



УДК 581.55(582.635.38)+574.474(235.222/.223)

Фитоценотические позиции *Humulus lupulus* в растительности низкогорий западной части Алтае-Саянской горной области

М. М. Силантьева^{1,3*}, Н. Б. Ермаков^{1,2,4}, Н. В. Овчарова^{1,5}, О. Н. Мироненко^{1,6}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Никитский спуск, д. 52, г. Ялта, пгт Никита, Республика Крым, 298648, Россия.

³ E-mail: msilan@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7102-2675>

⁴ E-mail: brunnera@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7550-990X>

⁵ E-mail: ovcharova_n_w@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8657-3226>

⁶ E-mail: olgmironenko@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0091-5043>

* Автор для переписки

Ключевые слова: естественный ареал, неморальная фитоценотическая группа, ординация, хмель обыкновенный, ценоэлементы.

Аннотация. В статье рассматриваются эколого-фитоценотические позиции хмеля обыкновенного – *Humulus lupulus* L. в растительности низкогорий западной части Алтае-Саянской горной области. В результате проведенной количественной классификации всего ряда 288 геоботанических описаний выявлено 8 единиц растительности ранга союза-подсоюза, которые отнесены в состав 4 классов системы Браун-Бланке. Для целей представления эколого-фитоценотических закономерностей распространения хмеля в масштабе западной части Алтае-Саянской горной области нами был выбран уровень союзов-подсоюзов, который наиболее четко представляет подпоясные и региональные секторные географические особенности категорий растительности. На основании проведенной ординации геоботанических описаний лесной растительности нижней части лесного пояса и примыкающей низкогорной лесостепи западной части Алтае-Саянской горной области установлено, что хмель имеет прочные позиции в составе ценофлор черного подпояса в избыточно-влажном циклоническом биоклиматическом секторе. Значительно менее значимо присутствие этого вида в составе ценофлор лесной растительности подтаежного подпояса влажного циклонического биоклиматического сектора, и он полностью отсутствует в составе остепненных светлохвойных лесов лесостепного пояса недостаточно влажного антициклонического биоклиматического сектора. Наряду с зональными (поясно-зональными) местообитаниями у хмеля высокие показатели встречаемости в переувлажненных высококустарниковых сообществах речных долин и близость к пойменно-лесной фитоценологической группе, которая в алтае-саянской части своего ареала аналогична по видовому составу ольшаниковому ценоэлементу и связана с неморальным типом растительности в Европе. Эти представления поддерживаются флорогенетическими построениями ряда исследователей и кратким анализом фитоценотической приуроченности хмеля в европейской части ареала, добавляя оснований, наряду с ординационным анализом, рассматривать хмель обыкновенный в составе неморальной фитоценотической группы (альнетальной, или ольшаниковой).

Phytocoenotic positions of *Humulus lupulus* in the low-mountain vegetation of the western part of the Altai-Sayan mountain region

M. M. Silantyeva¹, N. B. Ermakov^{1,2}, N. V. Ovcharova¹, O. N. Mironenko¹

¹ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

² Nikitsky Botanical Garden – National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Nikitsky Spusk, 52, Yalta, Nikita, Republic of Crimea, 298648, Russian Federation

Keywords: Altai-Sayan mountain region, coenoelements, ecological and phytocoenotic positions, *Humulus lupulus*, natural habitat, nemoral phytocoenotic group.

Summary. The article considers the ecological and phytocoenotic positions of *Humulus lupulus* L. (common hop) in the low-mountain vegetation of the western part of the Altai-Sayan mountain region. As a result of the quantitative classification of the entire series of 288 geobotanical descriptions, 8 units of vegetation of the rank of alliance-suballiance were identified, which were assigned to 4 classes of the Braun-Blanquet system. In order to present the ecological and phytocoenotic patterns of hop distribution on the scale of the western part of the Altai-Sayan mountain region, we selected the level of alliance-suballiance, which most clearly represents the subbelt and regional sectoral geographic features of vegetation categories. Based on the conducted ordination of geobotanical descriptions of forest vegetation of the lower part of the forest belt and the adjacent low-mountain forest-steppe of the western part of the Altai-Sayan mountain region, it was established that *Humulus lupulus* has a strong position in the composition of the coenofloras of the chern subbelt in the excessively humid cyclonic bioclimatic sector. The presence of this species in the composition of forest vegetation coenofloras of the subtaiga subbelt of the humid cyclonic bioclimatic sector is much less significant, and it is completely absent from the steppe light-coniferous forests of the forest-steppe belt of the insufficiently humid anticyclonic bioclimatic sector. Along with zonal (belt-zonal) habitats, *Humulus lupulus* has high rates of occurrence in waterlogged high-shrub communities of river valleys and proximity to the floodplain-forest phytocoenological group, which in the Altai-Sayan part of its range is similar in species composition to the alder coenoelement and is associated with the nemoral type of vegetation in Europe. These ideas are supported by the florogenetic constructions of a number of researchers and a brief analysis of the phytocoenotic location of *Humulus lupulus* in the European part of the range, adding reasons, along with ordination analysis, to consider common hop as part of a nemoral phytocoenotic group (alnetal or alder).

Введение

Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.) распространен в пределах умеренного и субтропического поясов северного полушария: в Северной Африке, Северной Америке, Северной и Центральной Азии и на большей части Европы. Огромен культивируемый ареал хмеля обыкновенного. В настоящее время он культивируется во многих странах западного и восточного полушарий, в южном полушарии его выращивают в Южной Африке и Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии (Milosta, Lara, 2010). Хмель обыкновенный уже тысячи лет используется человеком, прежде всего, как пищевая культура (хлебопечение, пивоварение) (Khlynovskiy et al., 2023), и в меньшей степени как лекарственное и декоративное растение. Уникальный химический состав, активно изучающийся в последнее время (Vocquet et al., 2018; Astray, 2020;

Korpelainen, Pietiläinen, 2021; Pereira et al., 2022; Al Hussein et al., 2023), выявленные новые лекарственные свойства (Harish, 2021; Vouback, 2023) вызывают значительный интерес к этому растению. В регионах его происхождения и в других частях мира хмель, избежавший культивирования, также встречается в природе, что затрудняет определение того, какие растения являются аборигенными, а какие беглецами из культуры, или культурными сортами.

Хмель обыкновенный адаптирован к широкому диапазону климатических условий (Ivanov et al., 2014). Его ареал простирается от бореальных лесов до сухих субтропических лесов (Rocha, 2005). Он переносит годовое количество осадков от 310 до 1370 мм, годовая температура от 5,6 до 21,3 °C и pH от 4,5 до 8,2 (Rocha, 2005). Будучи приспособленным к существованию в умеренных широтах, в том числе с резко континентальным климатом, хмель нечувствителен к

холоду, но среднегодовые температуры имеют большое значение для его развития. Климатические факторы, которые являются наиболее важными для развития хмеля обыкновенного – это температура, атмосферные осадки, освещение (Ivanov et al., 2014).

На юге Западной Сибири и в Алтае-Саянской горной области произрастает подвид *H. lupulus* subsp. *lupulus* L. Это многолетняя двудомная вьющаяся лиана с однолетними (монокарпическими) побегами. Подземная часть растения может функционировать в течение 20 лет и более (Ivanov et al., 2014). Фитоценозы с его участием отмечены в зоне южной подтайги Западно-Сибирской равнины, пересекаемой долинами. Здесь проходит естественная северная граница распространения хмеля обыкновенного. Более разнообразно представлены сообщества с хмелем в предгорных и низкогорных лесах Алтае-Саянской горной области (с включением Салаира). В этих фитоценозах действуют только естественные факторы распространения вида.

