganov A.N., Bobrovsky M.V., Mazei N.G., Kupriyanov D.A., Gałka M., Rostanets D., Khazanova K., Stoiko T., Pastukhova Yu., Fatynina Yu., Komarov A., Babeshko K., Makarova A., Saldaev D., Zazovskaya E., Dobrovolskaya M., Tiunov A.V. 2020. Peatland development, vegetation history, climate change and human activity in the Valdai Uplands (Central European Russia) during the Holocene: A multi-proxy palaeoecological study // *Diversity*. Vol. 12(12): 462. DOI: 10.3390/d12120462
- Notov A.A., Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R. 2011. On the problem of development and management of regional black books // *Russian Journal of Biological Invasions*. Vol. 2(1). P. 35–45. DOI: 10.1134/S2075111711010061
- Novenko E.Yu., Novenko E.Yu., Zyuganova I.S., Zyuganova I.S., Dyuzhova K.V., Volkova E.M. 2017. Vegetation dynamics on the Southern boundary of the broad-leaved forest zone of the East European Plain in the middle and late Holocene // *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. Vol. 5. P. 119–128. DOI: 10.7868/S0373244417050073
- Odgaard B.V. 1988. Glacial Relicts, and the Moss *Meesia Triquetra* in Central and Western Europe // *Lindbergia*. Vol. 14. P. 73–78.
- Peterka T., Hájek M. 2020. Vegetation affinity of the moss species *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa*, *Pseudocalliergon trifarium* and *Scorpidium scorpioides* across European regions // *Nova Hedwigia*. Vol. 150. P. 133–158. DOI: 10.1127/nova-suppl/2020/133
- Peterka T., Hájek M., Jiroušek M., Jiménez-Alfaro B., Aunina L., Bergamini A., Dítě D., Felbaba-Klushyna L., Graf U., Hájková P., Hettenbergerová E., Ivchenko T.G., Jansen F., Koroleva N.E., Lapshina E.D., Lazarević P.M., Moen A., Napreenko M.G., Pawlikowski P., Plesková Z., Sekulová L., Smagin V.A., Tahvanainen T., Thiele A., Biță-Nicolae C., Biurrun I., Brisse H., Čušterevska R., De Bie E., Ewald J. et al. 2017. Formalized classification of European fen vegetation at the alliance level // *Applied Vegetation Science*. Vol. 20. P. 124–142. DOI: 10.1111/avsc.12271
- Pisarenko O.Y., Lapshina E.D., Mul'diyarov E.Y. 2011. Cenotic positions and ecological amplitudes of mosses in the vegetation of the Great Vasyugan Swamp // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 4(3). P. 283–295. DOI: 10.1134/S1995425511030076
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Ramsey C.B., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hafidason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Staff R.A., Turney C.S.M., Van Der Plicht J. 2013.

- IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP // Radiocarbon. Vol. 5(4). P. 1869–1887. DOI: 10.2458/azu_js_rc.55.16947
- Schröter C. 1913. Genetische Pflanzengeographie // Handwörterbuch der Naturwiss. Vol. 1. P. 907–942.
- Schröter C. 1934. Genetische Pflanzengeographie // Handwörterbuch der Naturwiss. 2. Aufl. Vol. 4. P. 1002–1044.
- Štechová T., Hájek M., Hájková P., Navrátilová J. 2008. Comparison of habitat requirements of the mosses *Hamatocaulis vernicosus*, *Scorpidium cossonii* and *Warnstorfia exannulata* in different parts of temperate Europe // Preslia. Vol. 80(4). P. 399–410.
- References**
- Alekhin V.V. 1921. *The main traits of the vegetation cover in European Russia*. Moscow: «Sabashnikov M. and S.». 48 p. [In Russian]
- Baisheva E.Z. 2010. Bryophyta from march systems of Bashkortostan Republic. *Proceedings of Samara Scientific Centre RAS* 1–3: 645–647. [In Russian]
- Bogdanovskaya-Guiheneuf I.D. 1926. Spring fens of Kingisepp uezd, Leningrad Gubernia. *Journal of Russian Botanical Society* 2(3–4): 326–346. [In Russian]
- Egorov A.N., Krivetskaya T.N. 2019. The structure of the area of the State complex «Zavidovo». In: *National Park «State complex “Zavidovo”» – 90th anniversary: nature, science, history*. Moscow: Publisher House «Mercury». P. 85–113. [In Russian]
- Elina G.A., Yurkovskaya T.K. 1992. Methods of palaeohydrological regime determination as the basis for the objectivisation of the causes of mire vegetation successions. *Botanicheskii Zhurnal* 77(7): 120–124. [In Russian]
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types. In: P.D. Moore (Ed.): *European mires*. Vol. 1. London: Academic Press. P. 11–117.
- Gałka M. 2014. Pattern of plant succession from eutrophic lake to ombrotrophic bog in NE Poland over the last 9400 years based on high-resolution macrofossil analysis. *Annales Botanici Fennici* 51(1–2): 1–21. DOI: 10.5735/085.051.0101
- Gałka M., Tantau I., Carter V.A., Feurdean A. 2020. The Holocene dynamics of moss communities in subalpine wetland ecosystems in the Eastern Carpathian Mountains, Central Europe. *Bryologist* 123(1): 84–97. DOI: 10.1639/0007-2745-123.1.084
- Gams H. 1932. Quaternary distribution. In: F. Verdoorn (Ed.): *Manual of bryology*. The Hague: Martinus Nijhoff. P. 297–322.
- Gerasimov D.A. 1923. Vegetation, structure and history of development of the peat bog «Galitskiy Mokh» near the station Redkino, Nikolaevskaya railway. *Proceedings of the experimental peat station* 1: 35–73. [In Russian]
- Grimm E.C. 1991. *TILIA and TILIA GRAPH computer programs*. Springfield: Illinois State Museum. 101 p.
- Gvozdzetskiy N.A. (Ed.). 1968. *Physical-geographical zonation of the USSR: Characteristics of regional units*. Moscow: Moscow State University. 575 p. [In Russian]
- Hájková P., Horsák M., Hájek M., Jankovská V., Jamrichová E., Moutelíková J. 2015. Using multi-proxy palaeoecology to test a relict status of refugial populations of calcareous-fen species in the Western Carpathians. *Holocene* 25(4): 702–715. DOI: 10.1177/0959683614566251
- Hájková P., Štechová T., Šoltés R., Šmerdová E., Plesková Z., Dítě D., Bradáčová J., Mútnánová M., Singh P., Hájek M. 2018. Using a new database of plant macrofossils of the Czech and Slovak Republics to compare past and present distributions of hypothetically relict fen mosses. *Preslia* 90(4): 367–386. DOI: 10.23855/preslia.2018.367
- Hedenäs L., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. 2020. A revision of the genus *Tomentypnum* (Amblystegiaceae) in northern Eurasia. *Bryologist* 123(3): 377–395. DOI: 10.1639/0007-2745-123.3.377
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilletti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* 42(1): 1–116. DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
- Ignatov M.S. 1994. Regarding some specific features of rare plants distribution on the north and west of the Moscow Region. In: *Actual problems of comparative investigation of flora*. Saint-Petersburg: Nauka. P. 169–179. [In Russian]
- Ignatov M.S. 1984. *Rare plants of the north and west of the Moscow Region and their introduction*. PhD Thesis. Moscow. 200 p. [In Russian]
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 1990. Contribution to the bryoflora of the Moscow Region. In: *Floristic research in the Moscow Region*. Moscow: Nauka. P. 127–179. [In Russian]
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the moss flora of Russia. *Arctoa* 26(1): 1–10. DOI: 10.15298/arctoa.26.01
- Ivanova N.A. 1927. *Vegetation of Sergiev County*. Moscow: Novaya Derevnaya. 77 p. [In Russian]
- Kats S.V. 1928. Two outstanding mires on the north of the Moscow Region. *Moscow Local Historian* 4: 35–46. [In Russian]

