



УДК 581.9[581.526.425+581.526.426.2](470)

Ценоотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны

И. Б. Кучеров^{1*}, А. А. Зверев^{2, 3*}

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия.
E-mail: atragene@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

² Национальный исследовательский Томский государственный университет, пр. Ленина, д. 36, г. Томск, 634050, Россия

³ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия
E-mail: ibiss@rambler.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>

*Авторы для переписки

Ключевые слова: бореонеморальный флороэлемент, история флоры и растительности, карбонатные почвообразующие породы, неморальный флороэлемент, таежные леса, широколиственные леса.

Аннотация. Анализируются ценоотические позиции 14 неморальных и бореонеморальных видов сосудистых растений в средней и южной тайге сравнительно с зоной широколиственных лесов. В основу анализа положена выборка из 1669 геоботанических описаний, выполненных на территории Европейской России в 1996–2018 гг. Неморальные виды представлены в основном теневыми мезоэвтрофами из состава тилиетальной и фагетальной ценогенетических свит. Более светолюбивым мезотрофам и мезоэвтрофам из состава кверцетальной свиты чаще свойствен бореонеморальный тип зонального распространения. В таежной зоне тилиетальные и фагетальные виды встречаются, прежде всего, в южнотаежных ельниках кисличных и неморально-травяных. Но они свойственны также ельникам высокотравным при основании склонов и в долинах ручьев, в том числе и в средней тайге. Кверцетальные виды, помимо ельников названных типов, характерны для сосняков травяно-зеленомошных. Виды всех упомянутых свит обычны также в мелколиственных лесах. Среди бетикулярных видов, произрастающих вместе с неморальными в тайге, можно выделить бореальные «первично-бетикулярные» и бореонеморальные «вторично-бетикулярные», ценогенетически соответственно подгольцовые и кверцетальные. Последние достигают широкого распространения и господства в мелколиственных лесах, что видно на примере *Aegopodium podagraria*. По данным корреляционного анализа (r_s Спирмена), увеличение проективных покрытий неморальных и бореонеморальных видов связано как с теплообеспеченностью вегетации, так и с океаничностью климата. Эти эффекты наиболее выражены в ряду от широколиственных лесов к ельникам кисличным и далее черничным на плакорах, ослабевают в ельниках высоко- и ширококравных на богатых почвах и нивелируются в осинниках. Выходы карбонатных пород благоприятствуют выживанию неморальных видов в тех регионах, куда последние проникли в климатически благоприятные эпохи. В интергляциалах они также способствовали их расселению. Индивидуализация ценоотического поведения неморальных видов на границах ареалов не исключает их совместного произрастания в реликтовых и экстразональных местонахождениях.

Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities

I. B. Kucherov¹, A. A. Zverev^{2, 3}

¹ Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russian Federation

² Tomsk National Research State University, Lenina Pr., 36, Tomsk, 634050, Russian Federation

³ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: boreal-nemoral floristical element, broadleaved forests, carbonate bedrock, dark-coniferous forests, history of flora and vegetation, nemoral floristical element.

Summary. Phytocoenotic behaviour of 14 nemoral or boreal-nemoral vascular plant species is analyzed in the middle- and southern-taiga subzones in comparison with that in the broadleaved-forest zone, based upon the set of 1669 relevés made in European Russia in 1996–2018. The nemoral species are mainly represented by shadow mesoeutrophic plants from the “corteges” of *Tilia cordata* s. l. and *Fagus sylvatica*. The more light-demanding plants from the *Quercus robur* “cortege”, either mesotrophic, or mesoeutrophic, more often demonstrate the boreal-nemoral type of zonal distribution. In the boreal-forest zone, linden and beech companions are typical for the southern-boreal nemoral-herb / sorrel spruce (*Picea abies* s. l.) forests on placors as well as the valley / riparian tall-herb forests, including the middle-boreal ones. The oak companions also inhabit grass-feathermoss pine (*Pinus sylvestris*) forests, besides the spruce forest types mentioned. Species from all the named “corteges” are also common in the small-leaved forests. The *Betula* companions which grow together with the nemoral plants in boreal forests could also be subdivided into the two florogenetical groups, namely a) the boreal, originally subalpine plants and b) the boreal-nemoral ones, originally oak companions. Species from the latter group often become widespread and dominant in the small-leaved forests; a good example is provided by *Aegopodium podagraria*. The rank correlation (Spearman r_s) analysis shows the projective cover increase is connected with either the growing season warmth supply, or the climate oceanicity for both nemoral and boreal-nemoral species. These effects are most sound in the placor community sequence from broadleaved forests to sorrel and then bilberry-feathermoss spruce ones but weakened in the tall-herb forests on rich soil and completely levelled in the aspen (*Populus tremula*) forests. Carbonate bedrock outcrops contribute to nemoral species survival in the areas they inhabited during the climatically favourable epochs; they also favoured the migration of these species during the interglacials. Individualization of coenotic patterns of nemoral species at their distribution limits does not contradict to joint occurrence of such plants in relict / extrazonal locations.

Введение

Статья продолжает серию публикаций по вопросам географической изменчивости ценологических позиций видов растений (Kucherov, Zverev, 2021; Kucherov et al., 2022) и посвящена анализу ценологических позиций неморальных и бореонеморальных видов вблизи от северных границ ареалов в лесных сообществах таежной зоны Европейской России, отчасти также в Сибири. Помимо собственно выявления этих позиций и анализа их зависимости от зонально-климатических и топоэдафических факторов, целью работы является также интерпретация полученных результатов в терминах классической школы отечественной флорогенетики. Тем самым авторы стремятся к детализации и конкретизации положений, накопленных этой школой, к освещению их на новом материале, в идеале – к их новому синтезу. Мы надеемся, что это может способствовать развитию исторических подходов к анализу состава ценофлор и закономерностей формирования растительных сообществ.

Использованные данные и методы

Виды растений отнесены к неморальному либо бореонеморальному элементам флоры исходя из зонального и высотно-поясного простираения их ареалов и ценоареалов (Meusel

et al., 1965, 1978, 1992; Hultén, Fries, 1986), т. е. данные элементы понимаются в статье как зонально-координатные (Yurtsev, Kamelin, 1991). Виды неморального элемента наиболее обычны и обильны в зональных сообществах широколиственно-лесной зоны. Постоянство и проективное покрытие (ПП) бореонеморальных видов сопоставимы в сообществах этой зоны и в темнохвойно-таежных, борových и/или вторичных мелколиственных лесах южной и средней тайги. Для наименования ценогенетических элементов флоры в работе используются иные термины, относящиеся к историческим свитам растительности (Клеоров, 1941; Zozulin, 1973; Kamelin et al., 1999).

В качестве модельных избраны три древесных (*Quercus robur* L., *Acer platanoides* L. и *Tilia cordata* Mill. s. l.) и 5 травянистых (*Asarum europaeum* L., *Viola mirabilis* L., *V. riviniana* Reichenb., *Pulmonaria obscura* Dum., *Galeobdolon luteum* Huds.) неморальных видов, в Европейской России заходящих достаточно далеко в тайгу. Вместе с ними рассматриваются 5 бореонеморальных видов – *Carex digitata* L., *Convallaria majalis* L., *Actaea spicata* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Aegopodium podagraria* L. Промежуточные позиции между двумя элементами занимает *Stellaria holostea* L. На западе Европейской России она проявляет себя как подлинно неморальный, но ближе к Уралу – скорее как бореонеморальный

вид. Для характеристики широтного тяготения подобных видов Б. А. Юрцев (Yurtsev, Kamelin, 1991) использовал региональные широтные элементы, устанавливаемые отдельно для разных долготных секторов или региональных флор.

Всего в анализ включено 14 модельных видов сосудистых растений, встречающихся во всех или почти во всех обследованных пунктах таежной зоны. Дополнительно к ним в тексте упоминаются и иные неморальные (*Carex pilosa* Scop., *Lunaria rediviva* L., *Mercurialis perennis* L., *Galium odoratum* L. и др.) и бореонеморальные (*Lonicera xylosteum* L. и др.) виды, распространенные не столь широко. Как правило, соответствующие неморальные виды не заходят столь далеко на север, останавливаясь в южной тайге или даже южнее. Однако в средней полосе Европейской России они сопряжены в своем распространении с избранными модельными видами, нередко произрастают совместно с ними и даже доминируют. Характеристики их ценофитического поведения не менее важны.

В основу анализа положено 1669 описаний лесной растительности, хранящихся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Zverev, 2007). Из них 1372 выполнены И. Б. Кучеровым – лично либо вместе с товарищами по экспедициям: С. А. Кутенковым (Институт биологии КарНЦ РАН), А. В. Разумовской (Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН), С. И. Дровниной (Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Н. П. Лаверова УрО РАН), С. Ю. Большаковым (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН), Н. М. Решетниковой (Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН) – при обследованиях эталонных, в основном заповедных территорий средней и южной тайги и зоны широколиственных лесов Европейской России в 1996–2018 гг. (табл. 1, рис.). Описания из подзоны хвойно-широколиственных лесов (подтайги) не вошли в анализ ввиду их малочисленности. Все описания выполнялись в процентной шкале ПП по ярусам в границах однородных, визуально малонарушенных участков лесной растительности на площади не менее 400 м², с древостоями не моложе VI класса возраста. Подробное описание методики опубликовано ранее (Kucherov, 2019). Еще 151 описание из Костромской обл. (Braslavskaya, Tikhonova, 2006; Lugovaya, 2010) получено из базы данных ЦЭПЛ РАН (Zaugholnova, Khanina, 1996). 60 описаний Я. Л. Паала из заповедника

«Кивач» взято из архива заповедника (Paal, 1978 in Kucherov, Zverev, 2021), 86 описаний К. О. Короткова из Валдайского национального парка (дополнительно к описаниям И. Б. Кучерова) – из его монографии (Korotkov, 1991). Описания, выполненные в шкале рангов Ж. Браун-Бланке, приведены к шкале ПП (Kucherov, 2019).

При группировании описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций применена доминантно-детерминантная классификация растительности, восходящая к работам В. Н. Сукачева (Sukachev, 1928; etc.) с последующими уточнениями (Kurnayev, 1968; Rysin, Savelyeva, 2002; Kucherov, 2019). Нами выделены следующие укрупненные типы лесных сообществ:

I. Ельники (из *Picea abies* (L.) Karst. s. l.): I.1 – черничные зеленомошные (с господством *Vaccinium myrtillus* L., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. в приземных ярусах). I.2 – кисличные (с *Oxalis acetosella* L.). I.3 – свежие неморально-травяные (зеленчуковые с *Galeobdolon luteum*, в зоне широколиственных лесов – также волосистоосоковые с *Carex pilosa*) и сложные (липняковые с *Tilia cordata*, лециновые с *Corylus avellana* L.). I.4 – высокотравные (аконитовые с *Aconitum septentrionale* Koelle, крупнопоропотноковые с *Dryopteris* spp. и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth) и влажные широколиственные (снытевые с *Aegopodium podagraria*, медуницевые с *Pulmonaria obscura*, пролесниковые с *Mercurialis perennis*). I.5 – мезоэвтрофные травяно-сфагновые (с участием *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. s. l. и *Sphagnum warnstorffii* Russ.).

II. Сосняки (из *Pinus sylvestris* L.) кисличные и иные травяно-зеленомошные – вейниковые с *Calamagrostis arundinacea* (Web.) Roth, ландышевые с *Convallaria majalis*, орляковые с *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken, в Двино-Печорском регионе – костянично-брусничные с господством *Vaccinium vitis-idaea* L. и *Rubus saxatilis* L.

III. Березняки: III.1 – кисличные, травяно-зеленомошные (в таежной зоне) и волосистоосоковые (в широколиственно-лесной зоне) из *Betula pendula* Roth, III.2 – высокотравные и влажные широколиственные, также из *B. pubescens* Ehrh. Группирование соответствующих типов обусловлено как их экологической общностью, так и (в случае березняков травяно-зеленомошных и волосистоосоковых) не всегда достаточным числом описаний.

IV. Осинники (из *Populus tremula* L.): IV.1, IV.2 – аналогично березнякам.

V. Широколиственные леса – внепойменные дубравы (из *Quercus robur*) и липняки: V.1 – волосистоосоковые и зеленчуковые на супесях; V.2 – влажные широколиственные (сныгевые, медуницевые, пролесниковые, лунниковые с *Lunaria rediviva*) на суглинках и глинах.

VI. Черноольховые леса (из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; всех типов).

Сосняки лишайниковые и брусничные зеленомошные, заболоченные мезо- и олиготрофные сосняки и ельники сфагновые исключены из анализа, так как рассматриваемые виды в них не встречаются.