В условиях лесостепи он отмечается в березовых и осиновых колках в окружении остатков закустаренных луговых степей или агроценозов, а также по понижениям, опушкам и местам вырубок в сосновых лесах. Возможно, хмель оказался в подобных местообитаниях в результате деятельности человека. Кроме того, в условиях лесостепи *H. lupulus* – устойчивый элемент речных долин и озер. Здесь хмель встречается по окраинам болот (согр), а также кустарниковым сообществам и пойменным лесам рек. В бессточной степной зоне хмель был обнаружен только в населенных пунктах. В этом случае человек создал те минимальные условия, которые позволили выращивать хмель для бытовых нужд.

Дикорастущие растения разнородны морфологически и могут обладать генами устойчивости к многочисленным патогенам, поражающим посадки хмеля в стране. Они также могут позволить получить новые сорта с улучшенными продукционными характеристиками и увеличить генетическое разнообразие хмеля как сельскохозяйственной культуры.

Экономическая значимость ресурсного вида, огромный ареал, большой диапазон мест обитаний и разнообразие сообществ определяют научный интерес и актуальность исследований по экологии, происхождению и ценогенетическим связям *H. lupulus*.

В северо-западной части Алтае-Саянской горной области природные фитоценозы с уча-

стием хмеля отмечались исследователями (Купинова, 1960), однако эти данные очень ограничены и не могут дать точного представления о фитоценологических позициях и особенностях экологии данного вида. Вместе с тем, эти знания важны для оценки природного ресурсного потенциала данного вида и его популяционно-генетического разнообразия.

Цель исследования – определить эколого-фитоценологические закономерности распространения хмеля в Алтае-Саянской части ареала в составе лесной растительности нижней части лесного пояса и примыкающей низкогорной лесостепи.

Материалы и методы

Основой проведенного исследования выступили 288 геоботанических описаний лесной растительности нижней части лесного пояса и примыкающей низкогорной лесостепи (абсолютные высоты 300–1100 м) – основного ареала хмеля в Алтайской горной системе и в Западном Саяне. Описания хранятся в базе данных Turboveg (Hennekens, Schaminée, 2001). Используемый объем описаний представляет экологически ориентированный ряд лесных и сукцессионно близких к ним высокотравных луговых и кустарниковых сообществ в пределах трех био-климатических секторов (Polikarpov et al., 1986): избыточно-влажного циклонического (мелколиственные и мелколиственно-темнохвойные черневые леса), влажного циклонического (березово-сосновые и мезофильные гемибореальные травяные леса) и умеренно влажного антициклонического (лиственничные и сосновые ксеромезофильные травяные леса). Классификация растительных сообществ проведена с использованием метода Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1979) и количественного анализа в программе Twinspan, реализованном в пакете обработки фитоценологических таблиц Juice 7.1. Идентификация синтаксономических единиц в системе Браун-Бланке выполнена в соответствии с работами Н. Б. Ермакова (Ermakov, 2003). Ординация лесных сообществ осуществлена на основе метода Detrended Correspondence Analysis (DCA ординация), реализованного в прикладном пакете Decorana (Hill, 1979). С использованием этого же метода и этого же объема исходных первичных данных выполнена DCA ординация всего видового состава выявленных единиц растительности. Экологическая интерпретация главных

осей ординации полученных диаграмм проводилась на основании оценки спектров экологических групп видов ценофлор по отношению к условиям увлажнения и теплообеспеченности местообитаний, освещенности верхнего яруса (Ермаков, 2003). Фитоценоотические позиции хмеля оценивались по его встречаемости в экологически различных синтаксонах растительности, ранжированных вдоль ведущих осей 1 и 2 ДСА ординации, а также по его положению среди фитоценоотических групп видов, ориентированных вдоль осей 1 и 2 ДСА ординации видового состава.

Для выделения фитоценоотических групп растений, или ценоэлементов в смысле Ю. Д. Клеопова (Клеоров, 1941, 1990), в качестве основы использованы их классификации, предложенные в работах А. В. Куминовой (Kuminova, 1960), А. Г. Крылова (Krylov, 1969), Г. М. Зозулина (Zozulin, 1973). Всего для целей анализа составов ценофлор использовано 7 фитоценоотических групп: 1 – луговостепная, 2 – бетулярная, 3 – темнохвойно-лесная, 4 – неморальная, 5 – луговая, 6 – субальпийско-лесная высокотравная, 7 – пойменно-лесная. Из анализа исключены антропогенные виды и широко распространенные убиквисты без определенной фитоценоотической приуроченности. И использованные в анализе фитоценоотические группы включают 380 видов, что составляет 82 % от общего состава ценофлор включенных в анализ типов растительности. Ординация выполнялась с использованием количественных характеристик видов на основе шкалы проективного покрытия: г – единично встречаемые виды, + – < 1 %, 1 – 1–4 %, 2 – 5–24 %, 3 – 25–49 %, 4 – 50–74 %, 5 – 75–100 %.

Таксономия высших сосудистых растений приведена в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Czerepanov, 1995).

Результаты и их обсуждение

В результате проведенной количественной классификации всех 288 геоботанических описаний растительности из низкогорной части горных систем Алтая и Западного Саяна выявлено 8 единиц растительности ранга союза-подсоюза, которые отнесены в состав 4 классов системы Браун-Бланке. Для целей представления эколого-фитоценоотических закономерностей распространения хмеля в масштабе западной части Алтая-Саянской горной области нами был выбран уровень союзов-подсоюзов, который наиболее

четко представляет подпоясные и региональные секторные географические особенности категорий растительности. Подробная характеристика выявленных по результатам классификации единиц дана в работе Н. Б. Ермакова (Ermakov, 2003). Поэтому мы ограничиваемся только представлением конспекта союзов и подсоюзов с краткими характеристиками.

Список единиц:

1. Союз *Carici pediformis-Laricion sibiricae* Ermakov in Ermakov, Korolyuk et Lashchinskiy 1991 (порядок *Carici pediformis-Laricetalia sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 1991, класс *Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae* Korotkov et Ermakov 1999). Горные остепненные светлехвойные травяные леса Алтая-Саянской горной области (24 описания).

2. Союз *Vicio unijugae-Pinion sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinskiy 1991 (порядок *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinskiy 1991, класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinskiy 1991). Березовые и березово-сосновые ксеро-мезофильные травяные леса предгорных равнин и низкогорий северо-запада Алтая-Саянской горной области (103 описания).

3. Союз *Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris* Ermakov in Ermakov et al. 1991 (порядок *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinskiy 1991, класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinskiy 1991). Березово-сосновые мезофильные с участием высокотравья травяные леса низкогорий Алтая-Саянской горной области (66 описаний).

4. Союз *Matteuccio-Prunion padi* prov. (порядок *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006, класс *Asaro europaei-Abietetea sibiricae* Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016). Заросли черемухи страусниково-высокотравные предгорий Алтайской горной системы (8 описаний).

5. Союз *Filipendulo ulmariae-Populion tremulae* Ermakov in Ermakov et al. 2000 (порядок *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006, класс *Asaro europaei-Abietetea sibiricae* Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016). Коренные и производные мелколиственные (осиновые) и разреженные пихтовые высокотравные гигро-мезофильные леса Алтая-Саянской горной области (19 описаний).

6. Подсоюз *Cruciato krylovii-Abietenion sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 2000 (Союз *Milio effusi-Abietenion sibiricae* Zhitlukhina ex Ermakov et al. 2000

(порядок *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006, класс *Asaro europaei-Abietetea sibiricae* Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016). Кедрово-пихтовые папоротниково-широкотравные черневые леса низкогорий Западного Алтая (54 описания).

7. Подсоюз *Milio effusi-Abietenion sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 2000 (Союз *Milio effusi-Abietenion sibiricae* Zhitlukhina ex Ermakov et al. 2000 (порядок *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006, класс *Asaro europaei-Abietetea sibiricae* Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016). Пихтовые высокотравно-широкотравные черневые леса низкогорий Западного Алтая (9 описаний).

