

УДК 581.526.33(470.55)

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КЛЮЧЕВЫХ БОЛОТ ГОРНО-ТАЕЖНОГО ПОЯСА ЮЖНОГО УРАЛА

© 2016 г. Т. Г. Ивченко\*, С. Р. Знаменский\*\*

\*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

\*\*Институт биологии Карельского научного центра РАН  
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11  
e-mail: ivchenkotat@mail.ru; seznam@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 18.05.2015 г.

При помощи градиентного анализа и экошкал выявлены главные факторы дифференциации растительного покрова (химизм и температура ключевой воды, а также обводнение). Выделено шесть групп растительных сообществ, которые упорядочены в осях главных экологических факторов (ключевой воде, действующей как через химический состав, так и через температуру, и степени обводнения) и охарактеризованы свитами индикаторных видов.

*Ключевые слова:* ключевые болота, экошкалы, градиентный анализ, индикаторные виды, экогруппы, экологические факторы, Южный Урал.

DOI: 10.7868/S0367059716050048

Ключевые болота, как правило, располагаются на склонах озерных и речных террас, их водно-минеральное питание осуществляется за счет ключевых и обильно выклинивающихся грунтовых вод, а также поверхностно-сточных вод безрусловых потоков (Юрковская, 1958). В Европе опубликован целый ряд работ, посвященных классификации, экологической структуре и охране растительного покрова ключевых болот (Steffen, 1922; Sjörs, 1948; Du Rietz, 1949; Rybníček, 1974; Wheeler, 1984; Heikkilä, 1987). Отечественных публикаций по данной проблематике немного (Богдановская-Гиенэф, 1926; Самбук, 1930; Юрковская, 1958; Смагин, 2007). В течение последних двадцати лет в разных странах — как в Северной Америке (Johnson, 1996), так и в Европе (Heikkilä, 1997; Tahvanainen, 2004; Pomets et al., 2010; Peterka et al., 2014) — неоднократно выполнялся градиентный анализ экологической структуры растительности ключевых болот. Исследования охватывали разномасштабные территории — от отдельного болота до Европы в целом, соответственно синтаксономическая принадлежность выделяемых внутри анализируемого материала групп варьировала от микросообществ до крупных единиц ранга союза или класса формаций. Показано (Du Rietz, 1949; Sjörs, 1952), что основным экологическим фактором для дифференциации растительности ключевых болот на уровне отдельных болотных массивов или в пределах компактного региона, как правило, является химизм болотной воды, в частности ее pH

и наличие ионов Ca, Na, K, градиент содержания которых известен как градиент “богатых-бедных” ключевых болот (“poor-rich gradient”). Также некоторые авторы отмечали важность других факторов: например, уровня болотных вод, его амплитуды (Bragazza, Gerdol, 1996; Jabłońska et al., 2011), содержания ионов железа (Rozbrojová, Hájek, 2008) или историко-биогеографических факторов (Nekola, 1999; Jiménez-Alfaro et al., 2012).

Цель данной работы — выявить основные экологические факторы, определяющие состав и структуру растительных сообществ ключевых болот горно-таежного пояса Южного Урала. Для этого было а) рассмотрено разнообразие растительных сообществ данных болот, б) охарактеризованы экологические условия их местообитаний при помощи индикаторных видов, в) проведен градиентный анализ с выявлением ведущих факторов их дифференциации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение фитоценотического разнообразия ключевых болот выполнено маршрутным методом на территории Челябинской области в горно-таежном поясе вдоль двух условных трансект. Первая (рис. 1, АБ) протяженностью 50 км проходила с запада на восток и пересекла участок западных высоких предгорий с высотами до 1400 м над ур. м. (НП “Зюраткуль”), далее тектонический разлом с широкой межгорной депрессией