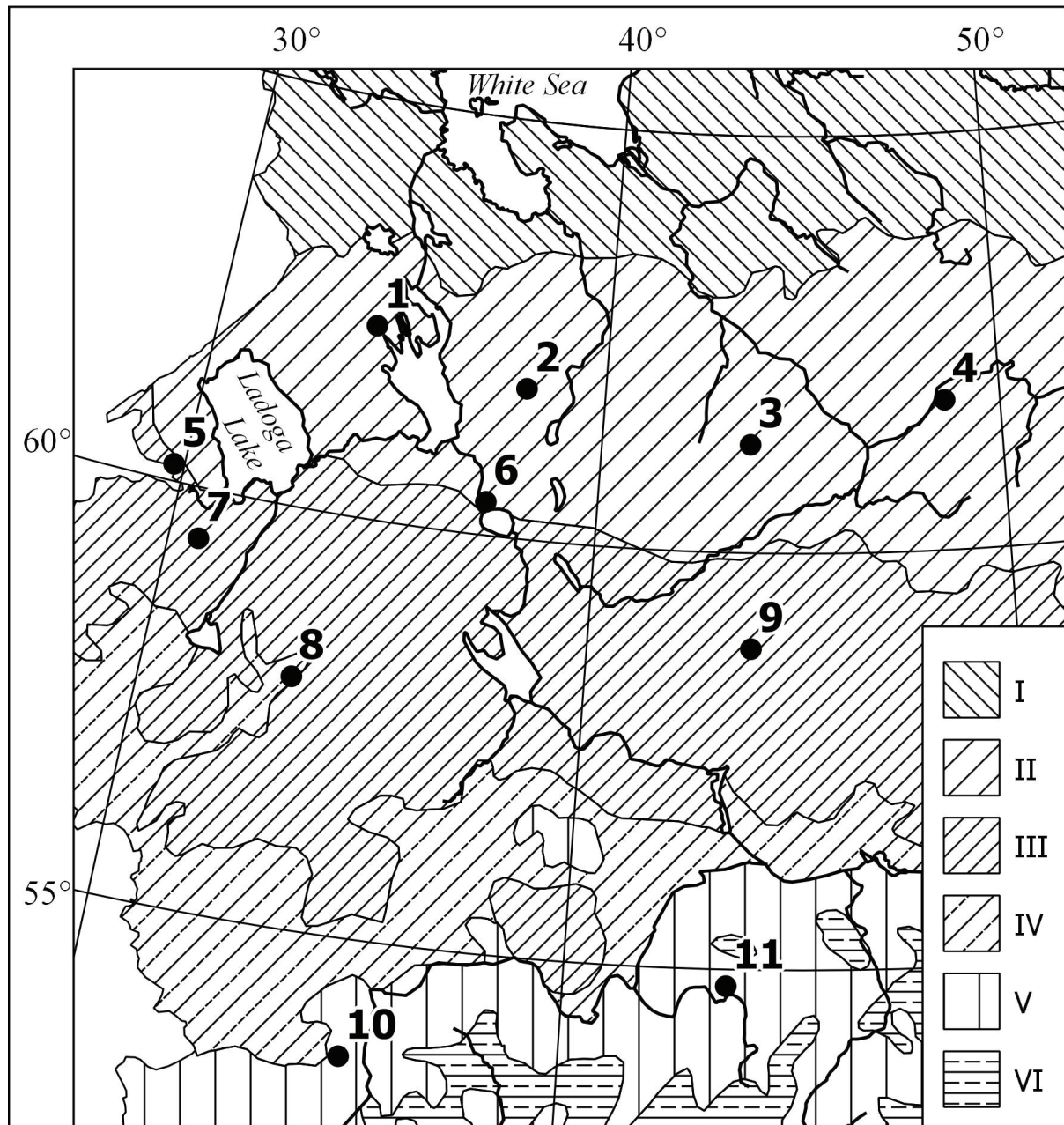


Рис. Местоположение обследованных территорий. Заповедники: 1 – «Кивач»; 9 – «Кологривский лес» (в статье рассматривается вместе с бассейном р. Вохмы); 10 – «Калужские засеки»; 11 – «Мордовский». Национальные парки: 2 – «Кенозерский»; 8 – «Валдайский»; 3 – среднее течение р. Устья; 4 – низовья р. Вычегды; 5 – северное побережье Финского залива; 6 – бассейн р. Кемы; 7 – заказник «Лисинский». Зоны и подзоны (Isachenko, Lavrenko, 1980): I–IV – тайга: I – северная; II – средняя; III – южная; IV – подтайга; V – широколиственные леса; VI – луговые степи.

Таблица 1

Местоположение и климатические характеристики обследованных географических пунктов

№	Наименование пункта	Регион (область, республика)	Координаты, °		Зона, подзона	Метеопараметры	
			с. ш.	в. д.		GDD	K
1	Заповедник «Кивач»	Карелия	62	33	СТ	484	35,6
2	Национальный парк «Кенозерский»	Архангельская	61	38	СТ	544	38,4
3	Среднее течение р. Устья	Архангельская	61	43	СТ	595	40,3
4	Низовья р. Вычегды	Архангельская	61	48	СТ	573	40,7
5	Северное побережье Финского залива	Санкт-Петербург	60	29	СТ, ЮТ	619	31,2
6	Бассейн р. Кемы	Вологодская	60	37	СТ, ЮТ	569	36,9
7	Заказник «Лисинский»	Ленинградская	59	30	ЮТ	686	32,3
8	Национальный парк «Валдайский»	Новгородская	58	33	ЮТ	727	34,9
9	Заповедник «Кологривский лес» и бассейн р. Вохмы	Костромская	58–59	43–46	ЮТ	761	40,5
10	Заповедник «Калужские засеки»	Калужская	53	35	ШЛ	989	38,1
11	Заповедник «Мордовский»	Мордовия	54	43	ШЛ	1075	42,7

Примеч.: зоны и подзоны: СТ – средняя тайга, ЮТ – южная тайга, ШЛ – широколиственные леса. GDD – сумма градусо-дней выше 10 °С, °С; K – коэффициент континентальности Конрада.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 2. Следует учесть, что ельники неморально-травяные экстразональны в средней, сложные – также в южной тайге. Широколиственные леса экстразональны во всех подзонах таежной зоны.

Чтобы выявить влияние зональности на ценоотические позиции видов, типы сообществ сгруппированы в следующие широтные ряды:

1. Зональный ряд на плакорах: ельники черничные в средней тайге – кисличные в южной – широколиственные леса волосистоосокового и зеленчукового типов.

2. Аналогичный ряд на транзитно-аккумулятивных позициях катен с обогащенными почвами: ельники высокотравные в средней тайге – высокотравные и влажные широколиственные в южной тайге – широколиственные леса влажных широколиственных типов.

3. Сосняки травяно-зеленомошные как пример интразональных сообществ.

4. Березняки кисличные и травяно-зеленомошные как пример вторичных лесов на плакорах.

5. Осинники широколиственные как пример вторичных лесов на обогащенных почвах.

Для оценки значимости изменений для каждого из рядов с помощью программы Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) (Spearman, 1904) между средним ПП видов (табл. 2) и значениями метеопараметров, характеризующих теплообеспеченность и

континентальность климата (табл. 1). Для оценки теплообеспеченности избрана среднегодовая сумма градусо-дней выше 10 °С (GDD, °С) (сумма превышений среднесуточных температур над базовой температурой в 10 °С; наибольшее слагаемое суммы эффективных температур) по данным сети среднемноголетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки (NASA..., 2018). Для оценки континентальности на основе данных из этой базы рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднемноголетних температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту (Tuhkanen, 1980). Значения r_s приводятся в табл. 3. Коэффициент Спирмена избран для расчетов в силу того, что выборки описаний неравновелики как по географическим пунктам, так и по типам леса в пределах последних. Это обстоятельство затрудняет применение параметрических статистик, тогда как использование непараметрических полностью корректно.

В дополнение к корреляционному анализу зависимости видовых покрытий от климатических факторов сделана также попытка учесть влияние почвообразующих пород (раздел 3; см. ниже). В разделе 4 (см. ниже) приводится историческая (флороценогенетическая) интерпретация наблюдаемых различий в ценоотическом поведении видов (Kleopov, 1941; Gorchakovskiy, 1968; Nitsenko, 1969, 1972; Zozulin, 1973; Kamelin, 1998, 2018; Kamelin et al., 1999). Для этих целей привлечены данные о растительности более обширных территорий – от Центральной Европы до Южной Сибири.

Таблица 2

Постоянство и проективное покрытие неморальных и бореонеморальных видов растений в
лесных сообществах обследованных географических пунктов

Виды	Типы сообществ												
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	IV.1	IV.2	V.1	V.2	VI
1. Заповедник «Кивач»													
<i>Carex digitata</i>	30 ¹	89 ³	-	59 ¹	3 ⁺	60 ¹	83 ³	10 ⁺	78 ¹	60 ⁺	2 ⁸	-	4 ⁺
<i>Convallaria majalis</i>	70 ¹	89 ⁵	-	73 ⁷	53 ¹	97 ⁹	100 ²¹	70 ⁵	94 ¹⁶	100 ¹⁵	2 ²⁰	-	75 ⁺
<i>Actaea spicata</i>	3 ⁺	22 ¹	-	41 ¹	-	5 ⁺	-	10 ⁺	6 ⁺	40 ⁺	2 ⁺	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	10 ⁺	67 ¹	-	59 ¹	20 ⁺	68 ³	83 ⁹	30 ⁺	72 ⁴	80 ⁴	2 ¹⁵	-	-
<i>Tilia cordata</i>	-	6 ¹	-	27 ³	5 ⁺	5 ⁺	-	-	-	7 ⁺	2 ⁶⁰	-	4 ⁺
<i>Viola mirabilis</i>	-	33 ²	-	50 ⁴	-	3 ⁺	-	10 ⁺	22 ⁺	73 ⁵	2 ⁵	-	-
<i>V. riviniana</i>	-	17 ⁺	-	18 ⁺	-	5 ⁺	17 ⁺	10 ⁺	44 ¹	33 ⁺	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	3 ⁺	6 ⁺	-	55 ⁶	-	3 ⁺	-	10 ⁺	6 ⁺	100 ³⁶	-	-	-
<i>n</i> ($\Sigma = 259$)	40	18	0	22	66	38	6	10	18	15	2	0	24
2. Национальный парк «Кенозерский»													
<i>Carex digitata</i>	20 ⁺	63 ¹	-	69 ¹	5 ⁺	29 ⁺	28 ⁺	64 ⁺	14 ⁺	24 ⁺	-	-	-
<i>Convallaria majalis</i>	14 ⁺	18 ⁺	-	17 ⁺	16 ⁺	43 ³	59 ³	18 ⁺	57 ³	64 ²	-	-	-
<i>Stellaria holostea</i>	-	9 ²	-	2 ⁺	-	-	6 ²	-	-	16 ⁺	-	-	-
<i>Actaea spicata</i>	2 ⁺	18 ⁺	-	38 ⁺	7 ⁺	6 ⁺	16 ⁺	18 ⁺	29 ⁺	32 ⁺	-	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	7 ⁺	9 ⁺	-	81 ¹	42 ¹	17 ⁺	16 ⁺	64 ²	35 ¹	64 ²	-	-	-
<i>Viola mirabilis</i>	2 ⁺	9 ⁺	-	22 ¹	2 ⁺	-	22 ⁺	18 ¹	7 ⁺	52 ¹	-	-	-
<i>V. riviniana</i>	5 ⁺	18 ⁺	-	27 ⁺	-	17 ⁺	16 ⁺	27 ⁺	14 ⁺	8 ⁺	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	-	8 ⁺	-	-	-	27 ⁷	-	48 ¹⁴	-	-	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	2 ⁺	-	-	17 ¹	5 ⁺	-	13 ⁺	27 ¹	-	20 ⁺	-	-	-
<i>n</i> ($\Sigma = 278$)	43	11	0	64	43	35	32	11	14	25	0	0	0
3. Среднее течение р. Устья													
<i>Carex digitata</i>	29 ⁺	61 ¹	86 ⁺	81 ¹	22 ⁺	56 ¹	43 ²	36 ⁺	-	+	-	-	-
<i>Asarum europaeum</i>	10 ⁺	13 ⁺	100 ²	51 ¹	-	19 ⁺	43 ¹	45 ²	-	-	-	-	-
<i>Stellaria holostea</i>	10 ⁺	71 ²	100 ⁴	70 ²	11 ⁺	31 ¹	43 ⁺	82 ⁶	-	20	-	-	-
<i>Actaea spicata</i>	5 ⁺	10 ⁺	71 ⁺	38 ⁺	22 ⁺	6 ⁺	14 ⁺	9 ⁺	-	-	-	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	14 ⁺	13 ⁺	100 ¹	76 ²	44 ⁺	38 ⁺	43 ¹	55 ⁺	2	0,5	-	-	-
<i>Viola mirabilis</i>	-	3 ⁺	71 ⁺	78 ¹	11 ⁺	-	14 ⁺	45 ⁺	-	-	-	-	-
<i>V. riviniana</i>	5 ⁺	26 ⁺	100 ⁺	16 ⁺	-	31 ⁺	29 ⁺	18 ⁺	-	-	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	14 ⁺	39 ⁺	86 ²	100 ¹¹	56 ⁺	6 ¹	29 ¹	81 ¹²	-	25	-	-	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	14 ⁺	19 ⁺	100 ³	81 ³	33 ⁺	13 ⁺	29 ⁺	55 ²	-	-	-	-	-
<i>n</i> ($\Sigma = 141$)	21	31	7	37	9	16	7	11	1	1	0	0	0
4. Низовья р. Вычегды													
<i>Carex digitata</i>	18 ⁺	1 ²	-	42 ⁺	8 ⁺	1 ⁺	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stellaria holostea</i>	-	-	-	8 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Actaea spicata</i>	-	-	-	8 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	9 ⁺	2 ²	-	73 ¹	23 ¹	1 ⁴	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tilia cordata</i>	-	-	-	4 ²	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Viola mirabilis</i>	-	-	-	4 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	-	15 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>n</i> ($\Sigma = 56$)	11	2	0	26	13	2	1	1	0	0	0	0	0
5. Северное побережье Финского залива													
<i>Carex digitata</i>	26 ⁺	52 ¹	0,5	64 ¹	17 ⁺	31 ³	20 ⁺	20 ⁺	2 ¹	-	-	-	20 ⁺
<i>Convallaria majalis</i>	68 ¹	42 ²	2	59 ²	-	63 ⁴	80 ¹³	60 ²	2 ²²	-	-	-	28 ⁺
<i>Quercus robur</i>	5 ⁺	26 ⁺	-	32 ⁺	-	19 ⁺	80 ¹	20 ⁺	1 ⁺	5	-	-	16 ⁺
<i>Asarum europaeum</i>	-	5 ⁺	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	12 ⁺
<i>Stellaria holostea</i>	10 ⁺	68 ¹	3	73 ¹	83 ¹	69 ³	80 ⁹	80 ¹	-	-	-	-	48 ¹
<i>Actaea spicata</i>	-	-	-	-	-	6 ⁺	-	20 ⁺	-	-	-	-	-

Таблица 2 (продолжение)