8. Союз *Cacalio hastatae-Aconition septentrionalis* Ermakov 2003 (порядок *Trollio asiaticae-Crepidetalia sibiricae* Guinochet ex Chytry et al. 1993, класс *Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944. Высокотравные луга черневого подпояса низкогорий Алтае-Саянской горной области (5 описаний).

Закономерности распределения восьми исследуемых ценофлор растительности на ведущих эколого-географических градиентах демонстрируют результаты DCA ординации всего ряда 288 геоботанических описаний. Ориентация восьми ценофлор единиц ранга союзов на ведущих осях 1–2 DCA ординации в целом соответствует биоклиматическим и эколого-топографическим закономерностям формирования лесной растительности Алтае-Саянской горной области, которые были установлены в глобальной ординационной модели лесного покрова этого региона (Ermakov, 2015). Вдоль главной оси 1 (рис. 1) последовательно расположился ряд крупных зональных (высотно-поясных) категорий растительности по комплексному градиенту факторов влажности и океаничности-континентальности климата: мелколиственно-темнохвойные и мелколиственные гигро-мезофильные субнеморальные (черневые) леса класса *Asaro-Abietetea sibiricae* (значения 0–1,2), мелколиственно-светлохвойные травяные мезофильные и ксеро-мезофильные подтаежные леса класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* (значения 0,3–3,4), светлохвойные мезоксерофитные и ксерофитные травяные остепненные леса класса *Rhytidiorugosi-Laricetea sibiricae* (значения 3,5–4,8). Этот ряд ценофлор соответствует географическому ряду замещения поясно-зональных категорий лесной растительности в ряду биоклиматических секторов: избыточно влажного циклониче-

ского, влажного циклонического и недостаточно влажного антициклонического в Алтае-Саянской горной области (Polikarpov et al., 1986; Nazimova et al., 1987; Ermakov, 2015).

Полученные результаты ординации позволяют судить о наиболее значимых поясно-зональных и зонально-секторных биоклиматических закономерностях распространения хмеля и его фитоценологических позициях в составе крупных ценофлор. На оси 1 в диаграмме DCA ординации (рис. 1) четко наблюдается максимальная концентрация геоботанических описаний с участием *Humulus lupulus* в составе ценофлор черневого подпояса в избыточно-влажном циклоническом биоклиматическом секторе (38 % от общего количества описаний). Значительно менее значимо присутствие этого вида в составе ценофлор лесной растительности подтаежного подпояса влажного циклонического биоклиматического сектора (7 % от общего количества описаний), и он полностью отсутствует в составе остепненных светлохвойных лесов лесостепного пояса недостаточно влажного антициклонического биоклиматического сектора.

Важные эколого-фитоценологические закономерности приуроченности *H. lupulus* показывает размещение геоботанических описаний с его участием в ценофлорах вдоль оси 2 DCA ординации, вдоль которой крупные высотно-поясные категории растительности разделились по степени влажности экотопов. Первая группа мелколиственных субнеморальных (черневых) светлых лесов союза *Filipendulo ulmariae-Populion tremulae* вместе с близкими к ним высокотравными зарослями черемухи (союз *Matteuccio-Prunion padi*) и высокотравными лугами союза *Cacalio hastatae-Aconition septentrionalis* занимают диапазон значений (1,8–3,3) на оси 2 DCA, в то время как вторая группа описаний более влажных и более затененных темнохвойных и липово-темнохвойных субнеморальных лесов союза *Milio effusi-Abietenion sibiricae* располагается отдельной группой в диапазоне значений 0–1,7. По степени встречаемости в составе этих двух ценофлор *H. lupulus* оказывает предпочтение более светлым, менее переувлажненным листовым сообществам первой группы (встречаемость 65 %) (рис. 3). Во второй группе более затененных и более влаголюбивых сообществ темнохвойных черневых лесов встречаемость *Humulus lupulus* значительно меньше – 22 %. Однако при этом в более осветленных пихтовых субнеморальных лесах Западного Алтая процент участия *H. lu-*

pulus составляет 67 %, а в типичных теневых темнохвойных переувлажненных лесах процент участия *H. lupulus* составляет 14 % (рис. 3).

На основании этих закономерностей можно сделать вывод о том, что в пределах большой группы субнеморальных (черневых) лесов *H. lu-*

pulus четко приурочен к осветленным влажным осиновым лесам, черемуховым сообществам и высокотравным лесным лугам и безразличен к варьированию степени увлажнения экотопов в пределах данного подпоояса.

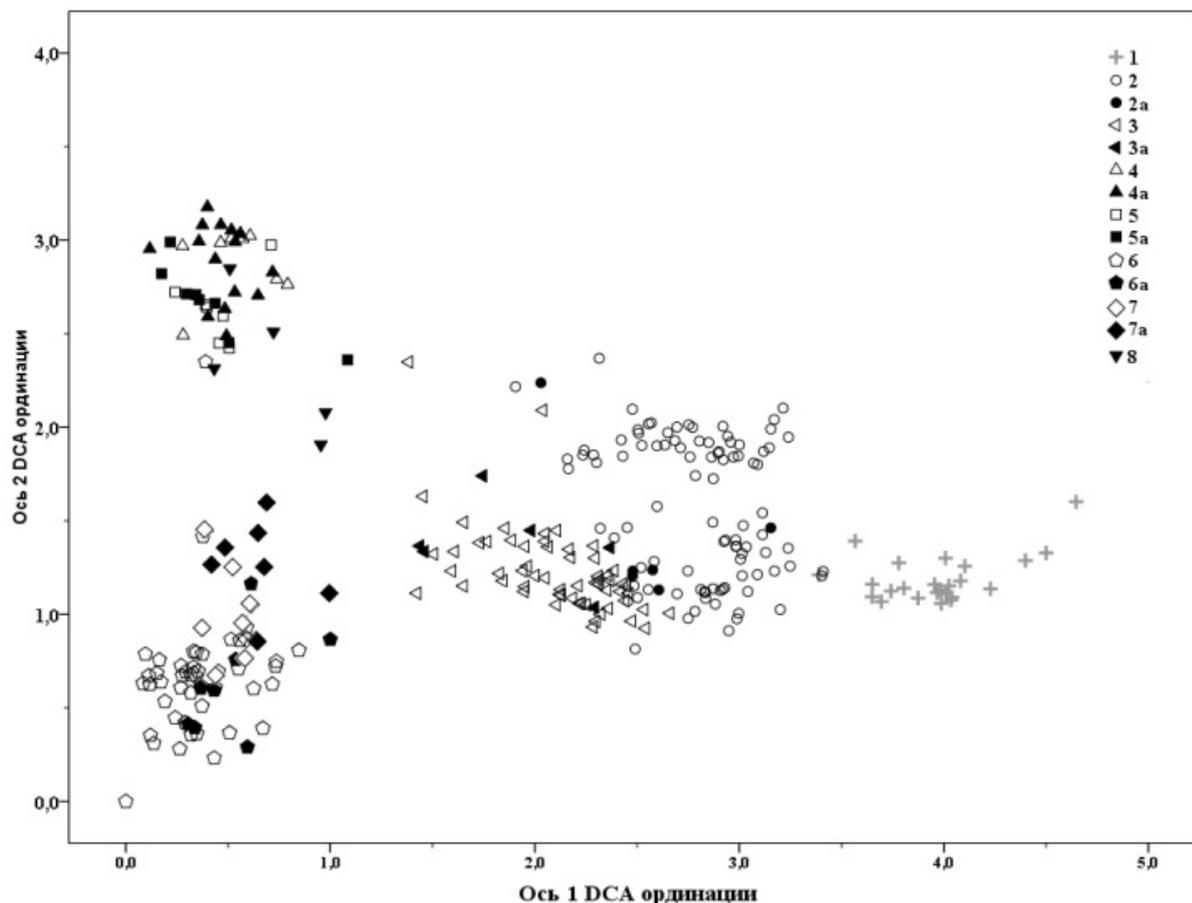


Рис. 1. Результаты DCA ординации (оси 1 и 2) 288 геоботанических описаний растительности низкогорий Алтайской горной системы и Западного Саяна и распределение в них хмеля (*Humulus lupulus*): 1 – союз *Carici pediformis–Laricion sibiricae*; 2 – союз *Vicio unijugae–Pinion sylvestris*; 3 – союз *Lathyro gmelinii–Pinion sylvestris*; 4 – союз *Matteuccio–Prunion padi*; 5 – союз *Filipendulo ulmariae–Populion tremulae*; 6 – подсоюз *Cruciato krylovii–Abietenion sibiricae*; 7 – подсоюз *Milio effusi–Abietenion sibiricae*; 8 – союз *Cacalio hastatae–Aconition septentrionalis*. Все цифры с добавлением буквы «а» – те же синтаксоны, которые соответствуют этим цифрам, но с присутствием *Humulus lupulus*.