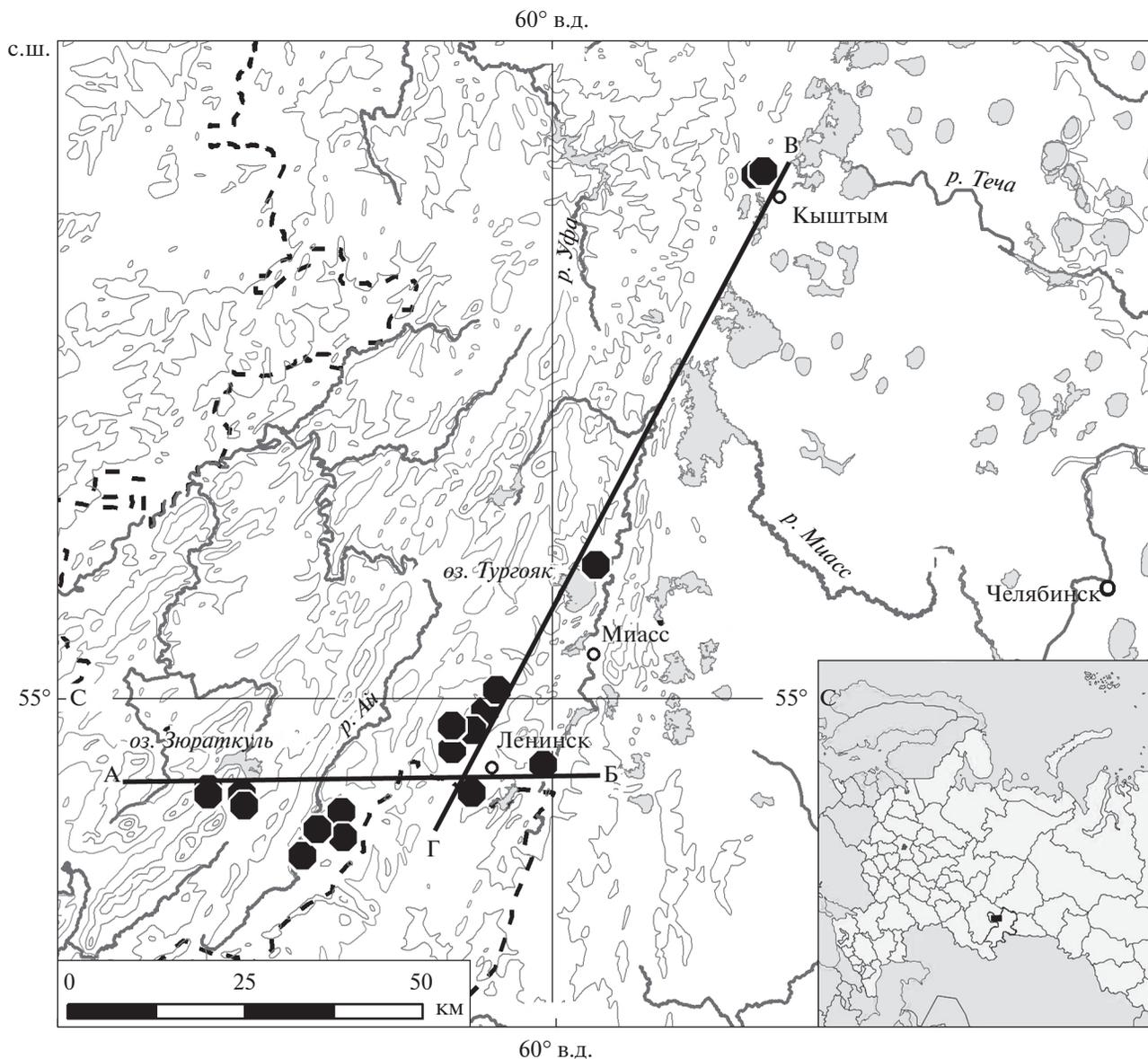
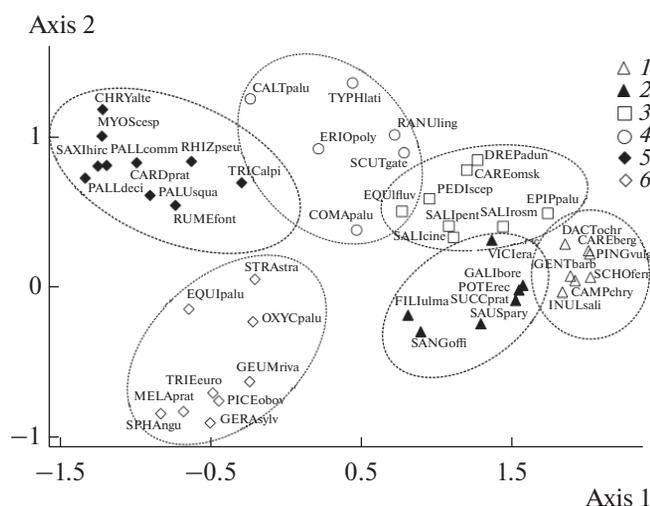


Рис. 1. Карта-схема расположения обследованных ключевых болот.