Виды	Типы сообществ												
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	IV.1	IV.2	V.1	V.2	VI
<i>Lathyrus vernus</i>	-	5 ⁺	-	-	-	3 ⁺	-	20 ⁺	-	-	-	-	-
<i>Acer platanoides</i>	-	37 ⁴	-	59 ²	-	47 ⁶	80¹⁸	80¹⁶	1 ⁵	93	-	-	64 ⁷
<i>Tilia cordata</i>	-	5 ⁺	40	9 ⁺	-	3 ⁺	40 ²	-	-	-	-	-	4 ⁺
<i>Viola mirabilis</i>	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. riviniana</i>	-	16 ⁺	-	23 ⁺	-	19 ⁺	-	20 ⁺	-	-	-	-	4 ⁺
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	16 ⁺	+	9 ⁺	17 ⁺	25 ¹	20 ⁺	20 ²	-	50	-	-	40 ²
<i>Pulmonaria obscura</i>	-	10 ⁺	7	5 ⁺	33 ⁺	-	-	20 ⁺	-	-	-	-	-
<i>Galeobdolon luteum</i>	-	21 ²	-	18 ⁺	-	13 ¹	20 ¹	20 ¹	-	1	-	-	8 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 137$)	19	19	1	22	6	32	5	5	2	1	0	0	25
6. Бассейн р. Кемы													
<i>Carex digitata</i>	6 ⁺	60 ³	80 ²	87 ¹	12 ⁺	20 ⁺	3 ¹	33 ⁺	80 ¹	80 ⁺	-	-	-
<i>Convallaria majalis</i>	-	20 ¹	60 ¹	53 ⁴	24 ⁺	40 ⁺	1 ⁺	50 ²	60¹¹	40 ¹	-	-	-
<i>Asarum europaeum</i>	6 ⁺	10 ⁺	80 ³	93 ²	11 ⁺	40 ¹	4 ²	67 ³	100 ⁴	100 ⁴	-	-	-
<i>Stellaria holostea</i>	6 ⁺	30 ⁺	60 ¹	87 ²	-	20 ⁺	4 ³	50 ²	80 ²	60 ¹	-	-	-
<i>Actaea spicata</i>	-	30 ⁺	40 ⁺	60 ⁺	-	40 ⁺	3 ¹	83 ⁺	40 ⁺	100 ¹	-	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	-	-	33 ⁺	80 ²	35 ¹	-	2 ⁺	17 ⁺	100 ²	40 ⁺	-	-	+
<i>Acer platanoides</i>	-	-	-	7 ⁺	-	-	-	-	20 ⁺	20 ⁵	-	-	-
<i>Tilia cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	17⁸	20 ⁺	-	-	-	-
<i>Viola mirabilis</i>	-	-	6 ⁺	80 ⁺	-	-	2 ⁺	50 ⁺	40 ⁺	60 ⁺	-	-	-
<i>V. riviniana</i>	6 ⁺	30 ⁺	73 ⁺	20 ⁺	-	20 ⁺	2 ⁺	17 ⁺	80 ⁺	60 ⁺	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	20 ⁺	67 ²	100 ⁵	41 ¹	20 ⁺	4 ¹	100²⁷	100 ⁴	100 ⁶	-	-	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	-	-	7 ⁺	87 ⁵	-	-	2 ²	50 ²	100 ³	80 ⁵	-	-	-
<i>n</i> ($\Sigma = 101$)	18	15	10	15	17	5	4	6	5	5	0	0	1
7. Заказник «Лисинский»													
<i>Carex digitata</i>	-	33 ¹	2 ⁺	-	-	30 ¹	25 ⁺	20 ⁺	25 ⁺	1 ²	-	-	-
<i>Convallaria majalis</i>	-	70 ³	2⁸	57 ²	-	90 ⁶	88 ⁷	40 ⁴	85⁹	3¹³	-	1 ⁺	1 ⁺
<i>Quercus robur</i>	-	33 ⁺	-	14 ⁺	-	50 ⁺	25 ²	40 ⁺	35 ⁺	3 ⁺	-	-	1 ⁴
<i>Asarum europaeum</i>	-	14 ⁺	2 ³	14 ⁺	-	-	-	20 ¹	10 ⁺	-	-	4 ⁵	-
<i>Stellaria holostea</i>	-	58 ¹	2 ³	57 ⁵	-	60 ¹	62 ²	100 ⁵	50 ¹	3 ⁵	-	3 ²	1 ¹
<i>Actaea spicata</i>	-	19 ⁺	1 ⁺	14 ⁺	-	-	38 ⁺	-	35 ⁺	3 ⁺	-	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	-	14 ⁺	1 ⁺	42 ⁺	-	-	13 ⁺	-	10 ⁺	1 ⁺	-	-	-
<i>Acer platanoides</i>	-	2 ⁺	2 ⁷	-	-	-	13 ²	40 ⁴	10 ²	-	-	4¹⁴	1 ¹
<i>Tilia cordata</i>	-	19 ¹	1¹⁸	29 ⁴	-	20 ¹	25 ⁺	40¹⁹	5 ⁺	-	-	4⁵⁶	1 ²
<i>Viola mirabilis</i>	-	2 ⁺	1 ⁺	-	-	-	13 ⁺	20 ⁺	-	1 ⁺	-	1 ⁺	-
<i>V. riviniana</i>	-	65 ⁺	-	43 ⁺	-	40 ⁺	75 ⁺	40 ⁺	90 ¹	3 ¹	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	23 ⁺	2 ²	71 ²	-	20 ⁺	63 ¹	100 ³	35 ⁺	3 ¹	-	4 ⁴	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	-	20 ¹	2²³	71 ¹	-	20 ⁺	50 ³	80¹²	15 ¹	2¹²	-	4¹⁵	-
<i>Galeobdolon luteum</i>	-	47 ²	2 ⁶	57 ⁴	-	30 ¹	63 ³	100¹²	30 ²	2¹¹	-	4¹⁴	1 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 107$)	2	43	2	7	1	10	8	5	20	3	0	4	2
8. Национальный парк «Валдайский»													
<i>Carex digitata</i>	25 ⁺	63 ¹	-	1 ⁺	-	-	18 ⁺	-	25 ⁺	1 ⁺	-	-	-
<i>Convallaria majalis</i>	67 ⁺	48 ⁺	40 ⁺	2 ⁺	-	71⁹	45 ¹	-	50 ²	3 ³	67 ¹	83 ¹	-
<i>Quercus robur</i>	-	-	100 ⁵	-	-	-	-	1 ³	25 ⁺	-	100³⁷	83⁴¹	-
<i>Asarum europaeum</i>	-	44 ¹	-	1 ⁺	-	14 ⁺	9 ⁺	-	25 ¹	1 ⁺	50 ¹	67 ³	-
<i>Stellaria holostea</i>	17 ⁺	70 ²	80 ²	1 ⁺	-	29 ⁴	27 ¹	2 ¹	67 ³	4 ⁴	67⁸	100¹⁴	6 ⁺
<i>Actaea spicata</i>	-	37 ⁺	-	2 ¹	-	-	-	1 ⁺	8 ⁺	-	17 ⁺	17 ⁺	-
<i>Lathyrus vernus</i>	-	18 ⁺	-	1 ⁺	20 ⁺	-	-	-	17 ⁺	1 ⁺	17 ⁺	83 ⁺	-
<i>Acer platanoides</i>	-	-	80 ⁷	-	-	14 ⁺	-	1 ²	25⁹	-	83²²	83¹⁷	-
<i>Tilia cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33 ¹	50¹¹	-
<i>Viola mirabilis</i>	-	22 ⁺	-	-	-	-	-	-	17 ⁺	-	33 ⁺	16 ⁺	-

Таблица 2 (окончание)

Виды	Типы сообществ												
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	IV.1	IV.2	V.1	V.2	VI
<i>V. riviniana</i>	-	48 ⁺	60 ⁺	1 ⁺	-	28 ⁺	27 ⁺	1 ⁺	67 ⁺	-	33 ¹	33 ¹	6 ⁺
<i>Aegopodium podagraria</i>	8 ⁺	63 ²	60 ¹	3 ¹⁰	80 ⁺	14 ⁺	18 ⁺	-	83 ³	4 ¹³	100 ⁹	100 ¹⁵	25 ²
<i>Pulmonaria obscura</i>	-	15 ⁺	-	1 ⁺	-	-	-	-	17 ⁺	2 ²	33 ⁵	50 ⁴	-
<i>Galeobdolon luteum</i>	8 ⁺	59 ²	100 ⁹	2 ³	-	-	9 ⁺	2 ¹¹	58 ⁶	4 ¹	83 ⁸	50 ²	37 ²
<i>n</i> ($\Sigma = 116$)	12	27	5	3	5	7	11	2	12	4	6	6	16
9. Заповедник «Кологривский лес» и бассейн р. Вохмы													
<i>Carex digitata</i>	9 ⁺	37 ⁺	21 ⁺	46 ⁺	18 ⁺	18 ⁺	62 ⁺	45 ⁺	20 ⁺	33 ¹	-	-	-
<i>Convallaria majalis</i>	-	-	-	-	-	9 ⁺	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asarum europaeum</i>	-	25 ⁺	21 ⁺	38 ¹	-	-	31 ⁺	55 ¹	-	67 ¹	-	-	-
<i>Stellaria holostea</i>	45 ¹	71 ¹	21 ⁺	54 ¹	27 ⁺	45 ¹	88 ²	55 ²	100 ²	56 ¹	-	1 ³	-
<i>Actaea spicata</i>	-	-	14 ⁺	8 ⁺	9 ⁺	-	-	-	-	22 ⁺	-	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	36 ⁺	54 ⁺	50 ⁺	79 ⁺	45 ²	36 ⁺	31 ⁺	82 ¹	40 ⁺	67 ¹	-	1 ⁺	-
<i>Acer platanoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	9 ⁺	-	-	-	-	-
<i>Tilia cordata</i>	9 ³	11 ³	86 ⁴⁷	12 ¹	-	18 ¹	25 ⁴	27 ⁷	-	33 ⁹	-	4 ⁴⁶	-
<i>Viola mirabilis</i>	18 ⁺	37 ⁺	79 ⁺	29 ⁺	9 ⁺	9 ⁺	13 ⁺	27 ⁺	-	33 ⁺	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	36 ¹	83 ²	100 ⁶	96 ⁶	45 ²	36 ¹	81 ²	100 ¹⁰	40 ³	100 ⁺	-	3 ²⁸	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	18 ⁺	49 ¹	57 ²	79 ⁴	-	-	56 ¹	82 ⁵	-	67 ⁴	-	1 ⁺	-
<i>n</i> ($\Sigma = 151$)	11	35	14	24	11	11	16	11	5	9	0	4	0
10. Заповедник «Калужские засеки»													
<i>Carex digitata</i>	-	-	73 ³	60 ²	-	68 ²	1 ⁺	2 ⁺	-	-	26 ¹	-	6 ⁺
<i>Convallaria majalis</i>	-	-	82 ⁴	40 ⁺	-	95 ²⁰	2 ⁺	1 ⁺	-	-	32 ¹	3 ⁺	-
<i>Quercus robur</i>	-	-	64 ⁵	80 ⁶	-	93 ⁹	2 ⁴	2 ⁹	-	2 ⁸	95 ²⁷	88 ²⁴	27 ²
<i>Asarum europaeum</i>	-	-	9 ⁺	100 ³	-	34 ¹	2 ¹	3 ⁶	1 ²	4 ⁴	79 ²	93 ⁴	40 ⁺
<i>Stellaria holostea</i>	-	-	63 ¹	100 ⁵	-	70 ³	2 ¹	3 ⁸	2 ¹²	2 ³	100 ³	83 ⁴	7 ⁺
<i>Actaea spicata</i>	-	-	-	20 ⁺	-	-	-	1 ⁺	1 ⁺	-	5 ⁺	-	-
<i>Lathyrus vernus</i>	-	-	-	80 ²	-	22 ⁺	2 ¹	2 ¹	1 ⁺	2 ²	74 ¹	10 ⁺	-
<i>Acer platanoides</i>	-	-	27 ¹	100 ⁵	-	66 ⁷	1 ⁶	3 ³¹	3 ²³	4 ¹⁷	89 ¹⁹	90 ²⁴	40 ⁺
<i>Tilia cordata</i>	-	-	18 ¹	100 ¹⁹	-	38 ⁹	2 ³³	3 ²²	3 ¹⁷	4 ¹⁷	84 ³³	73 ¹²	53 ³
<i>Viola mirabilis</i>	-	-	-	80 ⁺	-	7 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	58 ¹	23 ⁺	7 ⁺
<i>V. riviniana</i>	-	-	-	-	-	5 ⁺	-	-	-	-	5 ⁺	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	-	80 ⁵	-	25 ¹	2 ⁵	3 ²⁰	3 ⁷	4 ¹⁴	95 ⁵	100 ¹⁶	67 ¹¹
<i>Pulmonaria obscura</i>	-	-	9 ⁺	80 ⁵	-	20 ¹	2 ²	3 ⁷	2 ⁶	4 ⁷	89 ³	90 ⁵	13 ⁺
<i>Galeobdolon luteum</i>	-	-	45 ²	100 ¹¹	-	57 ³	2 ²	3 ⁷	3 ¹³	4 ¹⁴	95 ⁵	93 ¹⁰	26 ³
<i>n</i> ($\Sigma = 148$)	0	0	11	5	0	44	4	3	3	4	19	40	15
11. Заповедник «Мордовский»													
<i>Carex digitata</i>	2 ²	-	4 ⁸	-	3	75 ⁶	79 ²	-	43 ⁺	2 ⁺	50 ⁺	10 ⁺	-
<i>Convallaria majalis</i>	3 ²	-	4 ⁷	-	2	95 ²¹	79 ⁵	2 ⁺	86 ³	3 ¹	80 ⁵	23 ¹	17 ¹
<i>Quercus robur</i>	2 ²	-	4 ¹⁵	-	0,5	91 ¹¹	50 ²	-	57 ⁶	1 ⁺	65 ¹⁰	30 ⁵	35 ²
<i>Asarum europaeum</i>	-	-	1 ¹	-	-	28 ¹	71 ⁴	3 ²	100 ³	4 ⁵	90 ⁴	73 ³	4 ⁺
<i>Stellaria holostea</i>	1 ⁺	-	4 ⁶	-	1	54 ²	79 ¹	3 ²	100 ¹	3 ¹	95 ³	47 ¹	22 ²
<i>Actaea spicata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	3 ⁺	-
<i>Lathyrus vernus</i>	-	-	1 ⁺	-	-	14 ⁺	71 ²	2 ⁺	100 ²	4 ²	100 ³	70 ¹	-
<i>Acer platanoides</i>	-	-	2 ¹¹	-	-	52 ⁴	79 ²¹	2 ¹³	100 ⁵¹	4 ⁴⁵	100 ³⁹	87 ²⁵	13 ²
<i>Tilia cordata</i>	-	-	3 ¹⁷	-	8	63 ¹³	79 ³⁶	1 ¹⁵	86 ⁴⁶	4 ⁴¹	100 ⁶⁴	93 ⁵²	30 ³
<i>Viola mirabilis</i>	-	-	1 ⁺	-	-	6 ⁺	14 ⁺	1 ⁺	42 ⁺	2 ⁺	35 ⁺	27 ⁺	4 ⁺
<i>V. riviniana</i>	-	-	1 ⁺	-	-	9 ⁺	29 ⁺	1 ⁶	14 ⁺	1 ⁺	5 ⁺	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	1 ³	-	-	12 ⁺	57 ⁷	3 ⁵	86 ⁸	4 ³¹	95 ⁶	100 ²⁸	39 ⁶
<i>Pulmonaria obscura</i>	-	-	1 ⁺	-	-	8 ⁺	43 ⁺	1 ²	57 ¹	4 ⁵	60 ³	83 ³	9 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 175$)	3	0	4	0	1	65	14	4	7	4	20	30	23

Примеч.: типы сообществ: I – ельники: I.1 – черничные зеленомошные, I.2 – кисличные, I.3 – свежие неморально-травяные и сложные, I.4 – высокотравные и влажные широколиственные, I.5 – мезоэвтрофные травяно-сфагно-

вые; II – сосняки кисличные и травяно-зеленомошные; III – березняки: III.1 – кисличные, травяно-зеленомошные и волосистоосоковые, III.2 – высоко- и широколиственные; IV – осинники: IV.1, IV.2 – аналогично березнякам; V – дубравы и липняки: V.1 – волосистоосоковые, V.2 – широколиственные; VI – черноольшаники. Виды указаны лишь для тех географических пунктов, где они отмечены в описаниях; для них приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). При числе описаний менее 5 постоянство выражено как число регистраций; для единственного описания дается только ПП видов. ПП древесных видов рассчитано как сумма ПП по ярусам без учета перекрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0,5 % отмечены знаком «+». Прочерк «-» означает отсутствие вида; *n* – число описаний.