Что касается встречаемости хмеля в составе мелколиственно-светлохвойных подтаежных лесов, то ось 2 ординации демонстрирует невысокую встречаемость (9,2 %), но четкую приуроченность данного вида к сообществам более влажных подтаежных лесов союза *Lathyro gmelinii–Pinion sylvestris*, в то время как в более сухолюбивых мелколиственно-светлохвойных подтаежных лесах союза *Vicio unijugae–Pinion sylvestris* этот вид имеет в два раз более низкую встречаемость – 4,8 %. В данной группе светлых подтаежных лесов фактор

освещенности сообществ не имеет значения, поскольку явным лимитирующим фактором распространения здесь хмеля выступает влажность экотопов.

Третья ось DCA ординации примечательна тем, что на ней из ценофлоры субнеморальных лесов выделилась небольшая группа описаний переувлажненных сообществ из черемухи (*Prunus padus*), описанных на высоких террасах долин рек в ультрагумидном циклоническом секторе Алтайской горной системы (рис. 2). Здесь встречаемость хмеля достигает 67 %. При

этом необходимо отметить тот факт, что во всех ценофлорах осветленных сообществ черневого подпояса (союзы *Filipendulo ulmariae*–*Populion tremulae*, *Matteuccio-Prunion padi* и *Cacalio hastatae-Aconition septentrionalis*) встречаемость хмеля стабильна в пределах 65–67 % вне зависимости

от числа анализируемых описаний. Это свидетельствует о прочных фитоценологических позициях в данном типе растительности в ультрагумидном циклоническом биоклиматическом секторе.

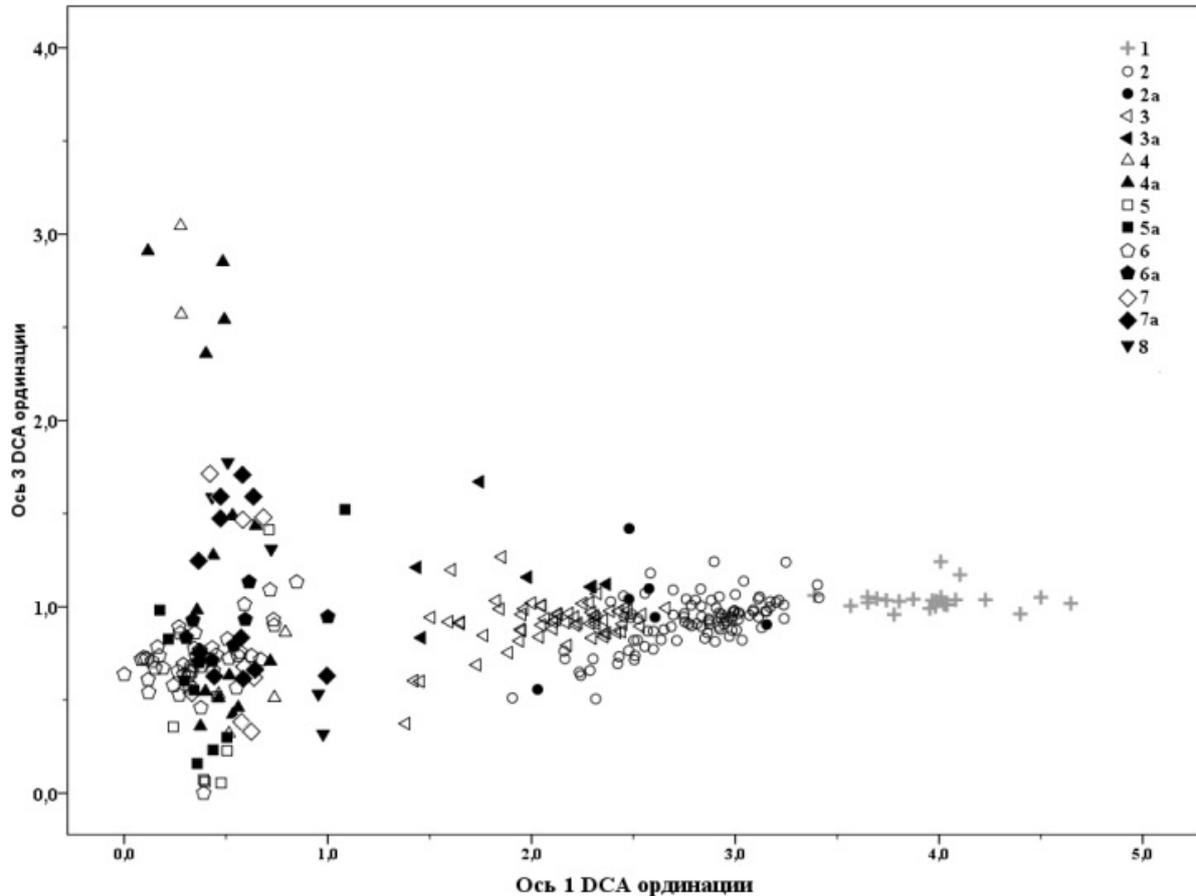


Рис. 2. Результаты DCA ординации (оси 1 и 3) 288 геоботанических описаний растительности низкогорий Алтайской горной системы и Западного Саяна и распределение в них хмеля (*Humulus lupulus*). Обозначения соответствуют обозначениям на рис. 1.

Для оценки позиции хмеля в составе фитоценологических групп проведена DCA ординация видового состава того же самого объема выборки из 288 геоботанических описаний (рис. 4).

На главной оси 1, которая интерпретируется как ось влажности местообитаний и проявление фактора океаничности–континентальности климата, крайне левое положение (диапазон значений от –1,7 до –1,6) занимает сочетание неморальной, высокотравной лугово-лесной, пойменно-лесной и темнохвойной групп из местообитаний повышенной влажности. Далее в диапазоне значений (1,6–4) располагается обширная бетулярная группа видов вместе с основной частью видов луговой группы, характерных

для типичных мезофильных местообитаний. Заканчивается ряд вдоль оси 1 (значения 4–7) многочисленной группой лугово-степных видов мезо-ксерофитных местообитаний. Хмель демонстрирует очень четкие позиции на оси 1 в составе сочетания фитоценологических групп видов, которые характерны для местообитаний с повышенным увлажнением: неморальной, высокотравной субальпийско-лесной, пойменно-лесной и темнохвойной. При этом значимое уточнение его позиции наблюдается на оси 2. Здесь *Humulus lupulus* располагается среди светлюбивых представителей неморальной группы (*Stachys sylvatica*, *Aegopodium podagraria*, *Anemonoides jensseensis*, *A. altaica*, *A. reflexa*, *Paris*

quadrifolia, *Brunnera sibirica*, *Anemone baicalensis*, *Adoxa moschatellina*, *Circaea lutetiana*, *Festuca gigantea*) и также светолюбивых видов гигромезофильного субальпийско-лесного высокогорья (*Delphinium elatum*, *Aconitum septentrionale*, *Verantum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum*, *Paeonia anomala*, *Cacalia hastata*). Выше по оси 2, но в непосредственной близости от позиции хмеля, располагаются немногочисленные виды пойменно-лесной группы (*Matteuccia struthiopteris*, *Geum rivale*, *Phalaroides arundinacea*, *Scirpus sylvestris*, *Salix dasyclados*). Из всех древесных видов, имеющих важную лесообразующую роль в лесах черневого подпояса, хмель демонстрирует близость к осине (*Populus tremula*) как по оси 1, так и по оси 2. В то же время он значительно отдален по оси 2 от темнохвойных видов (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*), хотя и совпадает с ними по главной оси 1. Оси 3 и 4 ДСА ординации не показывают значимых закономерностей в позиции хмеля по отношению к фитоценологическим группам растений.

