

УДК 582.47:581.5(470.67)

К проблеме синтаксономии сосновых лесов (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) с участием бореальных флористических элементов в Дагестане (Северный Кавказ)

Н. Б. Ермаков^{1,2*}, З. И. Абдурахманова³, И. Л. Потапенко⁴

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Никитский спуск, 52, пгт. Никита, г. Ялта, Республика Крым, 298648, Россия. *E-mail: brunnera@mail.ru

² ФГБОУ ВО «Алтайский государственный университет», пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, Россия

³ Горный ботанический сад Дагестанского ФИЦ РАН, ул. М. Гаджиева, 45, г. Махачкала, 367000, Россия.
E-mail: zagidat.abdurahmanova88@mail.ru

⁴ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», ул. Науки, 24, пгт. Курортное, г. Феодосия, 298188, Россия. E-mail: ira_potapenko@mail.ru

* автор для переписки

Ключевые слова: бореальная растительность, ботаническая география, Кавказ, классификация, плейстоценовые реликты, сосновые леса, *Vaccinio-Piceetea*.

Аннотация. С использованием метода Браун-Бланке проведена классификация уникального на территории Кавказской горной системы типа растительности – сосновых лесов из *Pinus sylvestris* var. *hamata* с участием бореальных элементов – на основе 62 геоботанических описаний, взятых из статьи З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018). Ассоциация *Sedo oppositifolii–Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco и вне-ранговое сообщество *Pleurozium schreberi–Pinus sylvestris* var. *hamata*, представляющие типичные сосновые леса бореального типа, включены в новый союз *Daphno glomeratae–Pinion sylvestris* all. nova hoc loco в составе порядка *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957, класса *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939. Остальные три ассоциации – *Calamagrostio caucasicae–Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco, *Carici albae–Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco, *Viburno lanatae–Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco – характеризуются переходными признаками к гемибореальным лесам *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* Ermakov et al. 1991 и частично к термофильным лесам *Erico–Pinetea* Horvat 1959. Позиции этих синтаксонов в системе высших единиц могут быть окончательно установлены только после четкого разграничения признаков высших категорий лесной растительности на Кавказе. Отмечено, что бореальные виды, играющие ведущую роль в описанных синтаксонах, имеют четко выраженный реликтовый характер и демонстрируют важные флорогенетические связи современной растительности Северного Кавказа с холодолюбивой растительностью, существовавшей здесь в Плейстоцене. Кавказские леса союза *Daphno glomeratae–Pinion sylvestris* выступают современным эталонным реликтовых светлохвойных лесов таежного типа, которые были распространены в Плейстоцене по всем южным горным системам Кавказа и Малой Азии. Присутствие и значительное участие в северо-кавказских сосновых лесах гемибореальных видов класса *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* отражает реликтовые связи этих лесов с растительностью плейстоценовой холодной горной лесостепи.

To the problem of syntaxonomy of pine forests (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) with the participation of boreal floristic elements in Dagestan (North Caucasus)

N. B. Ermakov^{1,2}, Z. A. Abdurakhmanova³, I. L. Potapenko⁴

¹ Nikitskiy Botanical Garden – National Scientific Center RAS, Nikitskiy spusk, 52, Nikita, Yalta, Republic of Crimea, 298648, Russian Federation

² Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

³ Federal State Budgetary Establishment of the Science Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Centre, Gadgiev St., 45, Makhachkala, 367000, Russian Federation

⁴ T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS – Branch of A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Nauky St., 24, Kurortnoye, Feodosia, Republic of Crimea, 298188, Russian Federation

Keywords: boreal vegetation, Caucasus, classification, pine forests, plant geography, Pleistocene relicts, *Vaccinio-Piceetea*.

Summary. Classification of unique in the Caucasian mountain system pine (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) forests with participation of boreal species was performed using the Braun-Blanquet approach and 62 releves from Z. I. Abdurakhmanova et al. (2018). Association *Sedo oppositifolii*–*Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco and non-rank community type *Pleurozium schreberi*–*Pinus sylvestris* var. *hamata* representing typical boreal pine forests were included in the alliance *Daphno glomeratae*–*Pinion sylvestris* all. nova hoc loco, order *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957, class *Vaccinio*–*Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939. Other associations – *Calamagrostio caucasicae*–*Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco, *Carici albae*–*Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco and *Viburno lanatae*–*Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco – are characterized by features transitional to North Eurasian hemiboreal forests of the *Brachypodio*–*Betuletea pendulae* Ermakov et al. 1991 and partially to Central European – Mediterranean thermophilous forests of the *Erico*–*Pinetea* Horvat 1959. Correct syntaxonomic positions of these syntaxa in the hierarchical system can be confirmed after regional delimitation of the forest higher categories in the Caucasus. It is noted that boreal species taking significant part in described syntaxa are relic plants demonstrating important historical relations of modern Caucasian forests and cryophilous vegetation that existed in the mountain systems of Western Asia and Caucasus during Pleistocene. The Caucasian pine forests of the *Daphno glomeratae*–*Pinion sylvestris* alliance represent an example of relic boreal light-coniferous forests widespread in southern mountain systems of the Caucasus and Asia minor during the Glacial Period. The important role of plant species widespread in hemiboreal forests of the *Brachypodio pinnati*–*Betuletea pendulae* indicates relic relations of the Caucasian pine forests with Pleistocene cold forest-steppe.

Введение

Светлохвойные леса на территории Дагестана представлены сообществами с доминированием эндемичной формы сосны (*Pinus sylvestris* var. *hamata* Steven = *P. kochiana* Klotzsch). Они распространены в среднегорной и высокогорной орографических областях на абсолютных высотах 1600–2500 м. Очень широкий экологический диапазон их произрастания по ведущим экологическим градиентам теплообеспеченности, увлажнения, океаничности-континентальности и характера подстилающих горных пород обусловил высокое типологическое разнообразие сообществ и коренным образом отличающийся флористический состав различных поясно-зо-

нальных и секторных географических категорий. До настоящего времени исследования разнообразия кавказских сосновых лесов были немногочисленны. Основные сведения об их типологическом составе имеются в публикациях И. И. Тумаджанова (Tumadzhyanov, 1938, 1980), Б. Ф. Остапенко (Ostapenko, 1972), В. З. Гулисашвили и др. (Gulisashvili et al., 1975), З. И. Абдурахмановой и Х. У. Алиева (Abdurakhmanova, Aliev, 2015), З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2016, 2018), разработана региональная система классификации сосновых лесов с использованием эколого-фитоценологического подхода, в которой было описано 28 типов леса, каждый из которых был задокументирован конкретными геоботаническими описаниями.

Разработанная система классификации достаточно полно отражает фитоценотическое разнообразие и экологический спектр местообитаний формации горных сосновых лесов в соответствии с климатическими, почвенно-геологическими и топографическими условиями. В отношении классификации сосновых лесов Кавказа в системе Браун-Бланке имеются только две публикации (Litvinskaya, Postarnak, 2011; Ermakov et al., 2018) по лесам *Pinus pityusa* и *P. sylvestris* var. *hamata* из Западного Кавказа, в которых описаны две ассоциации, что не отражает реального фитоценотического разнообразия этих лесов. Поэтому классификация и установление позиций сосновых лесов в системе высших единиц растительности выступает важной задачей. Одной из четко выделяющихся высотно-поясных фитоценотических категорий выступает группа дагестанских сосновых лесов с участием бореальных (таежных) элементов (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Orthilia secunda*, *Goodyera repens*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*), которые не только показывают высокие значения постоянства в ряде ассоциаций, но и выступают доминантами в разных ярусах сообществ. Присутствие бореального элемента, тесно связанного со светлохвойными (в меньшей степени с темнохвойными) лесами Кавказа, представленного серией видов таежного мелкотравья, мхов и кустарничков, отмечается в работах Н. А. Буша (Bush, 1936), А. А. Гроссгейма (Grossheim, 1936, 1948), В. П. Малеева (Maleev, 1936, 1941), А. А. Колаковского (Kolakovskiy, 1961), З. И. Абдурахмановой, Г. А. Садыковой (Abdurakhmanova, Sadykova, 2015). Авторами обосновывается реликтовый четвертичный характер этого флористического элемента во флоре Кавказа, однако четкого представления о сосновых (*Pinus sylvestris* var. *hamata*) лесах как о бореальном (таежном в более узком смысле) типе растительности, географически изолированном южнее более, чем на 1000 км от собственно бореальной зоны Северной Евразии, до настоящего времени не сформировано.

Целью статьи выступает представление результатов эколого-флористической классификации дагестанских сосновых лесов, которые характеризуются высокой фитоценотической ролью бореального флористического элемента и анализ возможного их положения в системе высших синтаксономических единиц в системе Браун-Бланке.