- Kuznetsov O.L., Maksimov A.I., Boychuk M.A., Kutenkov S.A. 2018. Bryoflora of mire biotopes in North European Russia, its diversity and ecological characteristics. In: O.S. Pokrovsky, I. Volkova, N.P. Kosykh, V. Shevchenko (Eds.): *Mosses: Ecology, life cycle and significance*. New York: NOVA Science Publishers. P. 59–87.
- Mazei Y.A., Tsyganov A.N., Bobrovsky M.V., Mazei N.G., Kupriyanov D.A., Gałka M., Rostanets D., Khazanova K., Stoiko T., Pastukhova Yu., Fatynina Yu., Komarov A., Babeshko K., Makarova A., Saldaev D., Zazovskaya E., Dobrovolskaya M., Tiunov A.V. 2020. Peatland development, vegetation history, climate change and human activity in the Valdai Uplands (Central European Russia) during the Holocene: A multi-proxy palaeoecological study. *Diversity* 12(12): 462. DOI: 10.3390/d12120462
- Notov A.A. 2010. *National Park «Zavidovo»: Vascular plants, bryophytes, lichens*. Moscow: Delovoy mir. 368 p. [In Russian]
- Notov A.A., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2009a. New and rare bryophytes in Moscow Province. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series* 114(3):73–74. [In Russian]
- Notov A.A., Pavlov A.V., Notov V.A. 2009b. Floristic peculiarities of the tract «Korotovskoye boloto» (National Park «Zavidovo»). *Vestnik of Tver State University. Series Biology and Ecology* 15: 188–198. [In Russian]
- Notov A.A., Notov V.A., Pavlov A.V. 2010. Floristic records in Moscow province. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series* 115(6): 74–75. [In Russian]
- Notov A.A., Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R. 2011. On the problem of development and management of regional black books. *Russian Journal of Biological Invasions* 2(1): 35–45. DOI: 10.1134/S2075111711010061
- Novenko E.Y. 2016. *Vegetation and climate changes in the Central and Eastern Europe in the Late Pleistocene and Holocene at interglacial and transitional stages of climatic macro-cycles*. Moscow: GEOS. 227 p. [In Russian]
- Novenko E.Yu., Zyuganova I.S., Dyuzhova K.V., Volkova E.M. 2017. Vegetation dynamics on the Southern boundary of the broad-leaved forest zone of the East European Plain in the middle and late Holocene. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya* 5: 119–128. DOI: 10.7868/S0373244417050073
- Odgaard B.V. 1988. Glacial relicts, and the moss *Meesia triquetra* in Central and Western Europe. *Lindbergia* 14: 73–78.
- Peterka T., Hájek M. 2020. Vegetation affinity of the moss species *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa*, *Pseudocalliergon trifarium* and *Scorpidium scorpioides* across European regions. *Nova Hedwigia* 150: 133–158. DOI: 10.1127/nova-suppl/2020/133
- Peterka T., Hájek M., Jiroušek M., Jiménez-Alfaro B., Aunina L., Bergamini A., Dítě D., Felbaba-Klushyna L., Graf U., Hájková P., Hettenbergerová E., Ivchenko T.G., Jansen F., Koroleva N.E., Lapshina E.D., Lazarević P.M., Moen A., Napreenko M.G., Pawlikowski P., Plesková Z., Sekulová L., Smagin V.A., Tahvanainen T., Thiele A., Biță-Nicolae C., Biurrun I., Brisse H., Čušterevska R., De Bie E., Ewald J. et al. 2017. Formalized classification of European fen vegetation at the alliance level. *Applied Vegetation Science* 20: 124–142. DOI: 10.1111/avsc.12271
- Petrov I.P. 1912. *Mire of the Yakhroma river valley. Botanical investigation of the mires of Yakhroma river valley in Dmitrov County, Moscow Province in 1909–1911*. Report of agriculture department and Dmitrov County Zemstvo. Moscow: Dmitrov County Zemstvo. 319 p. [In Russian]
- Pisarenko O.Y., Lapshina E.D., Mul'diyarov E.Y. 2011. Cenotic positions and ecological amplitudes of mosses in the vegetation of the Great Vasyugan Swamp. *Contemporary Problems of Ecology* 4(3): 283–295. DOI: 10.1134/S1995425511030076
- Red Data Book of the Moscow Region. Mozhaysk: Verkhovye, 2018. 180 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Tver Region. Tver: Tver Printery, 2016. 400 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Republic of Bashkortostan. Vol. 1: Plants and Fungi. Moscow: Studia online, 2021. 392 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Republic of Tatarstan (plants, animals and fungi). Kazan: Idel-Press, 2016. 760 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1: Rare and endangered species of plants and fungi. Moscow: Reart, 2017. 412 p. [In Russian]
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Ramsey C.B., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hafliðason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Staff R.A., Turney C.S.M., Van Der Plicht J. 2013. IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP. *Radiocarbon* 5(4): 1869–1887. DOI: 10.2458/azu_js_rc.55.16947
- Schröter C. 1913. Genetische Pflanzengeographie. In: *Handwörterbuch der Naturwiss.* Vol. 1. P. 907–942.
- Schröter C. 1934. Genetische Pflanzengeographie. In: *Handwörterbuch der Naturwiss.* 2. Aufl. Vol. 4. P. 1002–1044.
- Štechová T., Hájek M., Hájková P., Navrátilová J. 2008. Comparison of habitat requirements of the mosses *Hamatocaulis vernicosus*, *Scorpidium cossonii* and *Warnstorfia exannulata* in different parts of temperate Europe. *Preslia* 80(4): 399–410.
- Schubert F.F. 1860. *Topographic map of Moscow province: compiled on the basis of topographic survey of 1852–1853 years*. Scale: 2 versts per inch. Moscow. Available