Номенклатура сосудистых растений приводится по С. К. Черепанову (Czerapanov, 1995), мхов – по чек-листу М. С. Игнатова и др. (Ignatov et al., 2006).

Результаты и обсуждение

1. Фитоценотические позиции неморальных и бореонеморальных видов в зоне тайги.

1.1. В дубравах и липняках *Европейской России* (здесь и далее см. табл. 2) и Прибалтики (Liprmaa, 1938) флороценотический комплекс неморальных и бореонеморальных видов представляет собой единое целое, что заметно также в экстразональных широколиственных лесах на выходах карбонатных пород в южной тайге. Иначе обстоит дело в Центральной Европе. Здесь набор широколиственно-лесных сообществ и (как следствие) экоценологических ниш неморальных видов более разнообразен. Виды распределяются по различным типам сообществ в зависимости от богатства почв и почвообразующих пород, а также монотонности либо равнинности территории (Leuschner, Ellenberg, 2017). Аналогично расхождение рассматриваемых видов по разным типам сообществ происходит и в тайге Европейской России, но уже вследствие изменения и отчасти также обеднения спектра ценозов, пригодных для их произрастания, по мере продвижения к северу.

1.1.1. В южной части таежной зоны **неморальные** виды в первую очередь свойственны ельникам неморально-травяным и сложным, а также «богатым» кисличным на плодородных, особенно карбонатных почвах. В зоне широколиственных лесов эти ельники входят в ряды демуляции дубрав. Их трансформация в зональные сообщества соответственно подтайги и южной тайги в Европейской России произошла, видимо, в постатлантическое время (Клеоров, 1941; Nitsenko, 1972). В южной и средней тайге ельники неморально-травяные и сложные экстразональны и приурочены к выходам карбонатных пород на южных склонах. Так, в заказнике «Лисинский» в

ельниках сложных на выщелоченных известняках близ д. Верхнее Сютти обычны *Tilia cordata* (доминант 2-го порядка), подрост *Acer platanoides*, *Pulmonaria obscura* (доминант травяного яруса), *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Viola riviniana*, *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*. В ельниках неморально-травяных на карбонатной морене в бассейнах рек Устья и Кемы произрастают все названные травянистые виды, кроме последних трех. Вдобавок здесь отмечены *Viola mirabilis* и *Ajuga reptans* L.

В средней тайге к южным склонам либо к долинам рек и ручьев приурочены и ельники-кисличники, в значительной степени флористически обедненные. Однако в южной тайге Валдая именно в ельниках кисличных регулярно встречаются *Galeobdolon luteum* (доминант 2-го порядка), *Asarum europaeum*, *Viola riviniana* и *Stellaria holostea*. В Костромской обл. последний вид обычен не только в ельниках кисличных, но и в черничных, как, впрочем, и восточнее, вплоть до средней тайги Северного и Среднего Урала.

Не менее значимыми рефугиумами неморальных видов в тайге служат ельники высоколиственные в нижних частях и при основании склонов, и в долинах ручьев, т. е. на местообитаниях обогащенного ряда. В ельниках аконитовых Костромской обл. обычны *Stellaria holostea* и *Pulmonaria obscura*. В бассейнах Устья и Кемы к ним добавляется *Asarum europaeum*, на Кеме также *Viola mirabilis*. В заповеднике «Кивач» отмечен только последний вид. В ельниках крупноплодных заказника «Лисинский», помимо первых двух названных видов, постоянны *Galeobdolon luteum* и *Viola riviniana*.

Общеизвестна и роль мелколиственных лесов как характерных местообитаний неморальных видов в тайге. Это во многом обусловлено свойствами листового опада, раскисляющего почву и обогащающего ее элементами минерального питания (Nitsenko, 1972; Degteva et al., 2001), что существенно для произрастания мезоэвтрофных видов неморальных трав (Ellenberg et al., 1992). Неморальные виды растут как

на обогащенных опадом мелких прогалинах (например, *Anemone nemorosa* (L.) Holub), так и собственно под пологом, особенно виды теневой экологии в осинниках. В мелколиственных лесах наблюдается **неморализация ценофлор**, наиболее выраженная в осинниках, где неморальные виды дубравной свиты формируют «ядро» ценофлоры наряду с опушечными и луговыми видами. В осинниках подтайги есть и примесь широколиственных видов деревьев (Nitsenko, 1969, 1972). Однако неморализация ценофлоры свойственна и березнякам из *Betula pendula* в Республике Коми (Degteva et al., 2001). По мере восстановления коренного ельника и закисления почвы под ним хвойным опадом эффект неморализации частично нивелируется.

Наиболее широко в мелколиственных лесах южной тайги распространены опять-таки *Stellaria holostea* и *Pulmonaria obscura*, свойственные всем типам незаболоченных березняков и осинников; при этом *P. obscura* – кодоминант в лесах высокотравных типов. На Кеме названным видам сопутствуют также *Asarum europaeum* и *Viola mirabilis*, а в центральной части Ленинградской обл. – *Galeobdolon luteum* (тоже кодоминант) и *Viola riviniana*. На Валдае последний вид и *Stellaria holostea* более характерны для осинников кисличных, а *Galeobdolon luteum* и *Pulmonaria obscura* – для березняков и осинников широколиственных. *Viola mirabilis* в средней тайге юга Карелии и юго-запада Архангельской обл. свойственна в основном осинникам высокотравным, а на Устье (восточнее, на юге области) – аналогичным березнякам. *Asarum europaeum* при этом постоянен во всех типах устьянских березняков.

По всей южной тайге Ленинградской обл. в весеннем аспекте мелколиственных лесов доминирует *Anemone nemorosa*. Как правило, обильна и *Stellaria holostea*. На Карельском перешейке последний вид постоянен и в черноольховых лесах, где растет на приствольных повышениях *Alnus glutinosa*. В черноольшаниках отмечен и подрост клена *Acer platanoides*. Однако в целом роль неморальных видов в таких лесах невелика, особенно в сравнении с широколиственно-лесной зоной. Для примера, в «Калужских засеках» при стволах ольхи обычны также *Asarum europaeum* и подрост *Tilia cordata*.

Примечательно, что травянистых неморальных видов почти нет в таежных сосняках травяно-зеленомошных, за вычетом *Viola riviniana* и *Stellaria holostea* (южная тайга Ленинградской обл., второй вид также в Костромской обл.).

На Устье в сосновые боры иногда проникает и *Asarum europaeum*. В то же время в зоне широколиственных лесов роль этих видов в сосняках ландышевых и вейниковых весьма велика. Сказанное, однако, не распространяется на подрост деревьев. Повсюду в южной тайге и тем более подтайге Европейской России и в целом Восточной Европы с последней четверти XX в. наблюдается экспансия *Acer platanoides*, обусловленная увеличением количества осадков на фоне потепления климата (Adamczak, 2006). Расселение клена происходит и в сосняках травяно-зеленомошных, а также в мелколиственных лесах. В сосняках вейниковых заказников «Лисинский» и «Линдуловский» в Ленинградской обл. идет и расселение *Quercus robur*. При этом *Tilia cordata* выступает более древним компонентом аборигенной ценофлоры. В средней тайге факты экспансии клена или дуба авторам не известны. Липа же находится здесь на северном пределе ареала, произрастая обычно в кустовидной или стланиковой форме. Она встречается как в ельниках от кисличных до болотно-травяных, так и в сосняках травяно-зеленомошных (в том числе на доломитах в Южной Карелии) или брусничных зеленомошных (на гипсах, перекрытых песками, по берегу Северной Двины напротив д. Звоз).

1.1.2. В отличие от неморальных, **бореонеморальные** виды (*Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Lathyrus vernus*, *Lonicera xylosteum*), помимо еловых и мелколиственных лесов кисличных, неморально-травяных и высокотравных типов, постоянны и в сосняках травяно-зеленомошных и даже вейниково-черничных зеленомошных. Это отмечено во всех пунктах, кроме бассейна Устья (здесь в борах встречается лишь *Carex digitata*), низовий Вычегды и Кологривского леса. В средне- и южнотаежных сосняках западной части региона *Convallaria majalis* становится субдоминантом травяного яруса, а в травяно-зеленомошных борах Карельского перешейка – даже доминантом, как и в широколиственно-лесной зоне и далее в лесостепных борах Приволжской возвышенности. В Поволжье *C. majalis* сопровождают *Lathyrus vernus* и (реже) *Aegopodium podagraria* (Blagoveshchenskiy, 2005).

Convallaria majalis, *Carex digitata* и *Lathyrus vernus* характерны и для «богатых» ельников черничных средней и южной тайги, куда неморальные виды (за исключением *Stellaria holostea* в восточной части Русской равнины; см. выше) не проникают.

Lathyrus vernus и *Aegopodium podagraria* в тайге растут и на микроповышениях в ельниках болотно-травяных: первый вид в основном в средней тайге, второй в южной. Оба вида отмечены в ельниках болотно-травяных Костромской обл.

Для *A. podagraria* характерно и расширение ценоспектра на ивняки высокой поймы и наименее заболоченные варианты черноольховых лесов. Также известно, что в северной части ареала конкурентный потенциал сняты усиливается (возможно, за счет «снятия» конкуренции со стороны более южных видов (Diekmann, Lawesson, 1999)), и она становится злостным сорняком, что не столь типично для зоны дубрав. В остальном же этот вид по своему ценоспектру приближается к неморальным, доминируя в ельниках неморально-травяных, березняках и особенно осинниках высоко- и широколиственных, а также в экстразональных широколиственных лесах. К еловым и мелколиственным лесам неморально-травяных и высокотравных типов тяготеет и *Actaea spicata*.

Следует отметить, что в Центральной Европе *Convallaria majalis* и *Lathyrus vernus* безоговорочно относят к неморальному флороценоотическому комплексу (Leuschner, Ellenberg, 2017), и лишь в Восточной Фенноскандии и на Русской равнине эти виды становятся бореонеморальными. Позиции *Aegopodium podagraria* при этом не столь однозначны – как минимум в силу повышенного светолюбия этого вида сравнительно с видами теневой неморальной свиты (Ellenberg et al., 1992). На светолюбие (при одновременной толерантности к затенению) *A. podagraria* указывали как Г. Элленберг (Leuschner, Ellenberg, 2017) при характеристике центральноевропейских широколиственных лесов, так и А. А. Ниценко (Nitsenko, 1972) при выделении типов мелколиственных лесов на северо-западе Европейской России. Это свойство позволяет виду доминировать под пологом мелколиственных лесов, расти на огородах и пойменных лугах.

В северной тайге неморальные *Viola mirabilis* и *V. hirta* L. отмечены в полидоминантных мелколиственно-еловых лесах на сульфатном карсте правобережья Средней Пинеги, обычно по краю воронок в «полосе кипения» почвы вдоль верхних бровок склонов логов. Бореонеморальная *Carex digitata* тяготеет к соснякам и лиственничникам (из *Larix sibirica* Ledeb.) травяно-зеленомошным на склонах логов. В то же время *Aegopodium podagraria* встречается лишь в ельниках и осинниках аконитовых по дну логов,

открывающихся в долину Пинеги, но никогда на водоразделе.

1.2. В Среднем и Южном **Предуралье** *Tilia cordata* s. l. населяет речные долины или южные склоны известняковых увалов, т. е. дренированные, хорошо прогреваемые местоположения. Собственно **на Урале** липа исчезает из речных долин и остается только на известняковом субстрате. *Quercus robur* также проникает далее всего на восток по известнякам южных склонов, занимая при этом лучше прогреваемые места в лощинах, где скапливается мелкозем. Именно к дубравным рефугиумам Южного Урала приурочены находки *Carex pilosa* и *Stellaria holostea*. В XIX в. там был отмечен и *Carpinus betulus* L. (Gorchakovskiy, 1968). В южной тайге Среднего Урала *Tilia cordata* и *Ulmus glabra* Huds. составляют примесь в древостое пихто-ельников (из *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb.) высоко- и широколиственных на известняках карбона и карбонатных суглинках. К таким лесам приурочено и большинство находок травянистых неморальных видов, в том числе доминирующих *Galium odoratum* и *Asarum europaeum*. Вместе с ними произрастают и *Aegopodium podagraria*, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. На известняках сохраняются и реликтовые изоляты липняков, в иных местах поглощенные темнохвойной тайгой. Рядом на кварцитах развиты лишь ельники черничные без неморальных элементов. По известнякам липа и ильм достигают р. Вишеры в средней тайге Северного Урала (Igoshina, 1943).

На кварцитах хребта Басеги на Среднем Урале в горных пихто-ельниках крупнопоротниковых (с *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fr.-Jenk. et Jermy и *D. filix-mas*) постоянны *Stellaria holostea* и *Ajuga reptans*. В приручейных пихто-ельниках аконитовых изредка встречаются и *Aegopodium podagraria*, *Actaea spicata* и *Lathyrus vernus*. Последний вид еще более характерен для аконитовых березняков (из *Betula pubescens*) и высокотравных лугов подгольцового пояса, где он растет в окружении *Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Crepis sibirica* L., *Lathyrus gmelinii* Fritsch. и других бетулярных видов. На подгольцовых высокотравных лугах отмечены также *Asarum europaeum* и *Campanula latifolia* L., а по верхней границе леса – *Lonicera xylosteum*.

Особо отметим расширение ценоспектра *Stellaria holostea*. Она не только обычна в березовых криволесьях всех типов, включая зеленомошные, но и достигает горной елово-березовой ку-

старничково-моховой лесотундры. Вид обычен и в пихто-ельниках черничных зеленомошных и тем более высокотравных, в березняках и на пойменных лугах по Верхней Печоре (Северный Урал), куда не доходят другие неморальные виды. Как уже говорилось, на Урале данный вид уместно считать бореонеморальным, в чем видится кумулятивный эффект расселения из южноуральского рефугиума неморальной флоры (Клеоров, 1941; Gorchakovskiy, 1968; Kamelin et al., 1999). П. Л. Горчаковский (l. c.) при этом считает, что отнести *Aegopodium podagraria* и *Stellaria holostea* к неморальному комплексу проблематично. Однако в горах Центральной Европы – это типичные растения дубрав и буковых лесов из *Fagus sylvatica* L. (Leuschner, Ellenberg, 2017).