Материал и методы

Основой проведенного исследования выступила выборка из 62 геоботанических описаний сосновых лесов из работы З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018), отнесенных преимущественно в группы ассоциаций зеленомошных и травяно-зеленомошных. В них константными (с показателями выше 40 % постоянства), доминирующими и субдоминирующими видами выступают такие виды растений таежного ценоэлемента (Tolmachev, 1956), как *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Orthilia secunda*, *Goodyera repens*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*. Количественная классификация всего ряда геоботанических описаний выполнена с использованием кластерного анализа (Ward's method, Euclidian distance), реализованного в Statistica 6.0 и окончательном оформлении таблицы постоянства видов в Juice 7.0 (Tichy, 2002). При обработке данных были исключены виды бриофитов и лишайников, являющиеся облигатными эпиксилитами и эпифитами. Классификация лесов выполнена на основе метода Braun-Blanquet (Westhoff, van der Maarel, 1973) и сравнительного синтаксономического анализа с использованием литературы по синтаксономии лесов разных географических типов из Европы (Libbert, 1933; Ellenberg, 1986; Mucina et al., 1993, 2016; Ermakov, Morozova, 2011; Plugatar, 2015), Малой Азии (Akman et al., 1979; Quezel et al. 1980; Ekim et Akman, 1991; Karaer et al., 1999; Ture et al., 2005; Zupancic, 2007; Cansaran et al., 2010; Aksoy et al., 2012; Coban, Willner, 2018; Bergmeier et al., 2019) и Северной Азии (Polyakova, Ermakov, 2008). Названия синтаксонов приведены в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). Для представления ботанико-географических особенностей флористического состава синтаксонов сосновых лесов использованы хронологические элементы, выявленные в соответствии с принципами, разработанными А. И. Толмачевым (Tolmachev, 1974), Б. А. Юрцевым (Yurtsev, 1998), А. А. Гроссгеймом (Grossheim, 1936): голарктический, евразийский, евросибирский, европейский, центрально-европейско-субсредиземноморский, субсредиземноморский, эвксинский, кавказский. Демонстрация результатов классификации лесной растительности представлена в таблице постоянства с пятибальной шкалой встречаемости видов (I – 1–20 % II –

21–40 %, III – 41–60 %, IV – 61–80 %, V – 81–100 %). Для каждого синтаксона дан список соответствующих ему номеров оригинальных геоботанических описаний и таблиц из публикации З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018). Таксономия видов растений приведена в соответствии с S. K. Czerapanov (1995), M. S. Ignatov et al. (2006), лишайников – А. Б. Исмаиловым и З. М. Асадулаевым (Ismailov, Asadulaev, 2016).

Результаты и их обсуждение

Основой количественной обработки геоботанических материалов по сосновым лесам Дагестана выступила таблица, включающая 62 описания и 408 видов растений (высших сосудистых растений, напочвенных мхов и лишайников). Этот достаточно высокий показатель видового богатства свидетельствует о высоком флористическом статусе Кавказа как одного из центров видового богатства Голарктического флористического царства. При этом видовая насыщенность сообществ сосновых лесов варьирует от 14 до 43 видов на 200 м², составляя в среднем 23 вида. Выполненная количественная классификация всего ряда 62-х геоботанических описаний методом кластерного анализа продемонстрировала наличие иерархии хорошо различающихся кластеров дендрограммы (рис.). На самом высоком иерархическом уровне все разнообразие включенного в обработку ряда геоботанических описаний разделилось на два кластера сообществ: с одной стороны – сосновые леса с доминирующей фитоценотической ролью бореальных видов мхов (1) и кустарничков, и с другой стороны – сосновые леса травяно-зеленомошные (2), в которых наряду с сохраняющейся ролью доминантов бореальных видов бриофитов также существенное фитоценотическое значение имеют травянистые виды различной экологии – от термофильных умеренно сухолюбивых степных до криофильных субальпийских и альпийских видов. На более низком иерархическом уровне выделено 6 кластеров, которые были интерпретированы в ранге ассоциаций, вариантов системы Браун-Бланке и внеранговых единиц (сообществ). Анализ соответствия полученных в результате количественного анализа единиц ассоциациям, представленным в эколого-фитоценотической классификации З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018), показал имеющиеся глубокие их различия по

объему и по характерным признакам, что вполне ожидаемо для синтаксономических систем, построенных на разных принципах. Поскольку в настоящее время имеются единичные опубликованные работы по классификации сосновых лесов Кавказа методом Браун-Бланке, мы приняли широкую эколого-флористическую трактовку ассоциации. В случаях неоднозначного проявления признаков, описываемых на имеющемся материале синтаксонов, им придан неформальный статус «сообщества», исходя из того, что при дальнейших исследованиях по мере вовлечения географически и экологически нового материала возможно более точное определение их синтаксономического статуса.

Ассоциация *Sedo oppositifolii–Pinetum sylvestris ass. nova* hoc loco (табл. 1, синтаксон 1).

Holotypus – описание 3 (табл. 6) в З. И. Абдурахманова и др. (Abdurakhmanova et al., 2018).

Ассоциация представляет типичные бореальные леса, описания которых четко объединились в отдельный кластер 1.1. на дендрограмме (рис.). Они распространены в высокогорном Дагестане у верхней границы лесного пояса, в диапазоне абсолютных высот 1900–2280 м, где формируются на северных и северо-восточных склонах гор со слабо развитыми каменистыми почвами, подстилаемыми сланцами или песчаниками. Древесный ярус сомкнутостью 0,5–0,7 и высотой 14–18 м образован *Pinus sylvestris* var. *hamata*, к которой единично примешиваются *Betula litwinowii*, *B. pendula*, *Populus tremula*. Типичной чертой хорошо развитых травяно-кустарничкового и мохового ярусов выступает абсолютное доминирование и высокое постоянство характерных для таежных лесов евразийских и голарктических видов: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Goodyera repens*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*. В число доминантов и субдоминантов входят также гемибореальные евросибирские и евразийские травянистые виды *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum*, *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Oxalis acetosella*, а также вид мха с голарктическим распространением *Rhytidiadelphus triquetrus*. Каменистые условия местообитаний индицирует эндемичный кавказский петрофит *Sedum oppositifolium*. Важные эколого-географические особенности данной ассоциации, формирующейся вблизи от верхней границы лесного пояса, демонстрируют субальпийско-лесные эвксинские виды:

Daphne glomerata, *Astrantia maxina*, *Ranunculus caucasicus*, *Alchemilla caucasica*. В системе классификации З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018) основная часть описаний *Sedo oppositifolii*–*Pinetum sylvestris* представлена в двух ассоциациях – *Pinetum kochiana*e *myrtillosum* и *Pinetum kochiana*e *calamagrostioso arundinaceae-hylocomiosum*.

Сообщество *Pleurozium schreberi*–*Pinus sylvestris* var. *hamata* (табл. 1, синтаксон 2).

По результатам проведенного количественного анализа данное сообщество определено как внеранговая категория, поскольку оно представлено на дендрограмме (рис.) близкими, но отдельными мелкими кластерами (1.2.), демонстрируя тем самым его флористическую гетерогенность. Тем не менее, ряд важных общих эколого-флористических особенностей геоботанических описаний позволяют на данном этапе классификации предварительно объединить их в одну группу без установления формального синтаксономического статуса. Сообщество включает флористически наиболее бедные кустарничково-зеленомошные сосновые леса бореального типа. Они распространены в пределах Внутреннего и Высокогорного Дагестана по склонам гор северной экспозиции на горных породах, сложенных песчаниками и сланцами. Важный флористический признак данного сообщества – это отсутствие четко выраженной группы субальпийско-лесных видов, что объясняется пре-

имущественным его распространением в пределах верхней части лесного пояса, но на более низких абсолютных высотах (1750–1950 м) по сравнению с предыдущей ассоциацией. Группа типично таежных растений (*Vaccinium myrtillosum*, *V. vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Goodyera repens*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*) показывает наивысшие значения проективного покрытия и постоянства в травяно-кустарничковом и моховом ярусах, разделяя доминирование только с гемибореальными видами – *Calamagrostis arundinacea* и *Oxalis acetosella*. Из экологически важных индикаторов присутствуют *Polypodium vulgare* и *Asplenium trichomanes*, которые указывают на каменистый характер субстрата местообитаний. Сообщество объединило геоботанические описания, отнесенные З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018) в системе эколого-фитоценотической классификации в состав нескольких ассоциаций (*Pinetum kochiana*e *hylocomiosum*, *Pinetum kochiana*e *calamagrostioso arundinaceae-hylocomiosum*, *Pinetum kochiana*e *rhododendrosium caucasicum*).

Ассоциация *Calamagrostio caucasicae*–*Pinetum sylvestris* ass nova hoc loco (табл. 1, синтаксон 3).

Holotypus – описание 8 (табл. 2) в З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018).