По результатам проведенного количественного анализа закономерностей эколого-фитоценологической приуроченности позиции хмеля в его юго-восточной части ареала – в северо-западной части Алтае-Саянской горной области достаточно четко видна его наиболее прочная связь с избыточно-влажным циклоническим биоклиматическим сектором, в пределах подпояса субнеморальных (черневых) лесов. Это сближает его с неморальным фитоценологическим элементом, который на юге Сибири представлен значительным (в несколько десятков) числом видов (преимущественно евросибирского дизъюнктивного хорологического элемента). При этом хмель демонстрирует совместную встречаемость со светолюбивыми видами неморальной группы, которые свойственны светлым мелколистным (осиновым и осиново-березовым) лесам, а также с сукцессионно связанным с ними высокотравным лесным лугам. В синтаксономическом отношении – это леса союза *Filipendulo ulmariae*–*Populion tremulae*, диагностическими видами которого выступают светолюбивые виды – *Festuca gigantea*, *Matteuccia struthiopteris*, *Stachys sylvatica*, *Humulus lupulus*, *Circaea lutetiana* – и высокотравные лесные луга союза *Cacalio hastatae*–*Aconitum septentrionalis*. В широко распространенных более сомкнутых коренных мелколистными-темнохвойных субнеморальных (черневых) лесах союза *Milio effusi*–*Abietion si-*

biricae хмель также встречается, но с показателями более чем в два раза ниже. Наряду с зональными (поясно-зональными) местообитаниями хмель также демонстрирует высокие показатели встречаемости в переувлажненных высококустарниковых сообществах речных долин (союз *Matteuccio-Prunion padi*) и близость к пойменно-лесной фитоценологической группе, которая в алтае-саянской части своего ареала аналогична по видовому составу ольшаниковому ценоэлементу (в понимании Зозулина [Zozulin, 1973]) и связана с неморальным типом растительности в Европе (хотя на территории Алтае-Саянской горной области ольховые леса отсутствуют). Все эти факты свидетельствуют о возможности отнесения хмеля к неморальной фитоценологической группе, аналогично другим экологически (по факторам влаго-теплообеспеченности и по режиму освещения) близким видам – *Circaea lutetiana*, *Stachys sylvatica*, *Festuca gigantea*, *Aegopodium podagraria*.

К неморальной группе древнего альнетального комплекса видов относят *H. lupulus* А. И. Кузьмичев (Kuzmichev, 1992), Р. В. Камелин, С. А. Овеснов, С. И. Шилова (Kamelin et al., 1999). Их заключение строится на флорогенетических основаниях, учитывающих в том числе палеоботанические данные.

В этой связи, стоит отметить, что пыльца *Alnus* (близкая *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) присутствует в низкогорьях Алтая в отложениях в разрезах Черный Ануй, Нижний Каракол, в Денисовой пещере, Ануй-2, Усть-Каракол практически весь неоплейстоцен и до середины голоцена. В отложениях пестроцветного аллювия нижнего неоплейстоцена в основании разреза Усть-Каракол-1, её содержание достигает 14 %. Практически во всех спорово-пыльцевых диаграммах хорошо выражена доля её участия по сравнению с другими широколиственными породами, у которых фиксируется только наличие пыльцы (Malaeva, 2003). Все это может свидетельствовать о том, что в долине р. Ануя были развиты ольшаниковые сообщества.

Alnus glutinosa имеет широкую аутоэкологическую амплитуду, оптимум которой приходится на мезогигрофильные экотопы, несколько смещенные в сторону мезофильных. В Восточной Европе формация ольхи черной представлена субформациями *Alnetum glutinosae* (неморального облика или настоящих лесов) и *Alnetum glutinosae paludosa* (болотная лесная) (Kuzmichev, 1992).

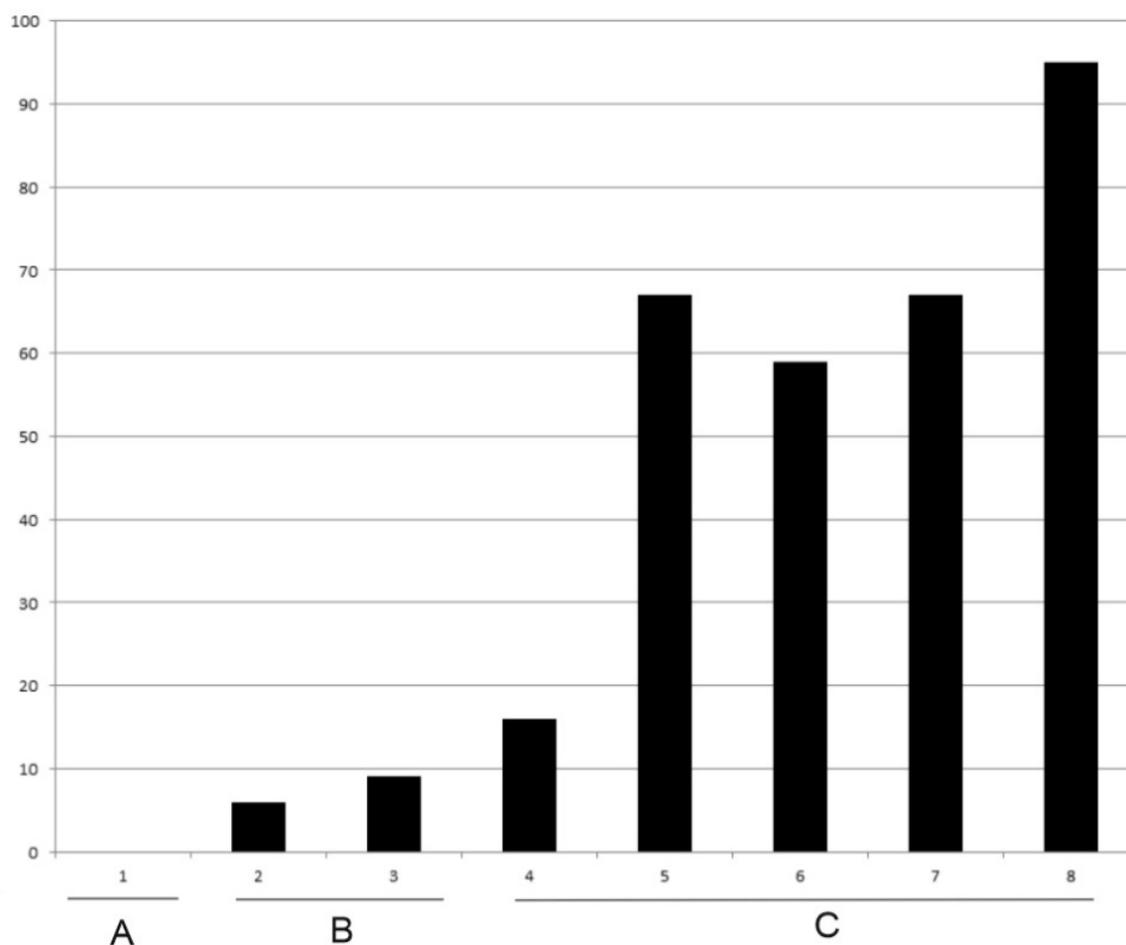


Рис. 3. Встречаемость *Humulus lupulus* в составе 8 ценофлор растительных сообществ низкогорий западной части горной системы Алтая и Западного Саяна. Обозначения: А – остепненные светлохвойные леса лесостепного пояса; В – мезофильные мелколиственные и мелколиственно-светлохвойные травяные леса подтаежного подпояса; С – гигро-мезофильные мелколиственно-темнохвойные, осиновые леса, заросли *Prunus padus* и высокотравные лесные луга черного подпояса. Обозначения ценофлор: 1 – союз *Carici pediformis-Laricion sibiricae*; 2 – союз *Vicio unijugae-Pinion sylvestris*; 3 – союз *Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris*; 4 – подсоюз *Cruciato krylovii-Abietenion sibiricae*; 5 – подсоюз *Milio effusi-Abietenion sibiricae*; 6 – союз *Filipendulo ulmariae-Populion tremulae*; 7 – *Matteuccio-Prunion padi*; 8 – союз *Cacalio hastatae-Aconition septentrionalis*.