(долина р. Ай) и территорию восточных предгорий (до окр. г. Миасс). Последняя имеет небольшую протяженность в широтном направлении, грядово-холмистый рельеф и меридионально вытянутую систему хребтов со средней высотой около 500 м над ур. м. Вторая трансекта (рис. 1, ВГ) протяженностью около 100 км имела направление с севера на юг (г. Кыштым – г. Миасс) и проходила по восточным предгориям Южного Урала, где местами широко распространены основные осадочные горные породы, в частности известняки, и где заболоченность отдельных ландшафтов может достигать 12%, что максимально для данной территории.

Болота Южного Урала в целом исследованы слабо, о ключевых болотах региона сведения немногочисленны, в основном они касаются схенуново-осоково-гипновых болот богатого напорно-грунтового питания, находящихся здесь на восточном пределе своего ареала (Герасимов, 1926; Брадис, 1946, 1961; Куликов, Филиппов, 1997; Ивченко, 2012; Ивченко, Куликов, 2013). Материалами для данной публикации послужили 115 геоботанических описаний открытых (максимальная сомкнутость древесного яруса – 0.15–0.20) растительных сообществ, выполненных на 18 болотных массивах богатого ключевого и напорно-грунтового питания в течение полевых сезонов 2004–2014 гг. Мы ограничились анализом только открытых



**Рис. 2.** Ординационная диаграмма NMS индикаторных видов растений для выделенных кластеров. 1–6 в легенде диаграммы соответствуют номерам кластеров в тексте. Расшифровку акронимов видовых названий см. в тексте.

участков, чтобы устранить градиент между собственными болотами и окружающими их лесами. Описания выполняли на площадках размером 100 м<sup>2</sup>. На участках с комплексным покровом отдельно описывали растительность каждого элемента комплекса, и если площадь фитоценоза была меньше 100 м<sup>2</sup>, описание проводили в его естественных границах. Названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995) с дополнениями, мохообразных – по М.С. Игнатову с соавт. (Ignatov et al., 2006).

Кластеризация материала была проведена методом гибкой беты (flexible beta) при значении  $\beta = -0.25$  (Lance, Williams, 1967). Для вычисления матрицы расстояний использовалась относительная дистанция Сьёренсена. Градиентный анализ был выполнен методом неметрического шкалирования (NMS) (Kruskal, Wish, 1978).

Поскольку прямые измерения факторов среды практически отсутствовали, интерпретация ординационных градиентов была выполнена методами экологических шкал. При этом мы не ориентировались на шкалы какого-либо одного автора, выполнив обработку по шкалам Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1991), Э. Ландольта (Landolt, 1977), Л.Г. Раменского с соавт. (1956) и Д.Н. Цыганова (1983). Каждый метод имеет свои достоинства и недостатки, поэтому удовлетворительным считался результат, когда градиенты по соответствующим шкалам от разных авторов совпадали.

Диагностическую ценность видов в выделенных кластерах определяли при помощи двух методов анализа индикаторных видов: IndVal (Dufrière, Legendre, 1997) и  $\Phi$  (“фи”) (Tichý, Chitry,

2006). Отбор индикаторных видов осуществлялся на основании анализов обоими методами. Статистическая значимость получаемых индексов была оценена тестом Монте-Карло по результатам 4999 итераций.

Основная часть многомерной статистики, включая кластерный анализ, ординацию и анализ индикаторных видов, были выполнены в пакете PC-ORD 6.12 (McCune, Mefford, 2011). Обработка описаний по экошкалам была произведена при помощи программы Ecoscale for Windows (Грохлина, Ханина, 2006).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам кластерного анализа были выделены шесть групп растительных сообществ. Четыре из них достаточно четко очерчены в ординационном пространстве NMS и практически не перекрываются друг с другом. Еще два кластера (см. рис. 2, 3) отделены от четырех остальных, но граница между ними самими диффузна и может смещаться при изменении величины  $\beta$  или смене метрики, например на расстояние Жаккара. Тем не менее мы сочли необходимым рассматривать эти два кластера как две отдельные группы сообществ, каждая со своими характеристиками. Особенности растительности каждого кластера изложены ниже, схема отношений представлена на ординационной диаграмме индикаторных видов.