1.3. В Западной Сибири находки *Tilia cordata* s. l. тяготеют к речным долинам в южной тайге. Различные авторы датируют их доплейстоценовым (Gorchakovskiy, 1968), микулинским (Клеоров, 1941) либо даже атлантическим (Shumilova, 1962) временем – известно, что в атлантическом оптимуме липа доходила до широты г. Салехарда (Polozhiy, Krapivkina, 1985). В подтаежных западносибирских березняках из *Betula pendula* s. l. обычна и обильна *Aegopodium podagraria*, но собственно неморальных видов теневой экологии здесь нет (Shumilova, 1962; Ermakov, 2006).

В Южной Сибири местонахождения неморальных видов приурочены к изолятам липняков (наиболее известен Кузедеевский липовый «остров» в Горной Шории) и к субнеморальной черневой тайге – поздне третичному деривату прабореальных (тургайских) хвойно-широколиственных лесов олигоцен-миоцена Северной Азии (Клеоров, 1941; Kamelin et al., 1999; Kamelin, 2018). Черневые древостои формирует *Abies sibirica* с примесью *Populus tremula*, местами также *Tilia cordata*. В травяном ярусе бетулярное высокотравье и крупные папоротники сочетаются с теневыми неморальными видами приземного яруса. Среди последних, как и на Урале, наиболее значимы *Galium odoratum* и *Asarum europaeum*. Их семенное размножение, однако, подавлено, и они расселяются в основном вегетативно. Вместе с этими видами обильна *Aegopodium podagraria*. Встречаются также *Dryopteris filix-mas*, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Circaea lutetiana* L. s. l., *Sanicula europaea* L. s. l., *Campanula trachelium* L. (Shumilova, 1962; Polozhiy, Krapivkina, 1985). Отмечены и неморальные виды мхов на стволах лип (*Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., *Anotodon longifolius* (Brid.) Hartm., *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et al.) или также осин (*Pseudotschkeella nervosa* (Brid.) Nyholm, *P. tectorum* (Funck ex Brid.) Kindb., *Platygyrium repens* (Brid.) Bruch et al. (Gudoshnikov, 1986)). Возможно, производной от черневых лесов является большая часть типов южнотаежных сообществ, как минимум на Урале и в Предуралье (Kamelin et al., 1999).

Низкогорные чернево-таежные рефугиумы неморальных реликтов известны на Салаире, в Кузнецком Алатау, Горной Шории, на Юго-Западном и Северо-Восточном Алтае, Западном Саяне, северном склоне Хамар-Дабана. Часть видов встречается также в осинниках, производных от черневых лесов, изредка в поймах рек с тополевыми из *Populus suaveolens* Fisch., но не в среднегорных пихтачах зеленомошных. При этом *Galium odoratum* и *Campanula latifolia* проникают на подгольцовые высокотравные луга, что, видимо, связано с потребностью этих видов во влажном воздухе. На равнине неморальные виды встречаются в долине Енисея у г. Красноярска (Ilyin, 1941; Shumilova, 1962; Stepanov, 1998), но не заходят в подтаежные сосновые боры. Здесь отмечена лишь *Digitalis grandiflora* Mill. (Polozhiy, Krapivkina, 1985) – вид опушечной световой экологии, занимающий ту же нишу, что и в Центральной Европе (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Заметим, что бореонеморальные (в Европейской России) виды в Южной Сибири как минимум на восток до Алтая произрастают в тех же сообществах, что и собственно неморальные. Исключением является лишь *Aegopodium podagraria*, активно внедряющаяся под полог вторичных мелколиственных лесов. Расхождение представителей евросибирского неморального комплекса по разным типам сообществ наблюдается лишь в Саянах и Прибайкалье (Shumilova, 1962; Ermakov, 2006). Одновременно начинают встречаться *Menispermum dauricum* DC. и другие палеарктические неморальные реликты (Ilyin, 1941; Kamelin et al., 1999).

2. Оценка влияния климатических факторов на ценоотические позиции видов.

По данным корреляционного анализа (табл. 3), видно, что все модельные неморальные виды за вычетом *Galeobdolon luteum* и *Viola riviniana* демонстрируют значимые позитивные зависимости их ПП от GDD в сообществах плакорного ряда. Это соответствует их фитоиндикационным характеристикам по шкале теплообеспеченности Г. Элленберга для Центральной

Европы, где данные виды проявляют себя как мезотермы или как минимум индикаторы умеренно теплых условий (Ellenberg et al., 1992). Аналогичные зависимости, однако, ослабевают в сообществах на обогащенных почвах – как в ельниках, где значимость связей сохраняется лишь для *Quercus robur* и *Asarum europaeum*, так и (особенно) в осинниках, где связи нивелируются для всех неморальных видов. Последнее

связано с мезоэвтрофностью большинства из них, а также подтверждает особо важную роль осинников высоко- и широколиственных в тайге Европейской России как рефугиумов неморальной флоры, о чем писали и ранее (Nitsenko, 1969, 1972). В сосняках травяно-зеленомошных и березняках кисличных позитивные связи видовых ПП с *GDD* подтверждены для всех трех древесных видов, в борах также для *Stellaria holostea*.

Таблица 3

Значения фитоиндикационных индексов видов и коэффициентов ранговой корреляции Спирмена r_s между их проективными покрытиями и значениями метеопараметров

Виды	PhI _E		Ряды зональных сравнений									
			ПП		ОР		С трзл		Б кис		Ос шир	
	T_E	K_E	<i>GDD</i>	<i>K</i>	<i>GDD</i>	<i>K</i>	<i>GDD</i>	<i>K</i>	<i>GDD</i>	<i>K</i>	<i>GDD</i>	<i>K</i>
<i>Carex digitata</i>	×	4	-0,1	-0,8*	-0,8*	-0,1	0,3	-0,1	-0,4	0,4	-0,3	0,1
<i>Convallaria majalis</i>	×	3	0,3	-0,4	-0,4	-0,6	0,4	-0,2	-0,1	-0,6	-0,4	-0,2
<i>Quercus robur</i>	6	6	0,7*	-0,1	0,7*	-0,1	0,7*	-0,1	0,6*	-0,2	0,6	-0,2
<i>Asarum europaeum</i>	6	5	0,9*	0,0	0,7*	0,3	0,5	0,1	0,5	0,4	0,6	0,5
<i>Stellaria holostea</i>	6	3	0,9*	-0,1	0,5	-0,4	0,8*	-0,2	0,1	-0,5	0,4	0,1
<i>Actaea spicata</i>	5	4	-0,2	-0,5	-0,6	-0,1	-0,9*	-0,1	-0,4	-0,2	-0,7*	-0,1
<i>Lathyrus vernus</i>	6	4	0,8*	0,4	-0,6*	0,4	-0,1	0,6	0,0	0,3	0,0	0,6
<i>Acer platanoides</i>	6	4	0,7*	-0,1	0,5	0,1	0,6*	-0,2	0,6*	-0,1	0,4	-0,1
<i>Tilia cordata</i>	5	4	0,8*	0,2	0,5	0,2	0,7*	0,0	0,8*	0,2	0,6	0,6
<i>Viola mirabilis</i>	5	4	0,8*	0,3	-0,6	0,4	0,6	0,1	0,1	0,3	-0,2	0,4
<i>V. riviniana</i>	×	3	0,1	-0,7*	-0,5	-0,8*	-0,4	-0,7*	0,1	-0,2	-0,3	-0,2
<i>Aegopodium podagraria</i>	5	3	0,8*	0,2	0,7*	0,4	0,7*	0,0	0,8*	0,3	-0,2	0,0
<i>Pulmonaria obscura</i>	5	6	0,9*	0,2	0,5	0,2	0,6	0,2	0,4	0,1	0,5	0,1
<i>Galeobdolon luteum</i>	5	4	0,5	-0,6*	0,5	-0,6*	0,4	-0,5	0,4	-0,7*	0,4	-0,6

Примеч.: PhI_E – фитоиндикационные индексы видов по шкалам Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1992) для Центральной Европы; T_E – теплообеспеченность, K_E – континентальность. × – индекс не определен. Зональные ряды: ПП – плакорный (ельники черничные в средней тайге, кисличные в южной, дубравы и липняки волосисто-осоковые в широколиственно-лесной зоне). ОР – обогащенный (ельники высоколиственные в средней тайге, высоко- и широколиственные в южной, дубравы и липняки широколиственные в широколиственно-лесной зоне). С трзл – сосняки травяно-зеленомошные; Б кис – березняки кисличные и вейниковые; Ос шир – осинники высоко- и/или широколиственные. Значения r_s подтвержденные на уровне значимости $\alpha = 0,05$, выделены полужирным шрифтом и помечены звездочкой (*). Прочие обозначения – как в табл. 1.

Из бореонеморальных видов сходные позитивные зависимости ПП от *GDD* подтверждаются лишь для *Aegopodium podagraria* в сообществах всех типов, кроме осинников широколиственных (где позиции вида наиболее сильны), и для *Lathyrus vernus* в ельниках на плакорах. В то же время в ельниках на обогащенных почвах позиции последнего вида, а также *Carex digitata*, напротив, значимо усиливаются к северу, что может опять-таки объясняться эффектом «снятия» конкуренции близ северной границы ареала (Diekmann, Lawesson, 1999). Аналогичный рост ПП к северу подтверждается и для *Actaea spicata* в осинниках широколиственных и в сосняках.

Заметим, однако, что лимитирующим фактором в расселении неморальных (в широком смысле) видов к северу часто является не столько теплообеспеченность, сколько влагообеспеченность вегетации, а также невозможность переживать малоснежные суровые зимы (Lippmaa, 1940). Оба этих фактора коррелируют с океаничностью климата. Негативные зависимости ПП от коэффициента Конрада подтверждаются для *Galeobdolon luteum* и *Viola riviniana* в ельниках на плакорах и на обогащенных почвах, для первого вида также в березняках кисличных, а для второго – в сосновых борах. Неожиданна аналогичная зависимость ПП *Carex digitata* от

К в ельниках плакорного ряда. Все эти три вида, однако, относятся к суббореальным по шкале континентальности Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1992); первые два из них можно отнести к фagetальной свите (см. ниже). Значимых позитивных связей ПП с **К**, подтверждающих субконтинентальность видов, при этом не отмечено вовсе (табл. 3). Известно, что у восточных границ ареалов в Европе неморальные виды концентрируются в основном в липняках – теневых сообществах с высокой влажностью приземного слоя воздуха. В намного меньшей степени они характерны для дубрав, где полог леса естественным образом осветлен, и приземные ярусы лучше инсолируются и прогреваются (Gorchakovskiy, 1968; Kurnayev, 1968).

Черневая тайга, к которой приурочены неморальные рефугиумы в Южной Сибири, также развита в ультрагумидном климате наветренных склонов гор. Этим лесам свойственны высокая влажность воздуха, большое (800–1500 мм/год) количество осадков, мощный снежный покров зимой. При этом среднегодовая температура воздуха достаточно высока. Вдобавок сообщества развиты на богатых слабокислых почвах без мерзлоты. В постгляциале Сибири неморальные виды не смогли существенно расселиться из рефугиумов именно из-за препятствующего действия мерзлотных почв и резко континентального сухого климата (Shumilova, 1962; Nazimova et al., 2014).

3. Влияние состава почвообразующих пород на ценоотические позиции видов.

Из предыдущих разделов видно, что на распространение и позиции неморальных видов существенное влияние оказывают не только климатические факторы, но также богатство и особенно карбонатность почв. Причиной тому – специфические свойства последних – как физические, так и химические. Карбонатные почвы прогреваются сильнее силикатных, намного лучше структурированы, дренированы и аэрированы. Содержание обменного кальция в них выше в 10–20, магния – в 5–10 раз сравнительно с почвами на силикатах. Соответствующие значения pH_{H_2O} при этом составляют 6,8–7,5 против 4,7–5,6 и менее. Богатство почв на карбонатах элементами минерального питания в целом выше, чем на силикатах. При этом в силикатных почвах преобладает аммиачный азот, а в карбонатных – нитратный. Однако при температуре почвы менее 10 °С нитрификация ингибирует-

ся. Одновременно содержание обменного калия почти вдвое выше в почвах на силикатах при одинаковой доступности подвижного фосфора (Kubiena, 1953 in Pignatti E., Pignatti S., 2013; Nitsenko, 1972; Larcher, 1976; Rabotnov, 1985). Растения-кальцефиты более способны к мобилизации труднодоступных форм железа и фосфора сравнительно с ацидофитами. В результате влияние напряженности конкуренции на видовой состав и структуру растительности на карбонатах выше, чем на силикатах (Leuschner, Ellenberg, 2017).

В широколиственных лесах Центральной Европы многие виды, особенно требовательные к режиму минерального питания, тяготеют именно к типам сообществ, развитых на карбонатных почвах. Так, только для горных буковых лесов на муллевых почвах поверх известняков (*Mercurialis perennis-Fagetum sylvaticae* Scamoni 1935) характерны *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum* L. (доминанты), *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Sanicula europaea*, *Daphne mezereum* L., *Hepatica nobilis* (L.) Mill., *Corydalis* spp. Эти виды отсутствуют в буковых лесах на более кислых муллевых почвах предгорий и равнин (*Galio odorati-Fagetum* Rüb. (1930) ex Sougnez et Thill 1959). В сообществах обоих типов при этом отмечены *Galium odoratum*, *Galeobdolon luteum*, *Dryopteris filix-mas*, *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Carex sylvatica* Huds., *Polygonatum multiflorum* (L.) All. Только в лесах второй ассоциации встречены *Vaccinium myrtillus* и малообильная *Carex pilosa*. В буковых лесах на бедных кислых почвах (*Luzulo luzuloidis-Fagetum* (Du Rietz 1923) Markgr. 1932 em. Meusel 1937 и *Luzulo pilosae-Fagetum* W. Mat. et A. Mat. 1973) неморальные виды трав не представлены вообще. Зато обычны вакциниевидные (*Vaccinium myrtillus*), квазибореальные (*Oxalis acetosella*) и боровые (*Pteridium aquilinum*) виды, хотя и не всегда достигающие генеративной стадии (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Все ледниковые убежища неморальных видов в горах Южной Европы были приурочены к выходам известняков или доломитов (Chytrý et al., 2003). Теплый известняковый субстрат, обнажившийся по берегам рек бассейна Волги, способствовал миграции субсредиземноморских видов кварцетального элемента (см. ниже) с юга на север в микулинскую эпоху. Аналогично, по выходам известняков мигрировали с юга и теневые неморальные виды в голоцене Прибалтики (Клеоров, 1941) и Северо-Запада России

(Nitsenko, 1972). Выше уже говорилось о роли пихто-ельников на известняках для выживания неморальных реликтов на Урале (Igoshina, 1943; Gorchakovskiy, 1968). **В настоящее время эти виды не столько продвигаются к северу, сколько удерживаются на известняках с климатически благоприятных для них времен.** При этом соответствующие леса чаще относятся к высокоотравным типам на обогащенных почвах, чем к зональным типам на плакорах. На восточной границе ареала тяготение к богатым почвам на известняках выражено даже у *Galeobdolon luteum*, нейтрального в отношении карбонатности почвы в Центральной Европе (Packham, 1983).