Ассоциация распространена в Среднегорном Дагестане на склонах северной и близких экс-

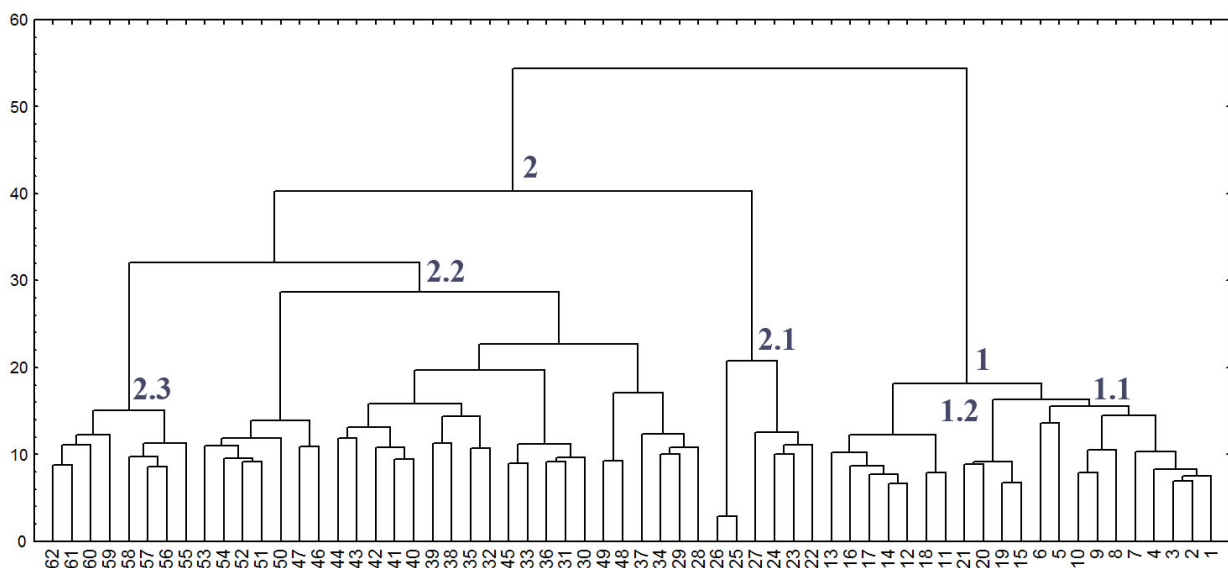


Рис. Результаты кластерного анализа (Ward's method, Euclidian distance). Синтаксоны: 1.1. – *Sedo oppositifolii*–*Pinetum sylvestris*; 1.2. – Сообщество *Pleurozium schreberi*–*Pinus sylvestris* var. *hamata*; 2.1 – *Calamagrostio caucasicae*–*Pinetum sylvestris*; 2.2 – *Carici albae*–*Pinetum sylvestris*; 2.3 – *Viburno lanatae*–*Pinetum sylvestris*.

позиций, с различными материнскими горными породами (известняками, сланцами, песчаниками) на абсолютных высотах 1400–1600 м. Это средне- и хорошо сомкнутые (покрытие 50–70 %) невысокие (до 18–20 м) леса с хорошо развитыми травяным ярусом (покрытие 75–85 %) и ярусом бореальных зеленых мхов (покрытие 70–85 %). На дендрограмме (рис.) леса этого типа выделились в качестве отдельного кластера 2.1. Отличительная особенность сообществ ассоциации заключается в том, что группа таежных видов уступает ведущую фитоценологическую роль многочисленным субальпийско-лесным и субальпийским растениям, которые и формируют в основном травяной ярус: *Astrantia major*, *Pyrethrum coccineum*, *Bromopsis variegata*, *Gentiana septemfida*, *Calamagrostis caucasica*, *Polygala caucasica*, *Senecio lapsanoides*, *Centaurea dealbata*, *Vicia grossheimii*, *Campanula stevenii*, *Alchemilla rigida*, *Cruciata laevipes*. Распространение подавляющего большинства из этих видов ограничено Кавказом или же прилегающими районами Юго-Западной Азии (Турции и Северо-Западного Ирана), что подчеркивает флорогенетические связи ассоциации с восточной частью Эвксинской области. *Calamagrostis caucasicae*–*Pinetum sylvestris* включает геоботанические описания, представленные в ассоциациях *Pinetum kochiana herboso-hylocomiosum* и *Pinetum calamagrostidoso caucasicae hylocomiosum* в эколого-фитоценологической классификации З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018).

Ассоциация *Carici albae*–*Pinetum sylvestris ass nova hoc loco* (табл. 1, синтаксоны 4–5).

Holotypus – описание 7 (табл. 3) в З. И. Абдурахманова и др. (Abdurakhmanova et al., 2018).

Типичные сообщества ассоциации (variant *typica*, табл. 1, синтаксон 4) встречаются на горных хребтах, сложенных преимущественно известняковыми породами, в верхней части лесного пояса по крутым каменистым склонам северной экспозиции в диапазоне абсолютных высот 1630–1880 м. Они характеризуются березово-сосновым (*Pinus sylvestris*, *Betula litwinowii*) древесным ярусом высотой 14–16 м, с высокими показателями сомкнутости (0,6–0,8). Как и в предыдущей ассоциации, характерной особенностью сообщества выступает наличие хорошо развитого травяного яруса (покрытие 50–85 %) и яруса бореальных мхов (покрытие 50–80 %). Однако в качественном видовом составе этих яру-

сов имеются существенные различия. Фитоценологическая роль бореальных видов ограничивается доминированием в моховом ярусе *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Dicranum scoparium*, в то время как виды таежных кустарничков и мелкотравья исчезают или значительно сокращают показатели встречаемости. Также здесь наблюдается значительное уменьшение роли субальпийско-лесных и субальпийских видов кавказского и близкого к нему восточно-эвксинского распространения. Вместе с этим в составе ассоциации наблюдается увеличение значимости более теплолюбивых лесных и лугово-лесных мезофильных видов с эвксинским типом ареала (*Juniperus oblonga*, *Alchemilla sericata*, *Briza elatior*, *Campanula collina*, *Peucedanum ruthenicum*, *Chaerophyllum aureum*), а также широко распространенных лесных и лугово-лесных трав и бриофитов евразийского и голарктического распространения (*Anthriscus sylvestris*, *Bromopsis inermis*, *Carex alba*, *Gymnadenia conopsea*, *Galium aparine*, *Platanthera bifolia*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*). Четко выраженные флористические связи с евразийским степным элементом проявляются за счет группы степных мезоксерофитов (*Rosa pimpinellifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Koeleria cristata*, *Pimpinella saxifraga*, *Thalictrum foetidum*, *Polygonatum verticillatum*, *Abietinella abietina*). Важная особенность ассоциации – значимое фитоценологическое участие умеренно-теплолюбивых евросибирских гемибореальных элементов (*Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Primula macrocalyx*, *Thalictrum minus*, *Achillea millefolium*). Также в составе сообществ наблюдаются флористические связи с центрально-европейско-субсредиземноморскими термофильными сосновыми лесами за счет видов *Helianthemum nummularium*, *Teucrium chamaedrys*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster integerrimus*, *Platanthera chlorantha*, *Leontodon hispidus*, *Carex humilis*, демонстрирующих средние показатели постоянства. Такой сложный состав географически разнородных и экологически контрастных групп видов, демонстрирующих разнообразные флорогенетические связи сосновых лесов с другими зональными типами растительности, во многом является следствием формирования ассоциации в условиях современного континентального и сухого климата Внутреннего Дагестана и также характеризует важные направления их становления в последний

исторический период. В настоящее время данная ассоциация по совокупности диагностических признаков не может быть однозначно отнесена к классу *Vaccinio-Piceetea*, поскольку занимает пограничное положение между бореальным

и гемибореальным географическими типами сосновых лесов. На дендрограмме (рис.) леса данного типа выделились в качестве отдельного кластера 2.2.

Таблица 1

Таблица постоянства синтаксонов бореальных сосновых лесов Дагестана

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
Количество описаний	10	11	6	18	9	8
Виды древесного яруса:						
Диагностические виды ассоциации <i>Sedo oppositifolii-Pinetum sylvestris</i> и союза <i>Daphno glomeratae-Pinion sylvestris</i> (D. g.-P. s.)						
<i>Sedum oppositifolium</i> (D. g.-P. s.)	90 ⁺²	9 ²	.	6	44	50
<i>Daphne glomerata</i> (D. g.-P. s.)	80 ⁺³	18 ⁺²	.	.	.	62 ¹⁻²
<i>Ranunculus caucasicus</i> (D. g.-P. s.)	60 ⁺²	18	33	17	78	25 ¹⁻²
<i>Lapsana intermedia</i> (D. g.-P. s.)	50
<i>Alchemilla caucasica</i> (D. g.-P. s.)	50	.	.	.	33	.
<i>Astrantia maxima</i> (D. g.-P. s.)	40	9	.	6	22	50
<i>Veratrum lobelianum</i> (D. g.-P. s.)	40	9
<i>Rubus idaeus</i> (D. g.-P. s.)	40 ¹⁻²	9
Диагностические виды ассоциации <i>Calamagrostio caucasicae-Pinetum sylvestris</i>						
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	9 ²	100 ¹⁻³	.	11	75 ¹⁻³
<i>Pyrethrum coccineum</i>	20	.	100	6	22	75
<i>Alchemilla rigida</i>	.	.	100 ¹⁻²	.	.	.
<i>Calamagrostis caucasica</i>	.	.	83 ²⁻³	6	.	.
<i>Bromopsis variegata</i>	20 ²⁻²	9	83 ¹⁻²	6	.	.
<i>Centaurea dealbata</i>	.	.	83	.	.	.
<i>Polygala caucasica</i>	10	.	67 ⁺²	11	.	12
<i>Campanula stevenii</i>	.	.	67	6	.	.
<i>Festuca woronowii</i>	.	.	50 ¹⁻²	.	.	.
<i>Vicia grossheimii</i>	10	.	50 ¹⁻²	.	.	.
<i>Asperula molluginoides</i>	.	.	50 ²	22 ⁺²	.	.
<i>Gentiana septemfida</i>	20	.	50	6	.	.
<i>Senecio lapsanoides</i>	.	18	50	.	.	.
<i>Linum hypericifolium</i>	.	.	50	6	.	.
Диагностические виды ассоциации <i>Carici albae-Pinetum sylvestris</i>						
<i>Anthriscus sylvestris</i>	10	18	.	72 ⁺²	56 ⁺³	.
<i>Abietinella abietina</i>	30	.	.	56 ⁺²	44 ¹⁻²	.
<i>Peucedanum ruthenicum</i>	10	.	.	56	44	.
<i>Gymnadenia conopsea</i>	10	9	.	50	44 ⁺²	.
<i>Salvia verticillata</i>	.	.	.	44	56 ⁺²	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	10	.	.	44	56	25
Диагностические виды варианта <i>typica</i>						
<i>Carex alba</i>	.	9	.	83 ⁺³	.	.
<i>Campanula collina</i>	10	.	.	44 ⁺²	11	.
<i>Galium aparine</i>	.	.	.	44 ⁺²	.	25
<i>Briza elatior</i>	.	.	.	44	.	.
Диагностические виды варианта <i>Centaurea daghestanica</i>						
<i>Galium rubioides</i>	10	.	.	22 ⁺²	78	25