Первый кластер объединяет сценусово-осоково-гипновые (*Schoenus ferrugineus* + *Carex lasiocarpa* + *C. buxbaumii* – *Campylium stellatum* + *Scorpidium cossonii*) сообщества. Они занимают открытые участки центральных частей болот богатого напорно-грунтового питания без выхода ключей. Растительные сообщества известковых низинных болот с *Schoenus ferrugineus* характерны для районов Центральной Европы (Кац, 1948). Восточная граница основной области их распространения проходит по северо-западу России (Боч, Смагин, 1987). Индикаторными видами данного кластера являются *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Carex bergrothii*, *Dactylorhiza ochroleuca*, *Gentianopsis barbata*, *Inula salicina*, *Pinguicula vulgaris*, *Schoenus ferrugineus*, которых можно рассматривать в качестве эколого-ценотической группы, включающей как европейские виды, так и виды с азиатским ареалом, что подчеркивает региональную специфику данных сообществ, находящиеся на границе двух частей света, причем европейская фракция в этом кластере наиболее выражена по сравнению с другими.

Второй кластер имеет диффузную границу с первым и представлен молиниевыми-осоково-гипновыми (*Molinia caerulea* + *Carex lasiocarpa* + *C. buxbaumii* – *Campylium stellatum* + *Scorpidium cossonii*) сообществами, которые занимают сходные, но менее обводненные местообитания по сравне-

нию с первой группой, с которой они близки по составу и структуре. Среди индикаторов этого кластера выделяется группа луговых видов, также играющая заметную роль и в первой группе сообществ: *Galium boreale*, *Filipendula ulmaria*, *Potentilla erecta*, *Sanguisorba officinalis*, *Saussurea parviflora*, *Succisa pratensis*, *Vicia cracca*. Выражены древесный и кустарниковый ярусы.

Третий кластер представляют березово-осоково-гипновые (*Betula pubescens* – *Carex lasiocarpa* + *C. buxbaumii* – *Scorpidium cossonii* + *Calliergonella cuspidata*) фитоценозы. В данных местообитаниях наблюдается более застойное обводнение, как следствие, они беднее кислородом и минеральными веществами. Здесь, как и в сообществах второго кластера, выражены древесный и кустарниковый ярусы. Индикаторная группа видов кластера включает бореально-лесостепные виды: *Carex omskiana*, *Drepanocladus aduncus*, *Epipactis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Salix cinerea*, *Salix pentandra*, *Salix rosmarinifolia*. Эти сообщества, вероятно, будут встречаться и в лесостепной зоне.

В четвертый кластер выделились осоково-гипновые (*Carex lasiocarpa* + *C. diandra* – *Calliergonella cuspidata* + *Drepanocladus polygamus*) сообщества, занимающие обильно увлажненные местообитания, часто вокруг остаточных озерков. Этот кластер индицируют прибрежно-водные виды: *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*, *Ranunculus lingua*, *Scutellaria galericulata*, *Typha latifolia*.

Пятый кластер объединил осоково-камнеломково-гипновые (*Saxifraga hirculus* + *Carex diandra* – *Paludella squarrosa* + *Tomentypnum nitens*) и осоково-моховые (*Carex diandra* – *Sphagnum warnstorffii* + *Tomentypnum nitens*) фитоценозы, развивающиеся в непосредственной близости от ключей. Соотношение и площади данных сообществ зависят от наполненности и водного режима источника. Роль *Sphagnum warnstorffii* в сообществах ключевых болот усиливается с запада на восток Евразии, и в континентальном климате он начинает играть содоминирующую роль, что справедливо и на изученных нами болотах (Rybniček et al., 1984; Смагин, 2006; Лапшина, 2010). Это влажные и наиболее холодные местообитания, имеющие небольшие размеры – до 150 м в диаметре. Их индицирует особая группа видов, отмечаемых разными авторами на ключевых болотах других регионов: *Cardamine pratensis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Myosotis cespitosa*, *Pallustriella commutata*, *Pallustriella decipiens*, *Paludella squarrosa*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Rumex acetosa* ssp. *fontana-paludosa*, *Saxifraga hirculus*, *Trichophorum alpinum*. При последующей олиготрофизации этих местообитаний усиливается роль *Sphagnum warnstorffii*, и на их месте развиваются осоково-моховые сообщества шестого кластера. Такая