«Черноольшаники невозможно представить без *H. lupulus*, которая является едва ли не единственной лианой лесной зоны. Растений таких жизненных форм, разумеется, было больше в составе мезогигрофильных миоценовых и даже плиоценовых лесов, но они почти все выпали перед плейстоценом вместе с древесными спутниками» (Kuzmichev, 1992: 191).

К числу реликтовых видов альпеталяного комплекса Р. В. Камелин с соавторами (Kamelin et al., 1999), кроме *H. lupulus*, также относят: *Matteuccia struthiopteris*, *Myosoton aquaticum*, *Scrophularia nodosa*, *Carex tomentosa*, *Scirpus radicans*, *Glyceria lithuanica*, *Poa remota*, которые довольно часто встречаются в описаниях в переувлажненных высоко-кустарниковых сообществах реч-

ных долин. Комплекс альпеталяльных видов, выделенных А. И. Кузьмичевым, более обширен, он включает 24 вида кроме *H. lupulus*.

Синтаксономические позиции хмеля отражаются в его присутствии как диагностического вида в составе нескольких высших категорий растительности. Л. Мусина с соавторами (Mucina et al., 2016) включают его в состав диагностических видов класса долинных лиственных евросибирских и средиземноморских лесов класса *Alno glutinosae-Populetea albae* Р. Fukarek et Fabijanac 1968, а также в состав класса вторичных послелесных сообществ – *Epilobietea angustifolii* Тх. et Preising ex von Rochow 1951. В классификации биотопов Европы, интегрированной в European Nature Information System (EUNIS), хмель рас-

смаатривают как постоянный вид вышеупомянутого класса *Alno glutinosae-Populetea albae* (T12), а также ивовых и тополевых долинных лесов (Temperate Salix and Populus riparian forests, T11), влажных широколиственных долинных лесов (Temperate hardwood riparian forests, T13).

На крайнем пределе западной и южной границы евразийского ареала хмеля обыкновенного на Пиренейском полуострове, хмель, по данным испанских и португальских исследователей (Salvador et al., 2001; Roche, 2005), – характерный вид порядка *Populetea albae* Br.-Bl. ex Tchou 1949 – евросибирских и средиземноморских тугайных лесов, который относится к классу *Alno glutinosae-Populetea albae*.

Также на Пиренейском полуострове вид встречается в ольшаниках, не являясь здесь характерным видом в силу их необеспеченности в полной мере влагой.

В Центральной и Восточной Европе хмель проявляет себя в составе долинных, пойменных, аренных, или колковых лесов речных террас. Он является диагностическим видом классов *Salicetea purpureae* Moog 1958 и *Alno glutinosae-Populetea albae* (союз *Alnion incanae*) (Sokolova, 2015). По всей европейской части ареала хмель демонстрирует наибольшую встречаемость во влажных широколиственных долинных лесах и сукцессионно связанных с ними вторичных травянистых сообществах, а также в пойменных зарослях высоких кустарников. При этом необходимо отметить то, что хмель, хотя и предпочитает влажные и переувлажненные местообитания, но избегает застойного увлажнения. Это сближает его с представителями неморальной флоры, а не с видами заболоченных местообитаний.

В восточной части ареала на юге Западной Сибири и Алтае-Саянской горной области в плиоцене и плейстоцене в связи с общим изменением физико-географических условий, прежде всего с бореализацией растительного покрова и континентализацией климата, произошло выпадение термофильных древесных форм в том числе и *Alnus glutinosa*, удерживающейся вплоть до голоцена. Освободившиеся ниши были заняты ивами и тополями. В пойменных тополевых и ветловых лесах Обь-Иртышского междуречья хмель обыкновенный – это диагностический вид класса *Salicetea purpureae* с проективным покрытием до 25 % и проявляет себя в составе с видами: *Populus alba*, *Rubus caesius*, *Solanum kitagawae*, *Stachys palustris*, *Urtica dioica*, *Phalaroides arundi-*

nacea, *Calystegia sepium* (Taran, 2005). Этот класс наиболее связан ценотическими переходами с ольшаниками в европейской части ареала.

В условиях низкогорий Алтае-Саянской горной области хмель отмечается в синтаксонах осветленных черневых лесов и является диагностическим видом союза *Filipendulo ulmariae-Populion tremulae* Ermakov in Ermakov et al. 2000 на Западном Алтае (Ermakov, 2003), в низкогорьях Салаирского кряжа (Lashchinskiy, 2009, 2022). Древесный ярус этих лесов характеризуется невысокой сомкнутостью (40–50 %), иногда с групповым размещением деревьев и полянами между ними. Крупные экземпляры *Sorbus sibirica* и *Prunus padus* встречаются поодиночке или небольшими группами, создавая экологическую нишу для произрастания *H. lupulus*. Очень низкие показатели встречаемости хмеля или его отсутствие в составе подтаежных мелколиственно-светлохвойных лесов показывает здесь его слабые фитоценотические позиции и невозможность отнесения к бегулярному ценоэлементу. Вместе с тем, преимущественная приуроченность данного вида на основной европейской части его ареала к умеренным долинным широколиственным лесам и близким к ним зарослям высоких долинных кустарников, а в Алтае-Саянской горной области – к сообществам черневых лесов позволяет отнести его к широкой фитоценотической группе неморальных растений в понимании Р. В. Камелина и др. (Kamelin et al., 1999) или в более узкой трактовке – к ольшаниковой группе в понимании Г. М. Зозулина (Zozulin, 1973).

В настоящее время *H. lupulus* является видом аборигенной доледниковой флоры Западной Сибири и представляет один из примеров неморальных растений, адаптировавшихся в разных частях ареала как к незональным местообитаниям с выраженным утепляющим эффектом микроклимата (долинам крупных рек), так и к поясно-зональным типам черневых лесов, формирующихся в наиболее теплых и влажных районах гор Южной Сибири.

Закключение

На основании проведенной ординации геоботанических описаний лесной растительности нижней части лесного пояса и примыкающей низкогорной лесостепи западной части Алтае-Саянской горной области установлено, что хмель имеет высокие показатели встречаемости

в составе ценофлор черногого подпоояса в избыточно-влажном циклоническом биоклиматическом секторе. Значительно менее значимо присутствие этого вида в составе ценофлор лесной растительности подтаежного подпоояса влажного циклонического биоклиматического сектора, и он полностью отсутствует в составе остепненных светлохвойных лесов лесостепного пояса недостаточно влажного антициклонического биоклиматического сектора.

В пределах большой группы субнеморальных (черневых) лесов *H. lupulus* четко приурочен к осветленным влажным осиновым лесам, черемуховым сообществам и высокотравным лесным лугам и безразличен к варьированию степени увлажнения экотопов в пределах данного подпоояса.