Таблица 1 (продолжение)

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
<i>Centaurea daghestanica</i>	.	.	.	33 ⁺²	78	12
<i>Rhytidium rugosum</i>	30	.	.	11 ¹⁻²	67 ⁺²	25
<i>Chaerophyllum roseum</i>	67 ⁺²	12
<i>Pulsatilla albana</i>	.	.	.	6	56	.
<i>Rosa canina</i>	.	.	.	22 ¹⁻²	56 ⁺²	12
<i>Tortella tortuosa</i>	56 ⁺²	12 ²
<i>Origanum vulgare</i>	.	.	33 ¹⁻²	17	44	.
<i>Gentiana cruciata</i>	10	.	.	6	44	12
<i>Poa pratensis</i>	10	.	.	.	44 ⁺²	.
<i>Festuca ovina</i>	10 ²	27 ⁺²	.	28 ⁺²	44 ⁺²	.
<i>Primula cordifolia</i>	10	.	.	22	44 ⁺²	.
Диагностические виды ассоциации						
<i>Viburno lanatae–Pinetum sylvestris</i>						
<i>Taxus baccata</i>	88 ⁺³
<i>Oxalis acetosella</i>	50 ⁺²	64 ⁺²	.	.	.	88 ⁺³
<i>Berberis vulgaris</i>	10	.	.	17	44	88
<i>Viburnum lantana</i>	10	.	.	6	11	75 ⁺²
<i>Asplenium trichomanes</i>	.	27	.	11	11	75
<i>Orthotrichum anomalum</i>	10	.	.	.	33	62 ⁺²
<i>Rosa oxyodon</i>	20 ⁺²	18	67 ⁺²	17 ⁺²	.	62
<i>Euonymus verrucosa</i>	.	.	.	28	11	62
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	10	.	.	.	11	62
<i>Carex caryophyllea</i>	22 ¹⁻²	50 ¹⁻⁴
<i>Galium odoratum</i>	10	9	.	17	33 ⁺²	50
Диагностические виды класса <i>Vaccinio–Piceetea</i>, порядка <i>Pinetalia sylvestris</i>						
<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>hamata</i> (D. g.–P. s.)	100 ³⁻⁴	100 ³⁻⁵	100 ³⁻⁵	100 ³⁻⁵	100 ³⁻⁵	100 ⁴⁻⁵
<i>Vaccinium myrtillus</i> (D. g.–P. s.)	90 ¹⁻³	45 ²⁻³
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> (D. g.–P. s.)	80 ⁺³	55 ¹⁻³	.	.	.	12 ²
<i>Goodyera repens</i> (D. g.–P. s.)	40	82	33 ²	22	22	12
<i>Orthilia secunda</i>	40	36	67	.	33	25
<i>Pyrola rotundifolia</i>	40	73	17 ²	44 ⁺²	56	75 ⁺²
<i>Moneses uniflora</i>	.	18	33	28	.	12
<i>Hylocomium splendens</i>	100 ¹⁻⁴	100 ²⁻⁵	50 ²⁻³	100 ²⁻³	89 ⁺²	100 ¹⁻³
<i>Pleurozium schreberi</i>	80 ⁺²	64 ²⁻³	100 ²⁻⁵	67 ⁺³	11	12
<i>Dicranum scoparium</i>	70 ⁺²	36 ⁺²	17 ²	89 ⁺²	78 ⁺³	88 ⁺²
Прочие виды						
<i>Betula litwinowii</i>	10 ²	36 ⁺²	.	89 ¹⁻²	22 ⁺²	62 ²⁻²
<i>Betula pendula</i>	.	18	50 ⁺²	.	33	.
<i>Juniperus oblonga</i>	.	9	100 ⁺³	89 ⁺³	56	100 ⁺³
<i>Rubus saxatilis</i>	60 ⁺²	36 ⁺²	50 ¹⁻²	56 ⁺²	78 ⁺²	12
<i>Fragaria vesca</i>	70	36 ⁺²	17 ²	33 ¹⁻²	67	75 ⁺²
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	100 ²⁻⁴	100 ¹⁻³	.	50 ²⁻³	56 ⁺²	.
<i>Geranium sylvaticum</i>	80 ⁺²	55	.	50 ⁺²	33	38 ⁺²
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	90 ²⁻³	73 ⁺²	83 ¹⁻³	94 ¹⁻³	67 ⁺³	100 ²⁻⁴
<i>Carum carvi</i>	50	27	100 ¹⁻²	11	11	.
<i>Astrantia major</i>	10 ³	9	83 ¹⁻²	61 ⁺²	56	38 ⁺²
<i>Bupleurum polyphyllum</i>	20	9	50	89 ⁺²	78	75
<i>Amoria ambigua</i>	30	.	50	83 ⁺²	89	12
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	20 ⁺²	.	33 ²	39 ⁺²	67 ⁺²	38
<i>Sanionia uncinata</i>	40	9	.	39 ⁺²	89 ⁺²	12
<i>Thalictrum foetidum</i>	20	9	83	44	33	50

Таблица 1 (продолжение)

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
<i>Polygonatum verticillatum</i>	30	27	.	39	44	62 ⁺²
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	10	.	.	67	67 ^{r-2}	50
<i>Ranunculus oreophilus</i>	40 ⁺²	.	.	28	44	62
<i>Galium valantioides</i>	20	9	17 ²	94 ⁺²	78	75 ⁺²
<i>Alchemilla sericata</i>	30 ⁺²	.	.	89 ⁺³	78	62 ⁺³
<i>Viola mirabilis</i>	10	9	.	6	44	62
<i>Climacium dendroides</i>	20	9	.	61	44	25
<i>Viola odorata</i>	20	.	50 ¹⁻²	6	33	38
<i>Primula macrocalyx</i>	40	27	67	67	44	25
<i>Valeriana tiliifolia</i>	30	27 ⁺²	33	22 ⁺²	44 ⁺²	12 ²
<i>Leontodon hispidus</i>	50	9	.	61	22	62
<i>Galium verum</i>	20	9	83 ¹⁻²	17 ⁺²	56	12
<i>Rhodobryum roseum</i>	40	36	.	100 ⁺²	33	62
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	20	18	.	61	22	50 ⁺²
<i>Carex humilis</i>	20	.	17	44 ⁺²	78 ²⁻³	25
<i>Fragaria viridis</i>	.	.	50 ¹⁻²	39 ¹⁻²	.	12 ²
<i>Taraxacum officinale</i>	10	.	.	33	67	38
<i>Polypodium vulgare</i>	.	45 ⁺²	.	17	22	12
<i>Agrostis tenuis</i>	30	45 ²⁻²	33	.	22	.
<i>Teucrium chamaedrys</i>	.	.	50 ¹⁻²	39 ⁺²	33	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	44 ⁺³	25 ⁺³
<i>Platygyrium repens</i>	40
<i>Cynodontium fallax</i>	40
<i>Cruciata glabra</i>	30 ²⁻²	27	33	.	.	.
<i>Geranium robertianum</i>	30	.	.	6	22	38
<i>Fritillaria caucasica</i>	30
<i>Stachys macrantha</i>	30	9	.	11	22	.
<i>Potentilla erecta</i>	30	.	.	6	11	.
<i>Asplenium septentrionale</i>	30	.	.	6	11	.
<i>Rhododendron caucasicum</i>	.	36 ⁺⁴	.	6	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	20	36	.	6	.	.
<i>Salix caprea</i>	20	27	.	28	.	38
<i>Luzula pilosa</i>	.	27	.	6	11	.
<i>Geranium platypetalum</i>	.	27
<i>Hieracium umbellatum</i>	.	18	33	.	22	.
<i>Geranium ruprechtii</i>	.	.	33	.	.	.
<i>Platanthera chlorantha</i>	.	18	33	11	22	50
<i>Centaurea phrygia</i>	10	.	33	22	22	12
<i>Trifolium medium</i>	.	18	33	33	.	12
<i>Festuca rupicola</i>	.	9	33	.	.	.
<i>Lotus caucasicus</i>	.	.	33	.	.	.
<i>Plagiomnium undulatum</i>	.	9	33	6	11	.
<i>Trifolium canescens</i>	.	9	33	22	.	.
<i>Melica taurica</i>	.	.	33	.	.	.
<i>Cotoneaster multiflorus</i>	.	.	33	.	.	.
<i>Campanula rapunculoides</i>	20	18	33	6	.	.
<i>Linum nervosum</i>	.	.	33	.	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	10	.	33	.	.	.
<i>Rosa elasmacantha</i>	.	.	.	39	.	.
<i>Koeleria cristata</i>	20	.	17 ²	39	11	12
<i>Tanacetum akinfiewii</i>	.	.	.	39	.	.
<i>Pimpinella saxifraga</i>	.	.	.	33	11	.