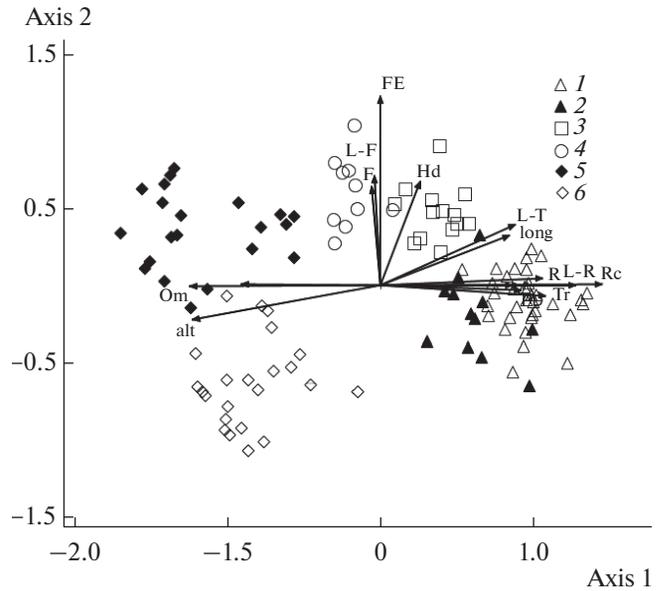


Рис. 3. Ординационная диаграмма NMS описаний горных ключевых болот Южного Урала. 1–6 в легенде диаграммы соответствуют номерам кластеров в тексте. Векторы экологических факторов приведены в соответствии с экошкалами различных авторов (см. табл. 1).

особенность экологии растительных сообществ ключей отражена на ординационной диаграмме (см. рис. 2, 3).

Шестой кластер представлен осоково-сфагновыми (*Bistorta major* + *Carex diandra* – *Sphagnum warnstorffii*) фитоценозами ключевого питания. Проективное покрытие древесного яруса достигает 20%, преобладает ель. Экологические условия местообитания более кислые, слабо обводненные, с большей амплитудой колебания болотно-грунтовых вод. Индикаторная группа видов кластера представлена лесо-болотными видами: *Equisetum palustre*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Melampyrum pratense*, *Oxycoccus palustris*, *Picea obovata*, *Sphagnum angustifolium*, *Straminergon stramineum*, *Trientalis europaea*.

Анализ индикаторных видов позволил выявить биогеографические особенности и специфику экологии местообитаний сообществ ключевых болот Южного Урала. Полученные с помощью кластерного анализа шесть групп растительных сообществ в дальнейшем будут типизированы нами и встроены в разрабатываемую классификационную схему болотной растительности.

При помощи неметрического шкалирования нами выявлены два основных градиента, определяющих экологическую структуру изученной растительности: первый градиент является основным и объясняет 78.2% общей дисперсии, второй – 12.4%. Суммарный показатель весьма

**Таблица 1.** Коэффициенты корреляции Пирсона ( $r$ ) и Кендалла ( $\tau$ ) ординационных осей с факторами среды по основному экологическому шкалам и с географическими координатами

Фактор/координата	Экошкала	1-я ось		2-я ось	
		$r$	$\tau$	$r$	$\tau$
Кислотность субстрата	“R” Элленберга	0.743	0.558	0.163	0.062
	“R” Ландольта	0.689	0.504	0.016	-0.044
	“Rc” Цыганова	0.817	0.618	0.035	-0.001
Температура	“T” Элленберга	0.383	0.308	0.299	0.163
	“T” Ландольта	0.681	0.436	0.454	0.229
Минеральное богатство субстрата	“Tr” Цыганова	0.752	0.557	-0.195	-0.194
Увлажнение грунта	“F” Элленберга	-0.183	-0.15	0.58	0.433
	“F” Ландольта	-0.142	-0.14	0.608	0.451
	“Hd” Цыганова	0.371	0.218	0.596	0.406
	“FE” Раменского	0.027	-0.044	0.8	0.606
Континентальность климата	“K” Элленберга	-0.688	-0.498	0.052	0.009
	“K” Ландольта	0.672	0.481	0.009	-0.077
	“Kn” Цыганова	-0.076	-0.048	-0.532	-0.371
Широта	lat	0.246	0.325	0.382	0.178
Долгота	long	0.665	0.286	0.412	0.292
Высота над ур. м.	alt	-0.8	-0.351	-0.344	-0.289