Расселение неморальных видов в мелколиственных лесах опять же связано с накоплением в почве калия и кальция благодаря листовному опаду, а также с почвоулучшающей ролью *Alnus incana* (L.) Moench за счет симбиотической азотфиксации. Все мелколиственные виды деревьев сравнительно с хвойными усиливают деятельность нитрификаторов и почвенной мезофауны, повышают скорость распада подстилки, улучшают структуру почвы и содержание в ней азота, раскисляют ее. По карбонатным экотопам далеко на север заходят такие типы лесов, как мезофильные березняки богатых почв, осинники ландышевые, сероольшаники с *Geum urbanum* L. (Nitsenko, 1972).

Яркий пример влияния карбонатности почвообразующих пород на расселение неморальных видов наблюдается в области контакта флювиогляциальной гряды и карстующейся карбонатной морены в бассейне р. Кемы на севере Вологодской обл. (табл. 2). На флювиогляциальных песках преобладают среднетаежные хвойные леса зеленомошных типов с редкими вкраплениями флористически обедненных ельников кисличных на месте бывшей пашни. В них изредка и в малом обилии встречаются *Stellaria holostea*, *Ajuga reptans* и *Viola riviniana*; лишь однажды встречен *Asarum europaeum*. Из бореонеморальных видов постоянно лишь *Carex digitata*. При переходе в соседний ландшафт карбонатной морены немедленно бросаются в глаза «богатые» ельники и осинники кисличные южнотаежного облика с умеренно обильными (ПП по 2–3 %), но постоянными *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Aegopodium podagraria*, *Lonicera xylosteum*. Это уже леса неморально-травяного типа. Нижние части склонов и крупные воронки при этом занимают ельники снытево-аконитовые с обильными *Pul-*

monaria obscura и *Lathyrus vernus*, также с *Asarum europaeum* и *Convallaria majalis*. Наблюдения на стыке ландшафтов позволяют отметить **продвижение как неморальных видов по карбонатным суглинкам на север, так и бореальных видов по сырым флювиогляциальным пескам – на юг.**

Почвы на гипсах, в отличие от таковых на известняках, скорее холодные, чем теплые, за счет охлаждающего влияния поноров и подземных вод в сульфатно-карстовых ландшафтах. Нитрификация для них менее характерна. На таких почвах чаще наблюдается продвижение арктоальпийских и гипоарктических тундровых кустарничков к югу (Kucherov, 2019). Однако есть и случаи продвижения неморальных видов к северу: достаточно вспомнить *Viola mirabilis*, *V. hirta* и *Carex ornithopoda* Willd. на пинежском карсте.

4. Распределение неморальных и бореонеморальных видов по ценогенетическим элементам.

Неморальная историческая свита растительности традиционно подразделяется на древне-неморальный (тилиетальный; спутники *Tilia cordata* s. l.), западно-неморальный (фагетальный; спутники *Fagus sylvatica*), европейско- и восточно-неморальные элементы. Последние вкупе с видами субксерофильно-дубравной свиты (Zozulin, 1973) формируют кверцетальный элемент в его современном понимании (спутники *Quercus robur* и/или *Q. petraea* (Matuschka) Liebl.). Особняком стоят гигрофильные виды черноольховых лесов, относимые ныне к альнетальному элементу в составе неморальной свиты (Kamelin et al., 1999). В этой статье они не обсуждаются ввиду их экологической специфики. Ниже рассмотрим, как все прочие перечисленные ценогенетические элементы неморальной свиты соотносятся с зонально-координатными.

4.1. Тилиетальные и фагетальные неморальные виды.

Для тилиетальных видов характерен европейский либо евросибирский тип ареала, в последнем случае с реликтовыми третичными находками на Южном Урале и/или в Южной Сибири. Немногие виды (*Galium odoratum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine impatiens* L.) сохранили древние евразийские ареалы с рядом позднейших дизъюнкций. Фагетальным видам свойственны западно- и центральноевропейские ареалы, нередко охватывающие так-

же горы Средиземноморья и Передней Азии, но не доходящие до Урала и Уралид (Zozulin, 1973; Kamelin et al., 1999; Kamelin, 2018). И те, и другие виды – мезофиты либо гигромезофиты теневой экологии, требовательные к богатству почвы, обычно мезоэвтрофы. Фагетальным видам вдобавок свойственно субатлантическое тяготение (Ellenberg et al., 1992; Leuschner, Ellenberg, 2017). М. М. Ильин (Ильин, 1941) называет тилиетальные и фагетальные виды атлантическими, а Ю. Д. Клеоров (Клеоров, 1941) – балтийскими. При этом оба автора не разграничивают их, объединяя в составе европейского неморального флороэлемента.

В миоцене предки тилиетальных и фагетальных видов проникли из теневых прабореальных хвойно-широколиственных лесов Азии в Европу. В плиоцене многие из них трансформировались в самостоятельные таксоны, которые вошли в состав европейских теневых широколиственных (а в Сибири – чернево-таежных) лесов и начали вытеснять предковые виды. В результате редукции сибирской части ареалов в плейстоцене образовались характерные пары замещающих друг друга европейских и восточноазиатских видов, например, *Sanicula europaea* – *S. elata* Hamilt. s. l., *Circaea lutetiana* – *C. quadrifida* (Maxim.) Franch. et Savat., *Anemonoides nemorosa* – *A. amurensis* (Korsh.) Kom., *Galeobdolon luteum* – *G. chinensis* (Benth.) C. Y. Wu. Сказанное подтверждают сочетанные находки родственных видов на юге Сибири (например, *Sanicula europaea* и *S. elata* s. l. в Кузнецком Алатау). Восточноазиатский элемент пары всегда древнее европейского. Подобные пары, однако, могут быть и евросибирско-гималайскими и даже европейско- или евросибирско-кавказскими: *Fagus sylvatica* – *F. orientalis* Lipsky, *Asarum europaeum* – *A. ibericum* Stev. Аналогичные викарные пары отмечены также у моллюсков, земноводных и птиц (Ильин, 1941; Клеоров, 1941; Kamelin, 2018).

Именно к тилиетальным видам, помимо самой *Tilia cordata*, следует отнести *Ulmus glabra*, а также *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Campanula trachelium*, *Festuca gigantea*, *Circaea lutetiana* и большинство других неморальных видов, известных по южноуральским и сибирским находкам доплейстоценового возраста. Возможно, к этим видам в Европейской России тяготеет и *Viola mirabilis*. Европейские ареалы тилиетальных видов в своей южной части сформировались за счет расселения из приледниковых рефугиумов на Балканах, в Южных Альпах и Южных Карпа-

тах. В центральной же и северной части эти ареалы датируются лишь атлантическим периодом голоцена с последующей редукцией в суббореале из-за похолодания и поглощения широколиственных лесов ельниками (Клеоров, 1941). При этом ни одна из волн послеледникового расселения неморальных видов не достигла Южного Урала (Kamelin et al., 1999).

К фагетальным видам относятся *Viola riviniana* и *Galeobdolon luteum* с негативной зависимостью ПП от К (см. выше). Северная и южная границы ареала *G. luteum* в Центральной Европе совпадают с таковыми *Fagus sylvatica*, но на восток вид распространен гораздо дальше бука (Hegi, 1903 in Packham, 1983) и достигает Кунгурской лесостепи, хотя севернее не пересекает Средней Волги. Ступение восточных границ ареалов фагетальных видов в целом совпадает с западным рубежом Восточноевропейской провинции (Kamelin et al., 1999). Но к фагетальному элементу принадлежат и микулинские реликты *Lunaria rediviva* и *Allium ursinum* в Поволжье, а также атлантические мигранты *Fraxinus excelsior* L., *Anemonoides nemorosa*, *Hepatica nobilis* с характерным продолжением южнотаежных ареалов к северо-западу вплоть до Карельского перешейка (Клеоров, 1941).

4.2. Кверцетальные бореонеморальные виды.

Понятие о кверцетальных видах неоднозначно. Под ними могут пониматься субсредиземноморские (прежде всего, северобалканские и циркумэвксинские) мигранты из свиты теплоумеренного *Quercus pubescens* Willd., диагностические виды порядка Quercetalia pubescenti-petraeae Klika 1933, в том числе *Convallaria majalis*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*, *Viola hirta*, также *V. mirabilis*, *Veronica chamaedrys* L. и др. (Ermakov, 2006; Leuschner, Ellenberg, 2017). В третичное время данный элемент, возможно, сформировался к югу от полосы сплошного распространения тургайских широколиственных лесов. Однако вместе с этими видами к кверцетальным могут относить и средне- и южноевропейские дубравные виды из свиты *Quercus robur* (Клеоров, 1941). Наконец, кверцетальными могут считаться лишь эти холодноумеренные «спутники дуба» – очевидно, вкуче с теплоумеренными видами, достигающими широт северных дубрав (Kamelin et al., 1999).

Кверцетальные виды родственны тилиетальным. И те, и другие выделились при дифферен-

циации теневых мезофильных и более светолюбивых субсерофильных ценофлор из исходной прабореальной (тургайской) флоры в плиоцене Европы и ранее – в миоцене Азии. В то время на юге Сибири кверцетальные ценозы, видимо, занимали иные экспозиционные и/или высотные позиции сравнительно с теневыми широколиственными лесами, всегда более сухие и теплообеспеченные (Плюин, 1941; Kamelin, 1998). Это различие позиций наблюдается и сейчас при сопоставлении дубрав и теневых лесов в горах Центральной Европы (Leuschner, Ellenberg, 2017).

По своей экологии кверцетальные виды более свето- и сухолюбивы, чем тилиетальные. Типичными примерами тому являются *Carex pilosa* и *Stellaria holostea*. Виды большего влаголюбия, как, например, *Aegopodium podagraria*, в дубравах увядают раньше, чем в теневых лесах (Курнаев, 1968). Многие виды мезотрофны (*Convallaria majalis*, *Carex digitata*), хотя есть и мезоэвтрофы и даже эвтрофы (*Aristolochia clematitidis* L.). В то же время *Quercus robur* и *Q. petraea* в Центральной Европе нередко образуют леса на очень бедных кислых почвах, для которых характерна также *Carex digitata* (Ellenberg et al., 1992; Leuschner, Ellenberg, 2017).

Кверцетальные виды связаны с тилиетальными серией переходов. В частности, для многих из них тоже характерны замещающие восточноазиатские пары: *Carex pilosa* – *C. campylorhina* V. Krecz., *C. digitata* – *C. quadriflora* (Kük.) Ohwi, *C. rhizina* – *C. reventa* V. Krecz., *Convallaria majalis* – *C. keiskei* Miq. (Kleorov, 1941; Kamelin, 2018). К кверцетальным относят и *Pulmonaria obscura* и *Mercurialis perennis* (Zozulin, 1973), хотя по своей мезоэвтрофной теневой экологии в лесах Центральной и Восточной Европы (см. выше) медуница ближе к тилиетальным, а пролесник – даже к фагетальным видам. На восток *M. perennis* достигает юго-запада Пермской обл., но не заходит в Башкирию (Kamelin et al., 1999), по конфигурации ареала приближаясь к *Galeobdolon luteum*. Есть и замещающий дальневосточный вид – *Mercurialis leiocarpa* Siebold et Zucc. (Kleorov, 1941).

Продвижение кверцетальных видов на север и освоение ими новых ценологических позиций шло в разное время в разных регионах. Регресс миоценовых дубрав юга Сибири начался в плиоцене и закончился в среднем плейстоцене. При этом кверцетальные виды интегрировались не только в чернево-таежные сообщества, как *Cru-*

ciata glabra (L.) Ehrend. s. l., *Brunnera sibirica* Stev. и *Dentaria sibirica* (O. E. Schulz) N. Busch (Плюин, 1941), но и в состав ценофлор мезофильных кустарников низкогорий либо степных кустарников. В конце плиоцена эти виды вошли и в состав боровых ценофлор, а далее через них – и в темнохвойно-таежные (Kamelin, 1998).

В Европе *Quercus robur* наряду с другими видами выделился из предкового *Q. roburoides* Gaudin в начале плейстоцена, и его ареал сперва совпадал с ареалом *Fagus sylvatica*. Расселение *Q. robur* и видов его свиты из южных рефугиумов на север реконструируется для первой половины миклулинского межледниковья (Клеоров, 1941). Этим временем следует датировать и расселение *Stellaria holostea* из южноуральского рефугиума (Gorchakovskiy, 1968), что привело к усилению позиций этого вида на большей части территории современного Урала и Предуралья (см. выше).

К концу межледниковья кверцетальные виды внедрились в состав боровых и мелколиственно-лесных сообществ. При этом в боровых ценофлорах значимые позиции заняли такие виды, как *Convallaria majalis* (боровая доминант или субдоминант) и *Carex digitata*. Эти виды свойственны также ельникам зеленомошным и производным от них мелколиственным лесам. Близка к ним и *C. rhizina*, дубравный вид в южной части европейского ареала, но преимущественно боровой – в северной (Kamelin, 1998). Повторная экспансия кверцетальных видов имела место и в голоцене (Клеоров, 1941). В частности, атлантическим мигрантом можно считать пустошно-боровую *Viscaria vulgaris* Bernh. В Судетах этот вид характерен для дубрав из *Quercus petraea*. Предковым же таксоном для него является южнобалканская *Viscaria sartorii* Boiss. – растение горных широколиственных лесов из *Castanea sativa* Mill. (Kucherov et al., 2022).

Возвращаясь к зонально-координатным элементам флоры, видно, что **в таежной зоне среди кверцетальных видов, в отличие от тилиетальных или фагетальных, преобладают представители не собственно неморального, но бореонеморального элемента.** К собственно неморальным видам кверцетального генезиса, помимо самого *Quercus robur*, можно отнести лишь *Acer platanoides* и (в западной части Русской равнины) *Stellaria holostea*. Однако восточнее последний вид тоже становится бореонеморальным. Выше уже упомянуто о важной роли *Convallaria majalis* и *Carex digitata* в травяных

борах; встречается в них и *Lathyrus vernus*. Можно, однако, отметить и кверцетальные виды, внедрившиеся в высокотравные ельники на обогащенных почвах и в производные от них мелколиственные леса. Помимо того же *L. vernus*, это *Actaea spicata* и в особенности *Aegopodium podagraria*. Последний вид стал столь вездесущим и обильным в мелколиственных лесах западносибирской подтайги, что его начали уверенно относить к бетулярной свите (Zozulin, 1973; Ermakov, 2006). В то же время *A. podagraria* обычна и под пологом липняков, в том числе реликтовых липовых «островов» Сибири, где может быть принята не только за бетулярный, но и за тилиетальный вид. Подразделениям бетулярных видов и их связям с неморальными посвящен следующий раздел.