Таблица 1 (продолжение)

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
<i>Chaerophyllum aureum</i>	.	.	.	33	11	.
<i>Platanthera bifolia</i>	10	9	.	33	11	12
<i>Linum tenuifolium</i>	.	.	.	33	.	.
<i>Cephalaria gigantea</i>	.	.	.	33	22	.
<i>Vicia truncatula</i>	.	.	17	33	33	25
<i>Bromopsis inermis</i>	.	.	17	33	.	.
<i>Carpinus betulus</i>	.	.	.	28	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	18	.	28	.	.
<i>Helianthemum nummularium</i>	.	.	17	28	.	.
<i>Achillea millefolium</i>	.	.	.	28	33	12
<i>Plantago lanceolata</i>	10	.	.	28	33	12
<i>Plagiomnium medium</i>	10	.	.	28	22	.
<i>Viola arvensis</i>	.	.	.	28	.	.
<i>Trisetum rigidum</i>	.	.	.	28	.	.
<i>Centaurea salicifolia</i>	.	.	.	28	.	.
<i>Trifolium arvense</i>	10	.	17	22	.	12
<i>Polygonatum glaberrimum</i>	.	.	.	22	.	.
<i>Leucanthemum vulgare</i>	.	.	.	22	.	38
<i>Thalictrum minus</i>	.	.	.	22	22	12
<i>Polygonatum orientale</i>	.	.	.	22	22	38
<i>Rhamnus cathartica</i>	.	.	.	22	22	.
<i>Echium vulgare</i>	.	.	.	22	22	.
<i>Distichium capillaceum</i>	.	.	.	22	22	.
<i>Phleum montanum</i>	.	.	.	22	11	.
<i>Epilobium algidum</i>	.	.	.	22	.	.
<i>Rostraria cristata</i>	.	.	.	22	.	.
<i>Scorzonera stricta</i>	.	.	.	22	.	.
<i>Entodon concinnus</i>	20	.	.	11	67	.
<i>Pohlia nutans</i>	30	.	.	.	44	.
<i>Fissidens osmundoides</i>	33	25
<i>Veronica chamaedrys</i>	10	.	.	.	33	25
<i>Leucodon sciuroides</i>	.	.	.	17	33	12
<i>Dicranum majus</i>	.	.	.	17	33	.
<i>Thuidium philibertii</i>	.	.	.	11	33	.
<i>Orchis coriophora</i>	33	12
<i>Cynoglossum officinale</i>	33	.
<i>Euphorbia virgata</i>	.	.	.	6	33	.
<i>Rhodobryum ontariense</i>	10	.	.	6	33	.
<i>Campanula glomerata</i>	10	.	17	.	33	.
<i>Primula ruprechtii</i>	.	.	.	11	22	.
<i>Avenella flexuosa</i>	22	.
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	20	.	.	.	22	.
<i>Echium russicum</i>	.	.	17	6	22	12
<i>Salvia canescens</i>	.	.	.	6	22	.
<i>Gypsophila tenuifolia</i>	.	.	.	11	22	.
<i>Polygala anatolica</i>	10	.	.	11	22	12
<i>Urtica dioica</i>	22	.
<i>Cirsium echinus</i>	10	.	.	6	22	.
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	22	.
<i>Woodsia fragilis</i>	11	38
<i>Cystopteris fragilis</i>	38
<i>Festuca pratensis</i>	20	.	.	11	.	25

Таблица 1 (окончание)

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6
<i>Lonicera xylosteum</i>	20	.	.	6	11	25
<i>Veronica gentianoides</i>	20	18	.	17	.	25
<i>Plantago major</i>	.	.	.	6	.	25
<i>Pylaisiella polyantha</i>	10	25
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	25
<i>Thalictrum simplex</i>	10	.	.	17	11	25
<i>Ctenidium molluscum</i>	20	.	.	.	11	.
<i>Anemonastrum fasciculatum</i>	20	.	17	.	.	.
<i>Minuartia biebersteinii</i>	20
<i>Inula orientalis</i>	20
<i>Cerastium glutinosum</i>	20
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	20	9	.	17	11	.
<i>Fallopia convolvulus</i>	20
<i>Solidago virgaurea</i>	20	18	.	.	.	12
<i>Rosa prokhanovii</i>	20	.	.	6	.	.
<i>Allium victorialis</i>	20	9
<i>Tragopogon filifolius</i>	20	.	.	11	.	.
<i>Bistorta carnea</i>	20	.	.	.	11	.
<i>Papaver fugax</i>	20
<i>Bistorta vivipara</i>	20
<i>Trifolium trichocephalum</i>	20

Виды со встречаемостью менее 20 %: *Acer platanoides* – 4(11), *Aconitum orientale* – 5(11), *Adiantum capillus-veneris* – 5(11), 6(12), *Agrimonia eupatoria* – 4(6), *Agrostis planifolia* – 1(10), *Ajuga reptans* – 6(12), *Alchemilla retinervis* – 2(18), *A. sericea* – 1(10), *Allium gunibicum* – 4(17), 5(11), *A. rotundum* – 1(10), *A. ursinum* – 2(9), *Alysum daghestanicum* – 4(6), *Antennaria caucasica* – 2(9), *Anthemis sosnovskyana* – 4(17), *Armeniaca vulgaris* – 4(6), *Asperula alpina* – 1(10), 4(6), 6(12), *A. cristata* – 5(11), *Aster alpinus* – 3(17), 4(6), 5(11), *A. bessarabicus* – 4(11), 5(11), *Astragalus alexandri* – 4(6), 5(11), *Astrantia trifida* – 5(11), *Astrodaucus orientalis* – 4(6), *Asyneuma campanuloides* – 1(10), 4(6), *Barbilophozia lycopodioides* – 1(10), 5(11), *Betula raddeana* – 2(9), 4(17), *Brachythecium campestre* – 4(6), 6(12), *B. salebrosum* – 4(11), *Bromopsis aristata* – 5(11), *B. riparia* – 3(17), *Bromus commutatus* – 4(6), 6(12), *Calamagrostis epigeios* – 1(10), *Calamintha menthifolia* – 1(10), *Campanula argunensis* – 4(11), *C. hohackeri* – 1(10), 9(2), *C. praealta* – 1(10), *C. sarmatica* – 5(11), *Cardamine impatiens* – 1(10), 6(12), *Carex digitata* – 4(6), *Carthamus lanatus* – 4(6), 5(11), *Centaurea edmondii* – 4(6), *C. pauciloba* – 1(10), *Cerastium davuricum* – 1(10), *C. holosteoides* – 2(9), *Chamaenerion angustifolium* – 2(18), *Chrysaspis campestris* – 4(6), *Cladonia convoluta* – 1(10), *Clinopodium vulgare* – 1(10), *Conyza canadensis* – 1(10), *Coronilla coronata* – 4(11), *Dactylorhiza flavescens* – 1(10), 2(9), 4(17), *Daphne mezereum* – 2(18), *Delphinium crispulum* – 6(12), *Dicranum polysetum* – 2(18), *Draba nemorosa* – 1(10), *Dryopteris filix-mas* – 1(10), 2(18), 5(11), 6(12), *Elytrigia repens* – 1(10), 4(11), *Empetrum caucasicum* – 2(9), *Encalypta streptocarpa* – 5(11), *Epilobium hirsutum* – 1(10), *Epipactis helleborine* – 4(11), *Erigeron caucasicus* – 1(10), *E. uniflorus* – 4(11), *Fagus orientalis* – 2(9), *Festuca drymeja* – 2(18), *F. valesiaca* – 6(12), *Fissidens dubius* – 4(6), 6(12), *Fraxinus excelsior* – 4(17), *Fumana procumbens* – 4(11), *Galium brachyphyllum* – 2(18), 6(12), *Galium sp.* – 2(9), *Gentiana angulosa* – 4(6), *G. schistocalyx* – 2(9), *Gladiolus italicus* – 3(17), 4(6), *Gymnocarpium dryopteris* – 2(9), *Helianthemum dagestanicum* – 5(11), *Heracleum asperum* – 4(11), *Hesperis voronovii* – 1(10), *Hieracium exotericum* – 2(9), *H. laevigatum* – 2(9), 3(17), *Hieracium sp.* – 2(9), 3(17), *Hierochloa arctica* – 6(12), *Hylotelephium caucasicum* – 2(9), 5(11), 6(25), *Hypericum asperuloides* – 4(11), *H. perforatum* – 4(6), *Hypnum cupressiforme* – 1(10), 4(6), 5(11), *Inula britannica* – 4(6), *I. germanica* – 4(6), *Juncus effusus* – 1(10), *Kemulariella rosea* – 2(9), *Lactuca serriola* – 2(9), 5(11), *Lappula heteracantha* – 1(10), 4(6), *Lathyrus cyaneus* – 1(10), 4(11), 6(12), *L. pratensis* – 1(10), 2(9), 4(6), 5(11), *Leontodon asperrimus* – 2(9), *Lepraria species* – 5(11), *Linum catharticum* – 3(17), *Listera cordata* – 2(9), *Lonicera iberica* – 5(11), *L. orientalis* – 4(11), 6(12), *Lotus corniculatus* – 4(11), *Luzula multiflora* – 1(10), 2(9), *L. taurica* – 2(9), *Malus orientalis* – 4(6), 5(11), *Medicago caerulea* – 4(11), *M. falcata* – 2(9), 3(17), 4(11), *M. lupulina* – 1(10), *Melandrium album* – 6(12), *Melica minor* – 2(9), *M. nutans* – 5(11), *M. picta* – 1(10), *Milium effusum* – 2(9), *Mnium ambiguum* – 5(11), *M. spinosum* – 1(10), 5(11), 6(12), *Neottia nidus-avis* – 4(11), *Oberna behen* – 5(11), *Orobanche gamosepala* – 1(10), 6(12), *Pastinaca armena* – 4(17), *Pedicularis condensata* – 4(6), *Peltigera leucophlebia* – 1(10), *Phlomidia tuberosa* – 4(6), *Pimpinella aromatica* – 1(10), *P. rhodantha* – 5(11), *Plagiomnium rostratum* – 6(12), *Plagiothecium denticulatum* – 1(10), *Plantago media* – 4(17), *P. saxatilis* – 4(6), *Poa alpina* – 4(6), *P. bulbosa* – 4(6), 5(11), *Polygonum alpestre* – 5(11), *P. arenastrum* – 1(10), *Polytrichum commune* – 1(10), *P. piliferum* – 5(11), *Populus tremula* – 1(10), 2(18), 4(11), *Potentilla algida* – 2(9), 4(11), *P. gelida* – 2(9), 4(6), *Primula algida* – 1(10), 6(12), *Prunella vulgaris* – 1(10), 3(17), 4(11), *Prunus divaricata* – 4(11), 5(11), *Pseudomuscari pallens* – 4(6), 5(11), *Ptarmica ptarmicifolia* – 1(10), 2(9), *Ptilium crista-castrensis* –