высок и включает 90.6% изменчивости. Экологический смысл обоих градиентов довольно прозрачен. Сразу заметна сильная положительная корреляция (значимость здесь и далее  $p < 0.0001$ ) первой ординационной оси с кислотностью почв: экошкалы “R” Элленберга и Ландольта, а также “Rc” Цыганова (табл. 1).

Следующая группа факторов, которые положительно коррелируют с первой ординационной осью, связана с температурами. Их выражают термоклиматические шкалы “T” Элленберга и Ландольта. Однако, скорее, речь идет не о климатических факторах, а о влиянии подтока холод-

ной ключевой воды. Обилие некоторых толерантных к холоду видов гипоарктического или аркто-монтанного происхождения, в частности тех, которые являются индикаторными для 5-го кластера, отрицательно коррелирует с первой осью NMS, так что, скорее, этот градиент, как и градиент pH, отражает именно местные гидрологические условия (табл. 2).

Возможное влияние климата обнаруживается не столь однозначно. Хотя и заметна значимая связь первой ординационной оси с некоторыми из климатических факторов, континентальность по Элленбергу коррелирует с ней отрицательно, по Ландольту – положительно, а по Цыганову – не проявляет значимой корреляции. Тем не менее определенный тренд в географической изменчивости сообществ наблюдается: первая ось значимо положительно коррелирует с долготой и отрицательно – с высотой описания над уровнем моря. Так как большинство наших описаний были выполнены на восточном макросклоне Уральских гор, связь представляется вполне логичной, но обосновать ее статистически на данном этапе невозможно в связи с небольшим географическим ареалом выполненных работ.

Градиент, соответствующий второй ординационной оси, более прост к интерпретации, хотя и не столь значителен. Он положительно коррелирует с увлажнением, которому соответствуют

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции Пирсона ( $r$ ) и Кендалла ( $\tau$ ) обилия некоторых гипоарктических и аркто-монтанных видов (Hill, Preston, 1998; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Куликов, 2005) с координатой первой ординационной оси NMS

Вид	$r$	$\tau$
<i>Pallustriella decipiens</i>	-0.482	-0.388
<i>Paludella squarrosa</i>	-0.690	-0.541
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	-0.406	-0.326
<i>Saxifraga hirculus</i>	-0.579	-0.471
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	-0.725	-0.556
<i>Tomentypnum nitens</i>	-0.715	-0.555

шкалы “F” Элленберга и Ландольта, “Hd” Цыганова и “FE” Раменского. Таким образом, вторая ординационная ось практически наверняка обозначает природный градиент обводнения. Особенно отчетливо это видно на разнице по второй оси между гипновыми сообществами (кластер 5) и сообществами с преобладанием *Sphagnum warnstorffii* (кластер 6). Сфагновые мхи, разрастаясь, дают развитую подушку, которая представляет более сухие условия, в которых могут поселяться мезофитные виды, в отличие от мочажин с гипновыми мхами (Johnson, 1996).

Не проявляет значимой корреляции ни с одной ординационной осью  $\alpha$ -разнообразие данных сообществ, определенное как число видов растений на описание (1-я ось:  $r = 0.287$ ,  $\tau = 0.199$ ; 2-я ось:  $r = 0.114$ ,  $\tau = 0.083$ ). С нашей точки зрения, это обозначает, что, несмотря на специфику каждого из рассмотренных блоков сообществ, все они довольно близки между собой.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обработаны геоботанические описания открытых (без сомкнутого древесного яруса) участков болот богатого ключевого и напорно-грунтового питания. По результатам кластерного анализа выделено шесть групп растительных сообществ, достаточно четко очерченных в ординационном пространстве. Каждый кластер охарактеризован группой индикаторных видов, которые обладают близкими экологическими требованиями в пределах каждого блока сообществ.