- from <http://kartolog.ru/2010/02/topograficheskaya-karta-moskovskoj-gubernii-1860-g/> [In Russian]
- Tyuremnov S.N. 1976. *Peat deposits*. Moscow: Nedra. 448 p. [In Russian]
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V. 2010. *Black Data Book of the flora of Central Russia: alien plant species in the ecosystems of Central Russia*. Moscow: GEOS. 512 p. [In Russian]
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Notov A.A. 2011 *Black Data Book of the flora of the Tver Region: alien plant species in the ecosystems of the Tver Region*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 296 p. [In Russian]
- Wulf E.V. 1941. Concept of relict in botanical geography. In: *Materials for history of flora and vegetation of USSR*. Vol. 1. Moscow; Leningrad: Publisher of AS USSR. P. 28–60. [In Russian]
- Yurkovskaya T.K. 1992. Geography and cartography of the mire vegetation in European Russia and adjacent territories. *Proceedings of Botanical Institute of RAS* 4: 1–256. [In Russian]

HOLOCENE DYNAMICS OF A RELICT MOSS COMPLEX IN THE KOROTOVSKOE MIRE (STATE COMPLEX «ZAVIDOVO», RUSSIA)

Maria B. Nosova¹, Elena D. Lapshina², Alexander A. Notov³, Mikhail S. Ignatov¹

¹Main Botanical Garden of RAS, Russia

e-mail: mashanosova@mail.ru, misha_ignatov@list.ru

²Yugra State University, Russia

e-mail: e_lapshina@ugrasu.ru

³Tver State University, Russia

e-mail: anotov@mail.ru

The Korotovskoe mire in the National Park «State complex “Zavidovo”» is the only mire massif in the Moscow Region (Russia) where the postglacial relict complex of vascular plants (e.g. *Betula humilis*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Saxifraga hirculus*, *Trichophorum alpinum*) and mosses (e.g. *Cinclidium stygium*, *Drepanocladus trifarius*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa*, *Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Tomentypnum nitens*) is maximally saved. This complex is typical for spring fens. We studied the main stages of the mire development during the last 10 000 years using the analysis of macroremains and radiocarbon analysis. It was shown that despite the instability of the water regime on the mire, minerotrophic mosses were found in the most peat layers. This fact confirms the stability of mineral water inflow during the early and middle Holocene. *Meesia triquetra* and *Drepanocladus trifarius* live on the mire since the Boreal period. During the Atlantic and Subboreal period (when the mire surface dried out) there was a very slow peat deposition and the mire was covered by trees, together with a decrease in minerotrophic mosses in the vegetation cover. *Scorpidium cossonii*, *Hamatocaulis vernicosus* and *Drepanocladus sendtnerii* emerge during peat deposits in the Subboreal period after the water regime restoration and the returning of swamp conditions. In the last 2000 years, the surface of the mire was covered by *Sphagnum* mosses. During the meso-oligotrophic stage of the mire development, mosses demanding a rich mineralisation remained in other parts of the mire, where conditions of rich mineral nutrition lasted longer. Limiting factors of this moss complex during the early and middle Holocene were light and level of mire waters, whereas, in the late Holocene, it was oligotrophisation of the upper peat layers because of a rapid deposition of organic matter. The complex of relict minerotrophic mosses currently existing on mires in the centre of European Russia can be considered as relicts of the glacial time, and, at the same time, as relicts of spring fens, which were more widespread in the early and middle Holocene and gradually having lost their importance as a result of autogenic succession. The obtained data indicate the great nature conservation value of the Korotovskoe mire massif.

Key words: macroremains, Moscow Region, peat deposits, radiocarbon analysis, rare moss species, spring fens