1(10), 4(6), 5(11), 6(12), *Pyrola chlorantha* – 2(9), 3(17), *P. minor* – 2(9), *Pyrus caucasica* – 4(11), *Quercus macranthera* – 4(17), *Q. petraea* – 4(6), *Ranunculus acris* – 6(12), *Reseda globulosa* – 5(11), *Rhamnus pallasii* – 4(11), *Rhynanthus vernalis* – 1(10), 5(11), *Rhytidadelphus squarrosus* – 1(10), *Ribes orientale* – 1(10), *Rumex acetosa* – 1(10), 6(12), *R. confertus* – 4(6), *Salvia glutinosa* – 2(9), 4(6), *S. tesquicola* – 6(12), *Sanguisorba officinalis* – 2(9), 4(11), *Saxifraga cartilaginea* – 2(9), 4(11), *Scabiosa bipinnata* – 1(10), *S. gumbetica* – 4(11), *Scutellaria species* – 4(6), *Securigera varia* – 4(6), *Sedum hispanicum* – 2(18), 4(11), *S. pilosum* – 4(6), *Selaginella helvetica* – 2(18), 3(17), 4(6), 5(11), *Sempervivum caucasicum* – 4(6), *Senecio pojarkovae* – 4(11), *S. vernalis* – 1(10), 6(12), *Seseli alpinum* – 1(10), 2(9), *S. libanotis* – 1(10), 2(9), 4(6), *Silene ruprechtii* – 2(9), 4(11), *S. wolgensis* – 6(12), *Spiraea hypericifolia* – 4(17), 5(11), *Stachys atherocalyx* – 4(6), *Stellaria holostea* – 2(9), *S. media* – 2(9), 5(11), *Swida australis* – 4(6), 5(11), *Taraxacum confusum* – 1(10), *Teucrium orientale* – 6(12), *Thesium arvense* – 4(6), *Thymus daghestanicus* – 4(17), *Tilia cordata* – 1(10), 2(9), 4(11), *Tortula ruralis* – 5(11), *Trifolium alpestre* – 2(9), 4(11), 6(12), *T. fontanum* – 2(9), *T. pratense* – 4(17), *Tussilago farfara* – 6(12), *Ulmus glabra* – 6(12), *Valeriana alliarifolia* – 2(9), 4(17), 6(12), *V. cardamines* – 5(11), *Veronica officinalis* – 2(9), *V. propinqua* – 4(6), *V. verna* – 6(12), *Viburnum opulus* – 4(6), *Vicia balansae* – 5(11), 6(12), *V. cracca* – 2(9), *V. sepium* – 2(9), *V. varia* – 2(18), *Vincetoxicum funebre* – 1(10), *Viola reichenbachiana* – 2(9), *V. somchetica* – 4(6).

Примечание: нумерация в колонках таблицы: 1 – *Sedo oppositifolii*–*Pinetum sylvestris*; 2 – сообщество *Pleurozium schreberi*–*Pinus sylvestris* var. *hamata*; 3 – *Calamagrostio caucasicae*–*Pinetum sylvestris*; 4 – *Carici albae*–*Pinetum sylvestris* var. *typical*; 5 – *Carici albae*–*Pinetum sylvestris* var. *Centaurea dahestanica*; 6 – *Viburno lanatae*–*Pinetum sylvestris*.

Оригинальные номера таблиц и номера геоботанических описаний (оп.) в публикации З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018), включенных в синтаксоны, представлены в табл. 1:

1. *Sedo oppositifolii*–*Pinetum sylvestris*: табл. 2 (оп. 4), табл. 5 (оп. 1, 2, 7), табл. 6 (оп. 3, 4, 5, 6, 14), табл. 9 (оп. 5).
2. Сообщество *Pleurozium schreberi*–*Pinus sylvestris* var. *hamata*: табл. 2 (оп. 7), табл. 4 (оп. 5, 6, 8), табл. 5 (оп. 10), табл. 6 (оп. 11, 12, 13, 15), табл. 7 (оп. 3, 4).
3. *Calamagrostio caucasicae*–*Pinetum sylvestris*: табл. 2 (оп. 1, 2, 3, 8), табл. 8 (оп. 5), табл. 10 (оп. 10).
4. *Carici albae*–*Pinetum sylvestris* variant *typica*: табл. 2 (оп. 6, 9, 10), табл. 3 (оп. 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12), табл. 6 (оп. 7, 9, 10), табл. 8 (оп. 2).
5. *Carici albae*–*Pinetum sylvestris* variant *Centaurea dahestanica*: табл. 11 (оп. 3, 4, 5, 6), табл. 4 (оп. 1), табл. 6 (оп. 2), табл. 8 (оп. 1, 3, 4).
6. *Viburno lanatae*–*Pinetum sylvestris*: табл. 2 (оп. 10, 11, 12, 13, 14), табл. 4 (оп. 2, 3), табл. 8 (оп. 5).

Ассоциация *Carici albae*–*Pinetum sylvestris* variant *Centaurea dahestanica* (табл. 1, синтаксон 5).

Данное сообщество близко по экологии, фитоценотической структуре и флористическому составу к типичному варианту ассоциации, однако имеет более выраженный остепненный характер за счет большей фитоценотической роли лугово-степных мезоксерофитов различных хорологических групп: *Galium verum*, *Carex humilis*, *Filipendula vulgaris*, *Galium rubioides*, *Campanula glomerata*, *Origanum vulgare*, *Rhytidium rugosum*. На фоне этих признаков наблюдается дальнейшее снижение фитоценотической роли бореальных мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scorarium*). В эколого-фитоценотической системе классификации З. И. Абдурахмановой и др. (Abdurakhmanova et al., 2018) геоботанические описания данного сообщества были включены в состав ассоциаций *Pinetum kochianaе caricoso humilis*–*hylocomiosum* и *Pinetum kochianaе caricosum humilis*.

Ассоциация *Viburno lanatae*–*Pinetum sylvestris* ass nova hoc loco (табл. 1, синтаксон 6).

Holotypus – описание 13 (табл. 2) в З. И. Абдурахманова и др. (Abdurakhmanova et al., 2018).

Сообщества березово-сосновых лесов, относимые к данной ассоциации, описаны З. И. Абдурахмановой и Х. У. Алиевым (Abdurakhmanova, Aliev, 2015) в Мушулинском ущелье горного хребта Аржута (Внутренний Дагестан), где они встречаются как на крутых, так и умеренно пологих склонах гор северной и северо-восточной экспозиций. Они характеризуются сомкнутостью древесного яруса 0,6–0,8, покрытием травяного яруса – 40–85 %, мохового яруса – 20–75 %. Леса включают значительное число видов, принадлежащих различным эколого-фитоценотическим группам, что отражает контрастность экологических условий экотопов по сезонным режимам тепло-влагообеспеченности и каменистости субстрата. Характерной их особенностью выступают высокие показатели постоянства многочисленных теплолюбивых и умеренно теплолюбивых мезофильных видов лесной флоры европейского, евразийского и евросибирского распространения (*Euonymus verrucosa*, *Taxus baccata*, *Viburnum lantana*, *Salix caprea*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Viola mirabilis*, *Viola odorata*, *Fragaria vesca*, *Pteridium aquilinum*, *Oxalis acetosella*). Вместе с тем сохраняют доминирующие позиции в хорошо развитом моховом ярусе бореальные виды

мхов *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, а также наблюдается высокое постоянство бореального кустарничка *Pyrola rotundifolia*. В целом в ассоциации сильно редуцирована роль евразийских лугово-степных мезоксерофитов и евросибирских гемибореальных видов, однако присутствие умеренно сухолюбивых видов *Thalictrum foetidum*, *Leontodon hispidus*, *Carex caryophylla*, *Polygonatum verticillatum*, *Galium valantoides* указывает на имеющийся сезонный дефицит увлажнения местообитаний. Распространением ассоциации в верхней части лесного пояса обусловлено присутствие немногочисленной, но константной группы эндемичных кавказских и восточно-эвксинских умеренно криофильных субальпийско-лесных и субальпийских видов: *Daphne glomerata*, *Astrantia maxima*, *Pyrethrum coccineum*, *Alchemilla sericata*. Важную особенность местообитаний – слабое развитие почвенного покрова и наличие выходов коренных горных пород – индицирует четко выраженная группа облигатных петрофитов *Asplenium ruta-muraria*, *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Woodsia fragilis*. На дендрограмме (рис.) леса данного типа выделились в качестве отдельного кластера 2.3.