4.3. Бетулярные бореонеморальные виды.

К бетулярным принято относить холодостойкие светолюбивые (но устойчивые к затенению) мезо- и гигромезофильные виды светлых (березовых, лиственничных) горных лесов и редколесий и сопряженных с ними высокотравных лугов. Бетулярный флороэлемент сформировался либо севернее и северо-восточнее тургайского (тилиетального) в более высоких широтах Сибири и тихоокеанской Северной Америки, либо в вышележащих горных поясах. На исходе плиоцена бетулярные виды вместе с лесами соответствующих формаций проникли из Сибири в Европу, частично заменив третичные неморальные формы, частично же смешавшись с ними. Миграцию из Сибири, как и в случае тилиетальных видов, подтверждает наличие европейско-сибирских викарных пар (*Larix decidua* Mill. – *L. sibirica*, *Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren. – *L. gmelinii*) и даже триад (*Pleurospermum austriacum* (L.) Hoffm. – *P. uralense* – *P. camtschaticum* Hoffm.). После первой волны миграции с северо-востока бетулярные виды могли расселяться также с Кавказа и из гор Средней Европы. Дальнейшая коэволюция бетулярных и неморальных видов шла уже в перигляциальных плейстоценовых рефугиумах, и первые послеледниковые леса в позднем плейстоцене и пребореале Русской равнины были с покровом из бетулярных видов (Клеоров, 1941).

Вследствие экологической пластичности своих представителей бетулярный элемент нечетко отграничен от иных флороэлементов. Выявляется и его ценогенетическая неоднородность. Все

это побуждает нас хотя бы предварительно разделить данный элемент на ряд субэлементов.

4.3.1. «Первично-бетулярные» виды: **бореальные, ценогенетически субальпийские / подгольцовые** (Клеоров, l. c.), мезоэвтрофные гигромезофиты, представители высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum* L. s. l., *Trollius europaeus* L., etc.) и сопряженные с ним виды. В тайге Европейской России роль этих видов особенно велика в ельниках и производных от них мелколиственных лесах высокотравных типов на обогащенных почвах, а также на влажноразнотравных лугах. При этом травяной ярус ельников аконитовых южной, а к западу от Северной Двины и средней тайги являет собой результат атлантической инкубации высокотравных (аконитовых) и тилиетальных либо кверцетальных (медуницевак, снытевак) синузий. В широколиственных лесах роль бетулярного высокотравья не столь велика (Kamelin et al., 1999), но эти виды регулярно встречаются и в них, как, например, *Crepis sibirica* и *Aconitum septentrionale* в липняках Мордовии. Заметим, что Р. В. Камелин (Kamelin et al., 1999) считает *A. septentrionale* генетически европейским неморальным видом. Однако у родственных последнему европейских дубравных видов из секции *Lycostonum* DC. околоцветник не синий, а всегда желтый, т. е. родство этих видов не слишком близкое. В то же время немногие синецветковые европейские представители секции (*A. moldavicum* Hacq. s. l.) не растут под пологом леса, будучи нагорными петрофитами (Flora Vostochnoy ..., 2001), т. е. опять-таки связаны с субальпикой.

4.3.2. **Опушечные** (отчасти также «окожные») **виды горно-лесного пояса**, бореонеморальные или полизональные мезотрофные мезофиты: *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.; видимо, сюда же отнесем *Populus tremula*. Это растения плейстоценовых мелколиственных лесов континентальных условий (Nitsenko, 1969), впоследствии образовавшие «ядро» ценофлоры западносибирской подтайги (Ermakov, 2006).

4.3.3. «Вторично-бетулярные» виды: **бореонеморальные, ценогенетически кверцетальные, реже тилиетальные**. Согласно Р. В. Камелину, таково подавляющее большинство бетулярных видов, если даже не все они, поскольку сам бетулярный флороценотический комплекс выделен в плиоцене из прабореальной флоры (Kamelin, 1998; Kamelin et al., 1999). Ярким

примером подобных видов является кверцетальная *Aegopodium podagraria*. Ее аборигенный ареал, помимо Европы и юга Западной и Средней Сибири, охватывает также Кавказ, Джунгарский Алатау и Тянь-Шань. В горах Средней Азии сныть тяготеет к лесам из *Juglans regia* L. (Pimenov, 1983), т. е. к сообществам кверцетальной экологии. Уже из-под полога последних она впоследствии проникла в теневые широколиственные, а из них – в высокотравные хвойные и во вторичные мелколиственные леса.

Наиболее древним видом из известных в роде *Aegopodium* L. представляется неморально-монтанная диплоидная *A. tadjikorum* Schischk. из горных хвойных, ореховых и кленовых лесов Тянь-Шаня и Памиро-Алая с $2n = 22$ и коротким восходящим корневищем (Pimenov, 1983). Этот предковый вид дает начало ряду полиплоидных длинно- и тонкокорневищных таксонов: от горной среднеазиатско-гималайской *A. kashmiricum* (Stew. ex Dunn.) Pimenov ($2n = 44$) к сибирско-восточноазиатской бетулярной *A. alpestre* Ledeb. s. l. ($2n = 42-44, 54, 56, 66$, на Алтае 88) и далее к эндемичной для Хамар-Дабана пойменно-лесной *A. latifolium* Turcz. ($2n = 88$). Параллельно этому ряду наблюдается переход к *A. podagraria* с длинными, но сравнительно «толстыми» (до 3–5 мм толщиной) корневищами. Как для европейских широколиственно-лесных, так и для западносибирских подтаежных популяций *A. podagraria* характерна тетраплоидия ($2n = 44$) или вторичная анеуплоидия ($2n = 40, 42$) (Vasilyeva et al., 1994; Pimenov, Ostroumova, 2012). Однако в долинных лесах по Енисею описан *A. podagraria* subsp. *nadeshdae* Stepanov с $2n = 22$, как у *A. tadjikorum*, вдобавок с более мощным корневищем (4–9 мм толщиной), более крупными размерами растения (1–2 м высотой), с обертками и оберточками, отсутствующими у subsp. *podagraria*. Вне всякого сомнения, это неморальный реликт третичного возраста. Автохтонные популяции *A. podagraria* с $2n = 22$ выявлены также в Словакии, Болгарии и Пиренеях (Stepanov, 1998), в последних двух случаях – тоже к югу от границы оледенения.

В липняках с пихтой снытевых и снытево-крупнопоротниковых Кузедеевского липового «острова» в Горной Шории (Polozhiy, Krapivkina, 1985; Gudoshnikov, 1986) *A. podagraria* в сентябре остается зеленой, как и другие неморальные виды, тогда как представители бетулярного высокотравья уже увядают (Krapivkina, 2007). Судя по ритму развития, это столь же древний в Си-

бири неморальный вид, как и сама *Tilia cordata* и другие виды ее свиты. Его не внесли в списки реликтов лишь потому, что эти факты «затушеваны» обычностью, доминированием и вегетативной агрессивностью сныти в мелколиственных лесах подтайги. В силу этого вид и был отнесен к «древне-бетулярному элементу» (Zozulin, 1973). Однако видно, что «бетулярность» *A. podagraria* – это ее вторичный, а не первичный флороценотический признак, так же, как и доминирование под пологом мелколиственных лесов – вторичная экоценотическая стратегия. Заметим также, что липняки снытевые – один из самых распространенных типов липовых лесов в Европейской России (Kurnayev, 1968), т. е. подобное сочетание доминантов свойственно не только югу Сибири.

Сходные примеры «вторичной бетулярности» дают нам и другие кверцетальные виды, в частности, проникающий в таежные высокотравные и далее в мелколиственно-лесные сообщества *Actaea spicata*. В подгольцовых березняках аконитовых заповедника «Басеги» в типично бетулярном окружении растет *Lathyrus vernus* – представитель «собственно березнякового элемента» (Zozulin, 1973). Однако в Европе это типичный неморальный вид, притом характерный для богатых почв на известняках (см. выше). В ряду замещающих видов *L. vernus* занимает промежуточное положение между южноевропейским кверцетальным *L. venetus* (Mill.) Royu et Foucad и алтайским бетулярным *L. frolovii* (Fisch.) Rupr. На Дальнем Востоке появляется еще один неморальный вид этого родства – *L. komarovii* Ohwi (Fedchenko, 1948). К «собственно березняковому элементу», охватывающему «ядро» ценофлоры подтаежных березняков Западной Сибири (Zozulin, 1973), отнесена и *Veronica chamaedrys*. Однако, по данным таксономического родства, это кверцетальный вид с европейско-переднеазиатским неморально-монтанным генезисом (Elenevskiy, 1978; Kucherov et al., 2022).

Из тилиетальных видов проявляют себя как бетулярные *Milium effusum* L. и *Stellaria nemorum* L. Первый вид, помимо березняков и осинников, внедряется также в ельники кисличные и высокотравные, второй же крайне сходен с *Aegopodium podagraria* по спектру сообществ, населяемых в тайге западной части Европейской России.

В горах Центральной Европы можно рассматривать как вторично-бетулярные такие неморальные виды, как *Valeriana dioica* L., *Prenanthes purpurea* L. и т. д. (Leuschner, Ellenberg, 2017).

5. Индивидуализация ценологических позиций неморальных видов на границах ареалов в тайге.

В предыдущей статье (Kucherov, Zverev, 2021) авторами применительно к бореальным видам было сформулировано правило «распада свит»: *на климатически обусловленных границах ареалов наблюдается индивидуализация ценологической приуроченности видов, экологически и ценологически сопряженных между собой в центральной части ареала свиты*. Это правило вполне применимо и к неморальным видам и может быть проиллюстрировано на примере имяобразующих таксонов синузии *Galeobdolon-Asperula-Asarum*, описанной из широколиственных лесов Прибалтики (Lippmaa, 1938). В аналогичных лесах на западе Европейской России – как зональных, так и экстразональных – все эти три вида чаще всего произрастают совместно. Между тем, уже в Мордовии флористический *Galeobdolon luteum* отсутствует, а ценоспектр *Galium odoratum* сужается до лесов снытевого и пролесникового типов, тогда как в липняках волосистоосоковых обычно присутствует лишь *Asarum europaeum* (табл. 2). Только последний вид из всех трех, как правило, проникает и в южнотаежные ельники неморально-травяные и высокотравные. Однако в наиболее западных районах, где климату отчасти свойственны черты субокеанического (как, например, в Ленинградской обл.; табл. 3), *A. europaeum* и *Galeobdolon luteum* обычно произрастают совместно, а в мелколиственных лесах нередко и случаи произрастания и даже доминирования последнего вида без сопровождения *Asarum*. При этом близ границы южной и средней тайги в Вологодской и Архангельской областях именно *A. europaeum* единично проникает в сосновые боры и «бедные» ельники кисличные (табл. 2).

Индивидуальность расселения *Asarum europaeum* и *Galeobdolon luteum* ярко выражена на границе южной и средней тайги вдоль северного берега Финского залива. Первый вид редко и в малом обилии встречается в ельниках болотно-травяных и черноольховых топях при основании склона литоринового уступа. Второй же отмечен в ельниках от «богатых» кисличных (в том числе на камах выше уступа) до широко-травных приручейных (книзу от уступа), иногда также в сосняках травяно-зеленомошных вдоль залива (табл. 2). Совместное произрастание обоих видов зафиксировано лишь на зарастающей

просеке в нижней части склона уступа, т. е. в нарушенном сообществе.

Asarum europaeum и *Galium odoratum* – тилиетальные виды, чей ареал продолжается далеко за Урал. Однако уже на Урале ценоспектры этих видов нередко расходятся, особенно при учете их доминирования. В частности, на западном макросклоне Среднего Урала чаще встречаются пихто-ельники с господством *G. odoratum*, тогда как на восточном – копытневые (Igoshina, 1943; Gorchakovskiy, 1968). В черневой тайге Кузнецкого Алатау и Алтая оба вида чаще всего растут вместе, притом окруженные другими реликтовыми представителями тилиетальной свиты (Shumilova, 1962; Polozhiy, Krapivkina, 1985; см. выше). Но уже в Западном Саяне наблюдается распад названной свиты. Неморальные виды начинают встречаться поодиночке, максимум в сочетаниях по два, а *Asarum europaeum* вообще не доходит до Саяна. В то же время реликтовый ареал *Galium odoratum*, хотя и с рядом разрывов, но достигает Приморья (Plyin, 1941).

Из сказанного видно, что индивидуальность расселения видов на границах ареалов может как быть адаптивно обусловленной, так и иметь реликтовую природу.

Выводы

1. В таежной зоне Европейской России неморальные виды растений встречаются как в южнотаежных ельниках неморально-травяных и кисличных, так и в ельниках высокотравных и/или широко-травных при основании склонов и в долинах ручьев, в том числе и в средней тайге. Бореонеморальные виды, помимо ельников названных типов, характерны для сосняков травяно-зеленомошных. Виды обоих широтных элементов нередко также во вторичных мелколиственных лесах. В Южной Сибири неморальные и бореонеморальные виды совместно произрастают в реликтовых липовых лесах и в чернево-таежных сообществах.

2. Увеличение проективных покрытий неморальных и бореонеморальных видов связано как с теплообеспеченностью вегетации, так и с океаничностью климата. Эти эффекты наиболее выражены в ряду от широколиственных лесов к ельникам кисличным и далее черничным на плакорах, ослабевают в лесах высоко- и широко-травных типов на богатых почвах и нивелируются в осинниках.

3. Выходы карбонатных пород благоприятствуют выживанию неморальных видов в тех регионах, куда они проникли в климатически благоприятные для этих видов эпохи. В интергляциалах они также способствовали их расселению. В современную эпоху неморальные виды в таежной зоне могут продвигаться на север по карбонатным суглинкам, тогда как бореальные виды – на юг по флювиогляциальным пескам.

4. В Европейской России неморальные виды представлены в основном теневыми мезоэвтрофами из состава тилиетальной и фагетальной ценогенетических свит. Более светолюбивым мезотрофам и мезоэвтрофам из состава кверцетальной свиты чаще свойствен бореонеморальный тип зонального распространения.