Самые богатые, питаемые относительно теплыми грунтовыми водами, и среднеувлажненные местообитания занимают сообщества 1-го и 2-го кластеров. Самыми обедненными, испытывающими значительные амплитуды колебания болотно-грунтовых вод, являются местообитания фитоценозов 6-го кластера. Сходное с ними положение по первой оси, но значительно более увлажненное по второй оси занимают растительные сообщества, развивающиеся вокруг ключей (5-й кластер). Относительная бедность данных сообществ, вероятно, связана в первом случае с процессами олиготрофизации местообитаний, во втором – с питанием крайне холодной ключевой водой. Промежуточное положение по первой оси занимают растительные сообщества 3-го и 4-го кластеров, при этом отмечается наибольшее увлажнение последнего, что индицируется группой прибрежно-водных видов.

Главным экологическим фактором, обеспечивающим свыше 3/4 всей изменчивости растительности ключевых болот горной части Южного Урала, является фактор ключевой воды, выражающийся как в химическом воздействии через поступление минеральных веществ, так и в темпера-

турном воздействии через подток холодной воды. Меньшее влияние оказывает второй фактор – фактор обводнения, способный выражаться в уровне болотных вод, их амплитуде и развитости сфагнового ковра.

В большинстве случаев полученные нами результаты с применением экошкал разных авторов показали хорошую согласованность друг с другом и с данными зарубежных исследователей независимо от того, использовали они для определения спектра условий среды косвенную или прямую оценку. Соответствие получаемых результатов с применением экошкал и натурных измерений свидетельствует о применимости первого метода для характеристики экологического пространства местообитаний.