Хмель демонстрирует очень четкие позиции в составе сочетания фитоценологических групп видов, которые характерны для местообитаний

с повышенным увлажнением: неморальной, высокотравной субальпийско-лесной, пойменно-лесной и темнохвойной.

В юго-восточной части ареала в северо-западной части Алтае-Саянской горной области выявлена достаточно прочная связь хмеля с избыточно-влажным циклоническим биоклиматическим сектором, в пределах подпоояса субнеморальных (черневых лесов). Это позволяет рассматривать его как неморальный фитоценологический элемент. Хмель совместно произрастает с теми представителями неморальной группы, которые отличаются повышенным светолюбием. Вместе с ними он встречается не только в осветленных лесах черногого типа, но и в гемибореальных мелколиственных (березово-осиновых и сосново-березовых) лесах наиболее теплообеспеченных и влагообеспеченных местообитаний, а также в сукцессионно связанных с ними высокотравных лесных лугах.

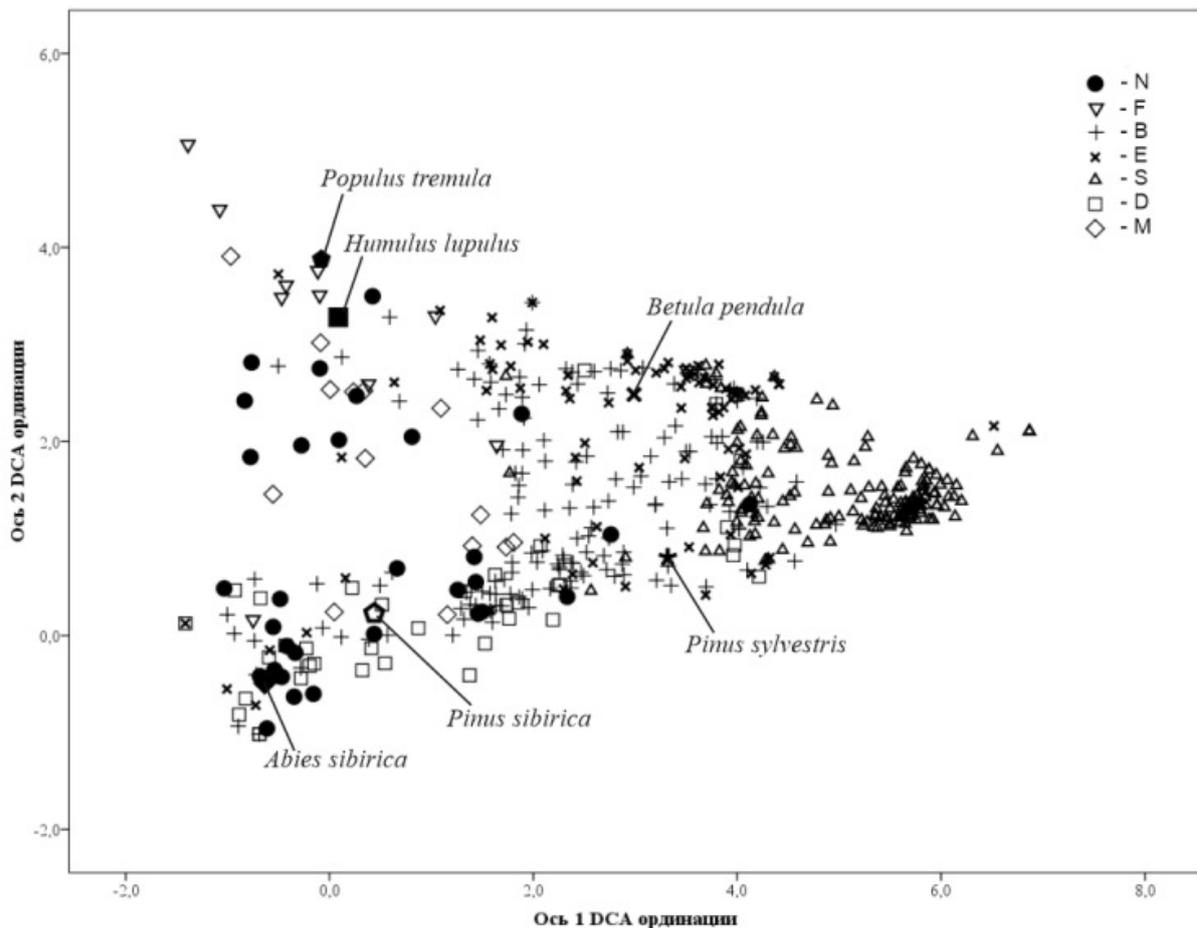


Рис. 4. Результаты DCA ординации (оси 1 и 2) видового состава 288 геоботанических описаний растительности низкогорий Алтайской горной системы и Западного Саяна.

Фитоценологические группы: N – неморальная; F – пойменно-лесная; B – бегулярная; E – луговая; S – лугово-степная; D – темнохвойно-лесная; M – субальпийско-лесная высокотравная.

Наряду с зональными (поясно-зональными) местообитаниями у хмеля высокие показатели встречаемости в переувлажненных высоко-кустарниковых сообществах влажных и хорошо дренированных местообитаний речных долин, и близость к пойменно-лесной фитоценологической группе, которая в алтае-саянской части своего ареала аналогична ольшаниковому ценоэлементу, составляющему «ядро» видового состава влажных широколиственных лесов речных долин Европы.

Эти представления поддерживаются флорогенетическими построениями ряда исследовате-

лей и кратким анализом фитоценотической приуроченности хмеля в европейской части ареала, добавляя оснований наряду с ординационным анализом рассматривать хмель обыкновенный в составе неморальной фитоценотической группы (альнетальной или ольшаниковой).

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-64-10040, <https://rscf.ru/project/23-64-10040/>.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Al Hussein D., Almugrabi E., Mostyakova A., Timofeeva O.** 2023. Phytochemical composition of *Humulus lupulus* L. in ontogeny under different treatments. *Aquaculture 2022. E3S Web of Conferences* 381: 01022. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202338101022>
- Astray G., Estevez P. G., Gullon B.** 2020. *Humulus lupulus* L. as a natural source of functional biomolecules. *Appl. Sci.* 10(15): 5074. <https://doi.org/10.3390/app10155074>
- Bocquet L., Sahpaz S, Hilbert J. L., Riviere C.** 2018. *Humulus lupulus* L., a very popular beer ingredient and medicinal plant: Overview of its phytochemistry, its bioactivity, and its biotechnology. *Phytochemistry Reviews* 17(5): 1047–1090. <https://doi.org/10.1007/s11101-018-9584-y>
- Bouback T. A., Aljohani A. M., Albeshri A., Al-Talhi H., Moatasim Y., GabAllah M., Ali M. A.** 2023. Antiviral activity of *Humulus lupulus* (hop) aqueous extract against MERS-CoV and SARS-CoV-2: in-vitro and in-silico study. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 37(1): 167–179. <https://doi.org/10.1080/13102818.2022.2158133>
- Czerepanov S. K.** 1995. *Plantae vasculares rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim)*. 2nd ed. St. Petersburg: Mir i semja-XCV. 990 pp. [In Russian] (**Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). 2-е изд. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.).
- Ermakov N. B.** 2003. *Raznoobraziye borealnoy rastitelnosti Severnoy Azii. Kontinentalnyye gemiborealnyye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation of Northern Asia. Continental hemiboreal forests. Classification and ordination]*. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN. 232 pp. [In Russian] (**Ермаков Н. Б.** Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Континентальные гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.).
- Ermakov N. B.** 2015. Ordination of forest vegetation in the mountains of southern Central Siberia. *Russian Journal of Ecology* 46(5): 411–416. <https://doi.org/10.1134/S1067413615050082>
- Harish V., Haque E., Taniguchi H.** 2021. Xanthohumol for human malignancies: chemistry, pharmacokinetics and molecular targets. *Int. J. Mol. Sci.* 22(9): 4478. <https://doi.org/10.3390/ijms22094478>
- Hennekens S. M., Schaminée J. H. J.** 2001. Turboveg, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12(4): 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hill M. O.** 1979. *DECORANA and TWINSpan for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77*. Huntington. 58 pp.
- Ivanov A. L., Savin I. Yu., Egorov A. V.** 2014. Methodology of land resources assessment for agricultural production in Russia (at the example of hop cultivation). *Dokuchaev Soil Bulletin* 73: 29–94. [In Russian] (**Иванов А. Л., Савин И. Ю., Егоров А. В.** Методология оценки ресурсного потенциала земель России для сельскохозяйственного производства (на примере хмеля) // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева, 2014. Вып. 73. С. 29–94). <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2014-73-29-94>
- Kamelin R. V., Ovesnov S. A., Shilova S. I.** 1999. *Nemoralnyye elementy vo florakh Urala i Sibiri [Nemoral elements in the floras of the 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 Пермского ун-та, 1999. 83 с.).
- Khlynovskiy M. D., Mironenko O. N., Khlebova L. P., Bychkova O. V., Brovko E. S., Nebylitsa A. V.** 2023. Actual issues of hop growing in Russia. In: *Proceedings of the Scientific-Technical Commission of the International Hop Gro-*