5. Среди бетулярных видов, произрастающих в тайге вместе с неморальными, можно выделить бореальные «первично-бетулярные» и бореонеморальные «вторично-бетулярные», ценогенетически соответственно подгольцовые и кверцетальные. Последние достигают широкого распространения и господства в мелколиственных лесах, что видно на примере *Aegopodium podagraria*.

6. На широтных и долготных границах ареалов наблюдается индивидуализация ценотического поведения неморальных видов, что, однако, не исключает их совместного произрастания в реликтовых и экстразональных местонахождениях.

Благодарности

Авторы признательны Prof. Dr. J. Paal (Univ. Tartu) за предоставление неопубликованных описаний, д. б. н. проф. Д. И. Назимовой (ИЛ СО РАН) за ценные консультации. Работа И. Б. Кучерова выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации», А. А. Зверева – согласно действующему государственному заданию ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9 «Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирование популяций».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Adamczak A.** 2006. Expansion of *Acer platanoides* L. in areas free from human impact. *Biodiv. Res. Conserv.* 3–4: 333–336.
- Blagoveshchenskiy V. V.** 2005. *Rastitelnost Privolzhskoy vozvyshennosti v svyazi s yeye istoriyey i ratsionalnym ispolzovaniyem* [Vegetation of the Cis-Volga Upland in connection with its history and rational use]. Ulyanovsk: Izdatelstvo Ulyanovskogo universiteta. 715 pp. [In Russian] (**Благовещенский В. В.** Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: Изд-во УлГУ, 2005. 715 с.).
- Braslavskaya T. Yu., Tikhonova Ye. V.** 2006. Evaluation of biodiversity of southern-boreal-forests in the north-east of the Kostroma Region. *Lesovedeniye* [Forest Science] 2: 34–50. [In Russian] (**Браславская Т. Ю., Тихонова Е. В.** Оценка биоразнообразия южнотаежных лесов на северо-востоке Костромской области // Лесоведение. 2006. № 2. С. 34–50).
- Chytrý M., Tichý L., Roleček J.** 2003. Local and regional patterns of species richness in Central European vegetation types along the pH/calcium gradient. *Folia Geobot.* 38: 429–442.
- Czerepanov S. K.** 1995. *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. New York: Cambridge Univ. Press. 516 pp.
- Degteva S. V., Zheleznova G. V., Pystina T. N., Shubina T. P.** 2001. *Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov Yevropeyskogo Severa* [Coenotical and floristical structure of small-leaved forests of European North]. St. Petersburg: Nauka. 269 pp. [In Russian] (**Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П.** Ценоотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.).
- Diekmann M., Lawesson J. E.** 1999. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe. *Folia Geobot. Phytotax.* 34: 127–141.
- Elenevskiy A. G.** 1978. *Sistematika i geografiya veronik SSSR i prilezhashchikh stran* [Taxonomy and geography of veronicas of the USSR and adjacent countries]. Moscow: Nauka. 259 pp. [In Russian] (**Еленевский А. Г.** Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 259 с.).
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D.** 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobot.* 18: 1–258.
- Ermakov N. B.** 2006. Analysis of floristic composition of hemiboreal forests of Northern Asia. *Turczaninowia* 9, 4: 5–92. [In Russian] (**Ермаков Н. Б.** Анализ состава ценофлор континентальных гемибореальных лесов Северной Азии // Turczaninowia, 2006. Т. 9, № 4. С. 5–92).

Fedchenko B. A. 1948. *Lathyrus L.* In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 13. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Pp. 479–520. [In Russian] (**Федченко Б. А.** Род Чина – *Lathyrus L.* // Флора СССР. Т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 479–520).

Flora Vostochnoy Yevropy [Flora Europae Orientalis]. 2001. N. N. Tzvelev (ed.). Vol. X. St. Petersburg: Mir i semya; Izdatelstvo SPbKhFA. 670 pp. [In Russian] (*Флора Восточной Европы*. Отв. ред. Н. Н. Цвелев Т. X. СПб.: Мир и семья; Изд-во СПбХФА, 2001. 670 с.).

Gorchakovskiy P. L. 1968. Broadleaved-forest plants at the eastern limits of their distribution. In: *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR [Proc. Inst. Plant and Animal Ecology, Uralian Branch Acad. Sci. USSR]*. Vol. 59. Sverdlovsk: IERZH UFAN SSSR. 286 pp. [In Russian] (**Горчаковский П. Л.** Растения широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. Вып. 59. Свердловск: ИЭРЖ УФАИ СССР, 1968. 286 с.).

Gudoshnikov S. V. 1986. *Flora listostebelnykh mkhov chernevogo podpoyasa yuzhnykh gor Sibiri i problema proiskhozhdeniya chernevoy taygi [Moss flora of the Southern Siberia mountain subnemoral belt and the subnemoral forest genesis problem]*. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta. 192 pp. [In Russian] (**Гудошников С. В.** Флора листо-стельных мхов черного подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск: Изд-во ТГУ, 1986. 192 с.).

Hultén E., Fries M. 1986. *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 pp.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa: A Journal of Bryology*. Vol. 15. Pp. 1–130.

Igoshina K. N. 1943. Les restes des cénoses forestières au milieu de la taiga de sapins-épicéas de l'Oural Central. *Bot. Zhurn.* 28(4): 144–155. [In Russian] (**Игошина К. Н.** Остатки широколиственных ценозов среди пихтово-еловой тайги Среднего Урала // Бот. журн., 1943. Т. 28, № 4. С. 144–155).

Ilyin M. M. 1941. The Tertiary relict elements in the Siberian taiga flora and their possible origins. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]*. Fasc. 1. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Pp. 257–292. [In Russian] (**Ильин М. М.** Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 257–292).

Isachenko T. I., Lavrenko E. M. 1980. Phytogeographical subdivision. In: *Rastitelnost yevropeyskoy chasti SSSR [Vegetation of the european part of the USSR]*. Leningrad: Nauka. Pp. 10–22. [In Russian] (**Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.** Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10–22).

Kamelin R. V. 1998. *Materialy po istorii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on history of flora of Asia (Altai Mountain Country)]*. Barnaul: Izdatelstvo Altayskogo universiteta. 240 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 1998. 240 с.).

Kamelin R. V. 2018. *Geografiya rasteniy [Plant geography]*. St. Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta. 306 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В.** География растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2018. 306 с.).

Kamelin R. V., Ovyosnov S. A., Shilova S. I. 1999. *Nemoralnyye elementy vo florakh Urala i Sibiri [Nemoral elements in the floras of Urals and Siberia]*. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta. 83 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В., Овеснов С. А., Шилова С. И.** Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во ПГУ, 1999. 83 с.).

Kleopov Yu. D. 1941. Main features of formation of broad-leaved forest flora in the European part of the USSR. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]*. Fasc. 1. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Pp. 183–256. [In Russian] (**Клеопов Ю. Д.** Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 183–256).

Korotkov K. O. 1991. *Lesa Valdaya [Forests of Valdai]*. Moscow: Nauka. 160 pp. [In Russian] (**Коротков К. О.** Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.).

Krapivkina E. D. 2007. Seasonal dynamics of a broadleaved forest in Montane Shoriya. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. [Proc. Tomsk State Univ.]* 115: 23–30. [In Russian] (**Крапивкина Э. Д.** Сезонное развитие широколиственного леса Горной Шории // Вестник Томского гос. ун-та, 2007. № 115. С. 23–30).

Kucherov I. B. 2019. *Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobraziye svetlokhvoynnykh lesov sredney i severnoy taygi Yevropeyskoy Rossii [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]*. St. Petersburg: Marathon. 568 pp. [In Russian] (**Кучеров И. Б.** Ценоотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон, 2019. 568 с.).

Kucherov I. B., Novikova L. A., Senator S. A. 2022. Phytocoenotic behaviour of multizonal meadow plant species in meadow steppes. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant world of Asian Russia]* 1: 35–59. [In Russian] (**Кучеров И. Б., Новикова Л. А., Сенатор С. А.** Ценоотические позиции полизональных луговых видов растений в луговых степях // Растительный мир Азиатской России, 2022. № 1. С. 35–59). DOI: 10.15372/RMAR20220103

- Kucherov I. B., Zverev A. A.** 2021. Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities. *Turczaninowia* 24, 3: 89–110. [In Russian] (**Кучеров И. Б., Зверев А. А.** 2021. Ценогитические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // *Turczaninowia*, 2021. Т. 24, № 3. С. 89–110). DOI: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
- Kurnayev S. F.** 1968. *Osnovnyye tipy lesa sredney chasti Russkoy ravniny* [Main forest types of the Russian Plain midland]. Moscow: Nauka. 354 pp. [In Russian] (**Курнаев С. Ф.** Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 354 с.).
- Larcher W.** 1976. *Ökologie der Pflanzen*. Stuttgart: Ulmer. 211 S.
- Leuschner C., Ellenberg H.** 2017. *Vegetation ecology of Central Europe*. Vol. I: *Ecology of Central European forests*. Cham: Springer. 971 pp.
- Lippmaa T.** 1938. Areal und Altersbestimmung einer Union (*Galeobdolon-Asperula-Asarum* U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. *Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuens.* 6(2–3): 1–152.
- Lippmaa T.** 1940. A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest. *Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuens.* 6(4): 1–56.
- Lugovaya D. L.** 2010. Influence of site factors and nature management upon forest community diversity in the North Kostroma Region. *Ekologiya [Ecology]*. 1: 9–16. [In Russian] (**Луговая Д. Л.** Влияние экологических факторов и природопользования на разнообразии лесных сообществ севера Костромской области // *Экология*, 2010. № 1. С. 9–16).
- Meusel H., Jäger E., Weinert R.** 1965, 1978, 1992. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer. Bd. 1. 258 S.; Bd 2. 419 S.; Bd 3. 333 S.
- NASA prediction of worldwide energy resources.** [2018]. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (Accessed on 15 November 2021).
- Nazimova D. I., Danilina D. M., Stepanov N. V.** 2014. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains. *Botanica Pacifica* 3(1): 39–47. DOI: 10.17581/bp.2014.03104
- Nitsenko A. A.** 1969. On the history of formation of contemporary types of small-leaved forests in the North-West of the European part of the USSR. *Bot. Zhurn.* 54(1): 3–13. [In Russian] (**Ниценко А. А.** К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // *Бот. журн.*, 1969. Т. 54, № 1. С. 3–13).
- Nitsenko A. A.** 1972. *Tipologiya melkolistvennykh lesov yevropeyskoy chasti SSSR* [Typology of small-leaved forests in the European part of the USSR]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta. 140 pp. [In Russian] (**Ниценко А. А.** Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 140 с.)
- Packham J. R.** 1983. *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. et Polatschek (*Galeobdolon luteum* Hudson; *Lamium galeobdolon* (L.) Nath.). *J. Ecol.* 71(3): 975–997.
- Pignatti E., Pignatti S.** 2013. *Plant life on the Dolomites: Vegetation structure and ecology*. Heidelberg: Springer. 769 pp.
- Pimenov M. G.** 1983. Umbelliferae. In: *Opredelitel rasteniy Sredney Azii* [Key to plants of Middle Asia], T. 7. Tashkent: FAN. Pp. 167–322. [In Russian] (**Пименов М. Г.** Сем. Зонтичные – Umbelliferae // *Определитель растений Средней Азии*. Т. 7. Ташкент: ФАН, 1983. С. 167–322).
- Pimenov M. G., Ostroumova T. K.** 2012. *Zontichnye (Umbelliferae) Rossii* [Umbelliferae of Russia]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 477 pp. [In Russian] (**Пименов М. Г., Остроумова Т. К.** Зонтичные (Umbelliferae) России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 477 с.).
- Polozhiy A. V., Krapivkina E. D.** 1985. *Relikty tretichnykh shirokolistvennykh lesov vo flore Sibiri* [Relicts of the Tertiary broadleaved forests in the Siberian flora]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta. 158 pp. [In Russian] (**Положий А. В., Крапивкина Э. Д.** Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1985. 158 с.).
- Rabotnov T. A.** 1985. *Ekologiya lugovykh trav* [Ecology of meadow herbs]. Moscow: Izdatelstvo Moskovskogo universiteta. 176 pp. [In Russian] (**Работнов Т. А.** Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с.).
- Rysin L. P., Savelyeva L. I.** 2002. *Yelovye lesa Rossii* [Spruce forests of Russia]. Moscow: Nauka. 335 pp. [In Russian] (**Рысин Л. П., Савельева Л. И.** Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.).
- Shumilova L. V.** 1962. *Botanicheskaya geografiya Sibiri* [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta. 440 pp. [In Russian] (**Шумилова Л. В.** Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1962. 440 с.).
- Spearman C.** 1904. The proof and measurement of association between two things. *Am. J. Psychol.* 15(1): 72–101.
- Stepanov N. V.** 1998. On a new subspecies of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) from the south part of the Krasnoyarsk Territory. *Bot. Zhurn.* 83(6): 112–118. [In Russian] (**Степанов Н. В.** О новом подвиде *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) из южной части Красноярского края // *Бот. журн.*, 1998. Т. 83, № 6. С. 112–118).
- Sukachev V. N.** 1928. *Rastitelnyye soobshchestva (Vvedeniye v fitosotsiologiyu)* [Plant communities (Introduction to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga. 232 pp. [In Russian] (**Сукачев В. Н.** Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с.).

Tuhkanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 67: 1-105.

Vasilyeva M. G., Alekseeva G. V., Pimenov M. G. 1994. Geographical variation of chromosome numbers in thin-rhizomatous species of *Aegopodium* (Umbelliferae). *Bot. Zhurn.* 79(8): 27-31. [In Russian] (**Васильева М. Г., Алексеева Т. В., Пименов М. Г.** Географическая изменчивость хромосомных чисел у тонкокорневищных видов *Aegopodium* (Umbelliferae) // Бот. журн., 1994. Т. 79, № 8. С. 27-31).

Yurtsev B. A., Kamelin R. V. 1991. *Osnovnyye ponyatiya i terminy floristiki* [The main concepts and terms of florology]. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta. 80 pp. [In Russian] (**Юрцев Б. А., Камелин Р. В.** Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во ПГУ, 1991. 80 с.).

Zaugholnova L. B., Khanina L. G. 1996. An experience of development and use of databases in forest phytocenology. *Lesovedeniye* [Forest Science] 1: 76-83. [In Russian] (**Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г.** Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии // Лесоведение, 1996. № 1. С. 76-83).

Zozulin G. M. 1973. Historical "suites of vegetation" of the European part of the USSR. *Bot. Zhurn.* 58(8): 1081-1092. [In Russian] (**Зозулин Г. М.** Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 8. С. 1081-1092).

Zverev A. A. 2007. *Informatsionnyye tekhnologii v issledovaniyakh rastitelnogo pokrova* [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press. 304 pp. [In Russian] (**Зверев А. А.** Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.).