Круг охарактеризованных ассоциаций сосновых лесов изначально определен по признаку значительного участия характерных видов класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, поэтому возможность отнесения, по крайней мере некоторых из них, в состав данного класса выглядит закономерным. Однако в условиях высокого флористического богатства и широкого спектра местообитаний Кавказской горной системы бореальные элементы встречаются в комбинации с различными эколого-фитоценотическими группами видов, что приводит к появлению значительного числа сообществ с переходными признаками к другим высшим единицам и как следствие – к затруднениям при сравнительном синтаксономическом анализе. Это наблюдалось при рассмотрении результатов кластерного анализа на дендрограмме (рис.), где ценофлоры только двух синтаксонов – ассоциации *Sedo-Pinetum sylvestris* и сообщества *Pleurozium schreberi-Pinus sylvestris* var. *hamata*, объединившихся на самом высоком иерархическом уровне в виде отдельного кластера, демонстрируют абсолютное преобладание характерных видов класса *Vaccinio-Piceetea*. Эти единицы кустарничково-зеленомошных сосновых лесов следует рассматривать как «ядро» бореального типа

растительности и характерных представителей класса *Vaccinio-Piceetea* и порядка *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957 на северо-востоке Кавказа. В остальных четырех синтаксонах, представленных в отдельном кластере на дендрограмме (рис.), на фоне высоких показателей встречаемости и проективного покрытия таежных видов наблюдается сложное сочетание многочисленных, разных по экологии, географии и ценоценотической приуроченности флористических элементов, многие из которых показывают связи сосновых лесов Северного Кавказа с аналогичными сообществами, относимыми к разным экологическим и зонально-географическим категориям. Часть видов демонстрирует центрально-европейско-средиземноморский тип распространения и характерна для термофильных средиземноморских сосновых лесов *Erico-Pinetea* Horvat 1959. Однако в описанных в настоящей статье ассоциациях *Calamagrostio caucasicae-Pinetum sylvestris*, *Carici albae-Pinetum sylvestris*, *Viburno lanatae-Pinetum sylvestris* эти виды (даже в широкой трактовке согласно Mucina et al., 2016) немногочисленны (*Cotoneaster integerrimus*, *Carex humilis*, *Berberis vulgaris*, *Helianthemum nummularium*, *Teucrium chamaedrys*, *Platanthera chlorantha*). Они отличаются нестабильностью присутствия в синтаксонах и невысокими показателями встречаемости. Поэтому относить указанные выше ассоциации к данному классу представляется нецелесообразным. Более значимую стабильную фитоценотическую роль в синтаксонах сосновых лесов Дагестана имеют умеренно холодолюбивые и влаголюбивые виды евросибирских гемибореальных лесов класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* (*Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum*, *Fragaria vesca*, *Primula macrocalyx*, *Achillea millefolium*, *Thalictrum minus*, *Hieracium umbellatum*). Сочетание этих видов с типичными бореальными растениями характерно в целом для широкой контактной полосы таежной и гемибореальной зон растительности в Северной Евразии (Ермаков, 2002). В описанных четырех синтаксонах травяно-зеленомошных сосновых лесов они разделяют диагностическую значимость с видами класса *Vaccinio-Piceetea* или незначительно уступают им. Однако для аргументированного отнесения части сообществ кавказских сосновых лесов в систему класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* необходимо вовлечение в сравнительный анализ дополнительных материалов.

Проведенный анализ ценофлор описанных единиц не выявил достоверного присутствия диагностических признаков описанных в настоящее время синтаксонов сосновых лесов в ранге союза в существующей системе классификации класса *Vaccinio-Piceetea* и порядка *Pinetalia sylvestris*. Поэтому типичные кустарничково-зеленомошные бореальные леса ассоциации *Sedo oppositifoliae-Pinetum* и сообщества *Pleurozium schreberi-Pinus sylvestris* var. *hamata*, выделенные в отдельном кластере 1 дендрограммы на рис 1, отнесены к новому союзу *Daphno glomeratae-Pinion sylvestris* all. nova hoc loco в составе порядка *Pinetalia sylvestris*. Диагностическая комбинация союза включает эндемичную кавказскую форму сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* var. *hamata*, виды ассоциации *Sedo oppositifoliae-Pinetum sylvestris* – *Sedum oppositifolium*, *Daphne glomerata*, *Ranunculus caucasicus*, *Lapsana intermedia*, *Alchemilla caucasica*, *Astrantia maxima*, *Veratrum lobelianum*, *Rubus idaeus*, а также бореальные виды *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Goodyera repens*. Остальные три ассоциации травяно-зеленомошных сосновых лесов, выделенные в качестве отдельного кластера 2 на дендрограмме (рис.), существенно отличаются от союза *Daphno glomeratae-Pinion sylvestris* за счет переходных признаков к гемибореальным лесам *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* и частично к термофильным лесам *Erico-Pinetea*. Позиции этих синтаксонов в системе высших единиц могут быть окончательно установлены только после четкого разграничения признаков высших категорий лесной растительности на Кавказе. Тем не менее необходимо отметить, что эти единицы имеют четко выраженную региональную специфику за счет кавказских эндемиков и близких к ним восточно-эвксинских видов (*Juniperus oblonga*, *Alchemilla sericata*, *Amoria ambigua*, *Astrantia major*, *A. maxima*, *Vupleurum polyphyllum*, *Galium valantioides*, *Ranunculus oreophilus*), которые показывают значимость Кавказа как крупного флористического центра. Среди этих видов большинство составляет группа субальпийских и субальпийско-лесных растений близких по требовательности к влажным условиям и невысокой теплообеспеченности местообитаний, которые отражают важные региональные эколого-географические особенности сосновых травяно-кустарничковых и травяных лесов – расположение у верхней границы леса на больших абсолютных высотах (1600–2300 м). Приведенные в существующей литературе

данные по горным сосновым лесам на территории Крыма, Кавказа и гор Малой Азии (Akman et al., 1979; Quezel et al., 1980; Ekim et Akman, 1991; Karaer et al., 1999; Ture et al., 2005; Zupanic, 2007; Cansaran et al., 2010; Aksoy et al., 2012; Coban, Willner, 2018; Bergmeier et al., 2019) свидетельствуют о приуроченности сообществ, образованных *Pinus sylvestris* var. *hamata*, к верхней границе лесного пояса по всей Эвксинской области. Однако уже описанные на более южно расположенной территории Малой Азии ассоциации характеризуются явным преобладанием термофильных умеренно сухолюбивых субсредиземноморских видов класса *Erico-Pinetea*. Характерные виды класса *Vaccinio-Piceetea* спорадически отмечаются в этих лесах, что не позволяет отнести малоазиатские ассоциации с доминированием *Pinus sylvestris* var. *hamata* в систему данного класса. Тем не менее бореальные виды, имеющие четко выраженный реликтовый характер, демонстрируют важные флорогенетические связи современной растительности эвксинской области с холодолюбивой растительностью, существовавшей здесь в Плейстоцене. На уровне растительных сообществ только кавказские кустарничково-зеленомошные леса, объединенные в союз *Daphno glomeratae-Pinion sylvestris*, выступают эталоном реликтовых светлохвойных лесов таежного типа, которые были распространены в Плейстоцене по всем южным горным системам Кавказа и Малой Азии. В настоящее время они географически изолированы южнее более, чем на 1000 км от собственно бореальной зоны Северной Евразии. Присутствие и значительное участие в северо-кавказских сосновых лесах видов класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* также отражает реликтовые связи этих лесов с растительностью плейстоценовой холодной горной лесостепи. Необходимо отметить, что концепция плейстоценовой лесостепи как широко распространенного зонально-географического типа на территории Северной Евразии в четвертичный период, разработанная в трудах И. М. Крашенинникова (Krasheninnikov, 1939), в настоящее время находит применение в трудах европейских фитоценологов, описывающих травяные мелколиственные и сосново-мелколиственные леса горных систем Европы в составе евросибирского класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*. Развитие данной концепции для растительности Кавказа представляет значительный интерес по мере накопления новых материалов.

Продромус описанных синтаксонов:

Класс *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

Порядок *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957

Союз *Daphno glomeratae–Pinion sylvestris* all. nova hoc loco

Ассоциация *Sedo oppositifolii–Pinetum sylvestris* ass. nova hoc loco

Сообщество *Pleurozium schreberi–Pinus sylvestris* var. *hamata*

Союз ?