Авторы выражают благодарность д.б.н. Т.К. Юрковской (БИН РАН), д.б.н. О.Л. Кузнецову (ИБ КарНЦ РАН) и анонимному рецензенту, ценные советы которых помогли улучшить рукопись, а также Г.А. Тюсову (БИН РАН) за помощь при работе с картографическим материалом. Сбор полевого материала выполнен при поддержке РФФИ (грант № 14-04-00362), камеральная обработка – в рамках государственного задания (темы № 01201458546 и 022120140007).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богдановская-Гиензф И.Д. Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губ. // Журн. Русского бот. об-ва. 1926. № 3–4. С. 323–346.
- Боч М.С., Смагин В.А. Редкие ассоциации болот Северо-Запада европейской части СССР (*Primulo-Schoenetum ferruginei*, *Caricetum hostianae*, *Cladietum marisci*) // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1987. Т. 92. Вып. 4. С. 104–111.
- Брадис Е.М. Торфові болота Мезягутівського лісостепу (Башкирія) // Ботан. журн. АН УРСР. 1946. Т. III. № 3–4. С. 44–58.
- Брадис Е.М. Растительный покров болот Башкирской АССР // Вопросы классификации растительности. Свердловск, 1961. С. 127–132.
- Герасимов Д.А. Геоботаническое исследование торфяных болот Урала // Торфяное дело. 1926. № 3. С. 53–58.
- Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат-лы II всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та, 2006. С. 87–89.
- Ивченко Т.Г. Редкие болотные сообщества с *Schoenus ferrugineus* на Южном Урале (Челябинская область) // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 6. С. 783–790.
- Ивченко Т.Г., Куликов П.В. Находки редких видов сосудистых растений на болотах Южного Урала (Челябинская область) // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 3. С. 90–101.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1–2. М.: КМК, 2003. Т. 1: С. 1–608; 2004. Т. 2. С. 609–960.
- Кац Н.Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург—Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. О реликтовом характере фитоценозов известковых болот Южного Урала и распространении некоторых характерных для них редких видов // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1997. Т. 102. Вып. 3. С. 54–57.
- Лапина Е.Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Ханты-Мансийск: Изд-во Югорского гос. ун-та, 2010. 186 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Самбук Ф.В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна реки Облы, притока реки Луги // Труды Ботанического музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 277–310.
- Смагин В.А. Растительность союза *Bistorta-Caricion diandrae* all. nov. на болотах таежной зоны европейской части России // Ботан. журн. 2007. Т. 92. № 9. С. 1340–1365.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 242 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- Юрковская Т.К. О ключевых болотах Карелии // Ботан. журн. 1958. Т. 43. № 4. С. 544–548.
- Bragazza L., Gerdol R. Response surfaces of plant species along water-table depth and water pH gradients in a poor mire on the Southern Alps // Ann. Bot. Fennici. 1996. V. 33. P. 11–20.
- Du Rietz G.E. Huvudenheter och huvudgranser i svensk myrvegetation // Svensk Bot. Tidskrift. 1949. V. 43. P. 279–304.
- Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological monographs. 1997. V. 37. P. 345–366.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. V. 18. P. 1–248.
- Heikkilä H. The vegetation and ecology of mesotrophic and eutrophic fens western in Finland // Ann. Bot. Fennici. 1987. V. 24. P. 155–175.
- Hill M.O., Preston C.D. The geographical relationships of British and Irish bryophytes // J. of Bryology. 1998. V. 20. P. 127–226.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. C. 1–130.
- Iomets M., Truus L., Pajula R., Sepp K. Species composition and structure of vascular plants and bryophytes on the water level gradient within a calcareous fen in North Estonia // Estonian J. of Ecology. 2010. V. 59. № 1. P. 19–38.
- Jabłońska E., Pawlikowski P., Jarzombkowski F. et al. Importance of water level dynamics for vegetation patterns in a natural percolation mire (Rospuda fen, NE Poland) // Hydrobiologia. 2011. V. 674. P. 105–117.
- Jiménez-Alfaro B., Fernández Pascual E., Díaz Gonzalez T.E. et al. Diversity of fen vegetation and related plant specialists in mountain refugia of the Iberian Peninsula // Folia Geobotanica. 2012. V. 47. P. 403–419.
- Johnson J. Phytosociology and gradient analysis of a subalpine treed fen in Rocky Mountain National Park, Colorado // Canadian J. of Botany. 1996. V. 74. P. 1203–1218.
- Kruskal J.B., Wish M. Multidimensional Scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, number 07-011. Newbury Park: Sage Publications, 1978. 93 p.
- Lance G.N., Williams W.T. A general theory of classification sorting strategies. I. Hierarchical systems // Computer Journal. 1967. V. 9. P. 373–380.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgen. Hochschule. Zurich, 1977. H. 64. S. 1–208.
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12. Glendened Beach, Oregon: MjM Software, 2011.
- Nekola J.C. Paleoregugia and neoregugia: the influence of colonization history on community pattern and process // Ecology. 1999. V. 80. P. 2459–2473.
- Peterka T., Plesková Z., Jiroušek M., Hájek M. Testing floristic and environmental differentiation of rich fens on the Bohemian Massif // Preslia. 2014. V. 86. P. 337–366.
- Rozbrojová Z., Háek M. Changes in nutrient limitation of spring fen vegetation along environmental gradients in the West Carpathians // J. of Vegetation Science. 2008. V. 19. P. 613–620.
- Rybniček K. Die Vegetation der Moore im südlichen Teil der Böhmischo-mährischen Höhe. Praha: Akademie Verlag, 1974. 243 s.
- Rybniček K., Balátová-Tuláčková E., Neuhäusl R. Přehled rostlinných společenstev rašeliníšť a mokřadních luk Československa // Studia Československé akademie věd. 1984. № 8. 123 s.
- Sjörs H. Myrvegetation i Bergslagen // Acta phytogeographica suecica. 1948. V. 21. P. 1–299.
- Sjörs H. On the relation between vegetation and electrolytes in north Swedish mire waters // Oikos. 1952. V. 2. P. 241–258.
- Steffen H. Zur weiteren Kenntnis der Quellmoore des Preussischen Landrückens mit hauptsächlichlicher Berücksichtigung ihrer Vegetation // Botan. Archiv. 1922. Bd I. Ht. 5–6. S. 261–313.
- Tahvanainen T. Water chemistry of mires in relation to the poor-rich vegetation gradient and contrasting geochemical zones of north-eastern Fennoscandian shield // Folia Geobotanica. 2004. V. 39. P. 353–369.
- Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // J. of Vegetation Science. 2006. V. 17. P. 809–818.
- Wheeler B.D. British Fens: a review // European Mires. Ed. by Moore P.D. London: Academic Press, 1984. P. 237–281.