wers' Convention (25–29 June 2023, Ljubljana, Slovenia). Pp. 85–89. URL: https://www.hopfenforschung.de/wp-content/uploads/2023/07/Proceedings_STC_2023.pdf

Kleopov Yu. D. 1941. O the main features of the development of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR]*. Moscow; Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. Iss. 1. 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).

Kleopov Yu. D. 1990. *Analiz flory shirokolistvennykh lesov yevropeyskoy chasti SSSR [Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]*. Kiev: Naukova Dumka. 352 pp. [In Russian] (**Клеопов Ю. Д.** Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова Думка, 1990. 352 с.).

Korpelainen H., Pietiläinen M. 2021. Hop (*Humulus lupulus* L.): Traditional and present use, and future potential. *Econ. Bot.* 75(3): 302–322. <https://doi.org/10.1007/s12231-021-09528-1>

Krylov A. G. 1969. Cenotic analysis of the flora of cedar forests of Altai. In: *Tipy lesov Sibiri [Forest types in Siberia]*. Iss. 2. Krasnoyarsk: Institut lesa i drevisiny im. V. N. Sukacheva. Pp. 3–24. [In Russian] (**Крылов А. Г.** Ценотический анализ флоры кедровых лесов Алтая // Типы лесов Сибири. Вып. 2. Красноярск: Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева, 1969. С. 3–24).

Kuminova A. V. 1960. *Rastitelnyy pokrov Altaya [Vegetation cover of Altai]*. Novosibirsk: Publishers of Academy of Sciences of USSR. 450 pp. [In Russian] (**Куминова А. В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.).

Kuzmichev A. I. 1992. *Gigrofilnaya flora yugo-zapada Russkoy ravniny i yeye genezis [Hygrophilous flora of the southwest of the Russian Plain and its genesis]*. St. Petersburg: Gidrometeoizdat. 216 pp. [In Russian] (**Кузьмичев А. И.** Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 216 с.).

Lashchinskiy N. N. 2009. *Rastitelnost Salairskogo kryazha [Vegetation of the Salair Ridge]*. Novosibirsk: Geo. 263 pp. [In Russian] (**Лащинский Н. Н.** Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск: Гео, 2009. 263 с.).

Lashchinskiy N. N. 2022. Syntaxonomy of anthropogenically transformed forests in Novosibirsk city. *Flora and vegetation of Asian Russia* 1: 5–20. [In Russian] (**Лащинский Н. Н.** Синтаксономия антропогенно трансформированных лесов г. Новосибирска // Растительный мир Азиатской России, 2022. № 1. С. 5–20). <https://doi.org/10.15372/RMAR20220101>

Malaeva E. V. 2003. History of vegetation development. In: *Prirodnaya sreda i chelovek v paleolite Gornogo Altaya. Usloviya obitaniya v okrestnostyakh Denisovoy peshchery [Natural environment and man in the Paleolithic of the Altai Mountains. Living conditions in the vicinity of Denisova Cave]*. Novosibirsk: Izdatelstvo Instituta arkheologii i etnografii SO RAN. Pp. 330–336. [In Russian] (**Малаева Е. В.** История развития растительности // Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая. Условия обитания в окрестностях Денисовой пещеры. Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2003. С. 330–336).

Milosta G. M., Lapa V. V. 2010. *Agrobiologicheskiye osnovy vyrashchivaniya khmelya v Respublike Belarus [Agrobiological principles of hop cultivation in the Republic of Belarus]*. Grodno: GGAU. 286 pp. [In Russian] (**Милоста Г. М., Лана В. В.** Агробиологические основы выращивания хмеля в Республике Беларусь. Гродно: ГГАУ, 2010. 286 с.).

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., et al. 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.* 19(1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>

Nazimova D. I., Korotkov I. A., Cherednikova Yu. S. 1987. The main altitudinal-belt divisions of forest cover in the mountains of Southern Siberia and their diagnostic features. In: *Struktura i funkcionirovaniye lesnykh biogeotsenozov Sibiri. V. Chteniya pamyati akademika V. N. Sukacheva [Structure and functioning of forest biogeocenoses of Siberia. V. Readings in memory of academician V. N. Sukachev]*. М.: Nauka. Pp. 30–64. [In Russian] (**Назимова Д. И., Коротков И. А., Череди́кова Ю. С.** Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки // Структура и функционирование лесных биогееоценозов Сибири. V. Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. М.: Наука, 1987. С. 30–64).

Pereira O., Santos G., Sousa M. 2022. Hop by-products: Pharmacological activities and potential application as cosmetics. *Cosmetics* 9(6): 139. <https://doi.org/10.3390/cosmetics9060139>

Plants of the World Online. Electronic resource. <http://www.powo.science.kew.org/> (дата обращения: 14.11.2024).

Polikarpov N. P., Chebakova N. M., Nazimova D. I. 1986. *Klimat i gornyye lesa Yuzhnoy Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]*. Novosibirsk: Nauka. 225 pp. [In Russian] (**Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И.** Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 225 с.).

Rocha F. 2005. *Distribution and ecology of hops (Humulus lupulus L. subsp. lupulus) in Portugal. Master's thesis in Environmental Sciences Area of specialization in Environmental Quality*. Outubro: University of Minho. 173 pp. [In Portugal]. <https://doi.org/10.13140/2.1.5052.8962>

Salvador R.-M., Fernández-González F., Loidi J., Lousã M., Penas A. 2001. Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobot.* 14: 5–341.

Sokolova T. A. 2015. Classification of alder forests on sandy massifs in the Rostov region. *Vegetation of Russia* 26: 108–128. [In Russian] (**Соколова Т. А.** Классификация черноольшаников песчаных массивов Ростовской области // Растительность России, 2015. № 26. С. 108–128). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2015.26.108>

Taran G. S. 2005. On the syntaxonomy of floodplain forests (*Salicetea purpureae* Moor 1958) of the Irtysh and Black Irtysh rivers. *Vegetation of Russia* 7: 82–92. [In Russian] (**Таран Г. С.** К синтаксономии пойменных лесов (*Salicetea purpureae* Moor 1958) рек Иртыш и Черный Иртыш // Растительность России, 2005. № 7. С. 82–92). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2005.07.82>

Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: R. H. Whittaker (ed.). *Classification of plant communities*. The Hague: Dr W. Junk bv Publishers. Pp. 287–399. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9

Zozulin G. M. 1973. Historical suites of vegetation of the European part of the USSR. *Bot. Zhurn.* 58(8): 1081–1090. [In Russian] (**Зозулин Г. М.** Исторические свиты растительности европейской части СССР // Бот. журн., 1973. Т. 58, № 8. С. 1081–1090).