Ассоциация *Calamagrostio caucasicae–Pinetum sylvestris* ass nova hoc loco

Ассоциация *Carici albae–Pinetum sylvestris* ass nova hoc loco

Вариант *C. a.–P. s. Centaurea dahestanica*

Ассоциация *Viburno lanatae–Pinetum sylvestris* ass nova hoc loco

Заключение

Сосновые леса с участием бореальных элементов представляют уникальный реликтовый компонент лесного покрова на Северном Кавказе, сохранившийся с четвертичного периода. Результаты проведенной классификации с использованием метода Браун-Бланке и кластерного анализа продемонстрировали наличие двух характерных типов бореальных лесов – ассоциации *Sedo oppositifoliae–Pinetum sylvestris* и сообщества *Pleurozium schreberi–Pinus sylvestris* var. *hamata*, объединенных в союз *Daphno glomeratae–Pinion sylvestris* all. nova hoc loco. В этих лесах абсолютно преобладают фитоценотические и флористические признаки зональных хвойно-таежных лесов, широко распространенных на севере Евразии, в полном отрыве от кавказской части их ареала. При этом описанное сообщество *Pleurozium schreberi–Pinus sylvestris* var. *hamata* практически полностью сформировано из видов таежного ценоэлемента голарктического и евразийского распространения, и его кавказская специфика определяется только доминировани-

ем в древесном ярусе эндемичной формы сосны обыкновенной. Существование сосновых лесов бореального типа в современном растительном покрове Восточного Кавказа обусловлено специфическими региональными мезо-климатическими условиями, формирующимися у верхней границы лесного пояса на абсолютных высотах 1900–2300 м – сочетанием умеренно холодных и умеренно сухих условий на фоне высокой континентальности климата. По результатам сравнительного синтаксономического анализа сообщества союза *Daphno glomeratae–Pinion sylvestris* отнесены в состав порядка *Pinetalia sylvestris* и класса *Vaccinio–Piceetea*. Остальные три описанные ассоциации характеризуются комбинацией бореальных элементов с различными эколого-фитоценотическими группами растений, отражающими их переходный характер к лесам разных зонально-географических типов. При этом, если наличие средиземноморских и центрально-европейско-средиземноморских видов термофильных лесов *Erico–Pinetea* типично для всех известных описанных сообществ сосновых лесов эвксинской области, то выявленная высокая роль евросибирских и евразийских гемибореальных видов *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* представляет значительный интерес для дальнейшего сравнительного ботанико-географического и синтаксономического анализа всего фитоценотического разнообразия сосновых лесов Северного Кавказа.

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 18-04-00633, 19-54-40005 Абх_а), бюджетных тем НБС-ННЦ РАН (проект № 1009-2015-0018), Дагестанского ФИЦ (проект АААА-А19-119020890099-4), ФИН ФИЦ Ин-БИОМ «Изучение биоразнообразия и ландшафтной структуры Юго-Восточного Крыма, мониторинг биотических и абиотических компонентов региональных экосистем».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

Abdurakhmanova Z. A., Aliev Kh. U. 2015. Rare communities of *Pine kochiana* Klotsch ex G. Koch. with *Taxus baccata* L. in inland mountain Dagestan. *Phytodiversity of Eastern Europe* 9, 4: 159–171 [In Russian]. (*Абдурахманова З. И., Алиев Х. У.* Редкие сообщества *Pinus kochiana* с участием *Taxus baccata* во Внутреннегорном Дагестане // Фиторазнообразие Восточной Европы, 2015. Т. 9, № 4. С. 159–171).

Abdurakhmanova Z. A., Aliev Kh. U., Neshataeva V. Yu. 2016. Pine forests of *Pinus kochiana* with *Taxus baccata* in the Mushuli Gorge (Inland Mountain Dagestan) and the problems of their protection. *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)*. 101, 2: 227–244 [In Russian]. (*Абдурахманова З. И., Алиев Х. У., Нешатаева В. Ю.* Сосновые леса

из *Pinus kochiana* с участием *Taxus baccata* в Мушулинском ущелье (Внутригорный Дагестан) и вопросы их охраны // Бот. журн., 2016. Т. 101, № 2. С. 227–244).

Abdurakhmanova Z. A., Neshataev V. Yu., Neshataeva V. Yu. 2018. Pine forests (*Pineta kochiana*) in the Republic of Dagestan. *Vegetation of Russia* 34: 3–46 [In Russian]. (**Абдурахманова З. И., Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю.** Сосновые леса (*Pineta kochiana*) в Республике Дагестан // Растительность России, 2018. № 34. С. 3–46). DOI: 10.31111/vegrus/2018.34.3

Abdurakhmanova Z. A., Sadykova G. A. 2015. The coenofloristic analysis of the communities with dominance of *Pinus kochiana* Klotzsch ex G. Koch. of the Gunib Plateau (Inland Mountain Dagestan). *Phytodiversity of Eastern Europe* 9, 2: 112–122 [In Russian]. (**Абдурахманова З. И., Садыкова Г. А.** Ценофлористический анализ сообществ с доминированием *Pinus kochiana* Гунибского плато (Внутригорный Дагестан) // Фиторазнообразие Восточной Европы, 2015. Т. 9, № 2. С. 112–122).

Akman Y., Barbero M. & Quezel P. 1979. Contribution to the study of forest vegetation in Mediterranean Anatolia. *Phytocoenologia* 5: 1–79 [In French]. DOI: 10.1127/phyto/5/1978/1

Aksoy H., Coban S., Tokcan M. & Ozalp G. 2012. The vegetation of Aladag-Sultan Serisi forests in Bolu. *Journal for Land Management, Food and Environment* 63: 15–29.

Asadov K. A., Farzaliev V. S. 2016. Characteristic of *Pinus kochiana* forests in Azerbaijan. *Journal botanical herald of the North Caucasus* 3: 29–34 [In Russian]. (**Асадов К. А., Фарзалиев В. С.** Характеристика лесов с участием *Pinus kochiana* Азербайджана // Ботанический вестник Северного Кавказа, 2016. № 3. С. 29–34).

Bergmeier E., Walentowski H., Gungoroglu C. 2019. Turkish forest habitat types – an annotated conspectus based on the EU habitats directive with suggestions for an upgrade. In: *Practicability of EU Natura 2000 Concept in the Forested Areas of Turkey*. Turkey Foresters' Association Publ., Ankara, 134–292 pp.

Bush N. A. 1936. *Botaniko-geograficheskiy ocherk Yevropeyskoy chasti SSSR i Kavkaza* [Botanic-geographical study of the European part of the USSR and the Caucasus]. Publishers of Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 327 pp. [In Russian]. (**Буш Н. А.** Ботанико-географический очерк европейской части СССР и Кавказа. – Изд-во АН СССР, М.–Л., 1936. 327 с.).

Cansaran A., Kaya O. F., Ertekin A. S., Ketenoglu O. 2010. A phytosociological study on Karaomer Mountain of North Anatolia (Amasya, Turkey). *Acta Botanica Gallica* 157, 1: 65–88. DOI:10.1080/12538078.2010.10516190

Coban S., Willner W. 2019. Numerical classification of the forest vegetation in the Western Euxine Region of Turkey. *Phytocoenologia* 49, 1: 71–106. DOI: 10.1127/phyto/2018/0274

Czerepanov S. K. 1995. *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. Cambridge University Press, Cambridge. 516 pp.

Ekim T., Akman Y. 1991. Phytosociological research on the forest vegetation of Eskisehir-Sundiken Mountains. *Turkish Journal of Botany* 15, 1: 28–40 [In Turkish].

Ellenberg H. 1986. *Vegetation of Central Europe with the Alps*. 4th ed. Ulmer, Stuttgart, 480 pp. [in German].

Ermakov N., Morozova O. 2011. Syntaxonomical survey of boreal oligotrophic pine forests in northern Europe and Western Siberia. *Applied Vegetation Science* 14: 524–536. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2011.01155.x

Ermakov N. B., Plugatar Yu. V., Bebiya S. M., Leiba V. D., Ermakova E. V. 2018. Community of relict boreal pine (*Pinus silvestris* var. *hamata* Steven) forests in the vegetation of Abkhazia. *Bull. of the State Nikit. Botan. Gard.* 129: 9–16 [In Russian]. (**Ермаков Н. Б., Плугатарь Ю. В., Бебия С. М., Лейба В. Д., Ермакова Е. В.** Сообщество реликтовых бореальных сосновых (*Pinus silvestris* var. *hamata* Steven) лесов в растительности Абхазии // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада, 2018. Вып. 129. С. 9–16). DOI: 10.25684/NBG.boolt.129.2018.01

Grossheim A. A. 1936. Analysis of Caucasian flora. *Trudy Botanicheskogo institutata Azerbaydzhanskogo filiala AN SSSR* [Proceedings of the Botanical Institute of the Azerbaijan Branch of Academy of Science of the USSR]. Vol. 1. Publishers of Azerbaijan Branch of Academy of Sciences of the USSR, Baku, 259 pp. [In Russian] (**Гроссгейм А. А.** Анализ флоры Кавказа // Труды Ботанического ин-та Азербайджанского филиала АН СССР. Т. 1. Баку: Изд-во Азербайджанского ф-ла АН СССР, 1936. 259 с.).

Grossheim A. A. 1948. *Rastitelnyy pokrov Kavkaza* [Vegetation cover of the Caucasus]. Iss. 4(XII). Publishers of MOIP, Botanical series, Moscow, 267 pp. [In Russian]. (**Гроссгейм А. А.** Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во МОИП, Отдел ботанический, 1948. Вып. 4 (XII). 267 с.).

Gulisashvili V. Z. 1966. Lеса Gruzinskoy SSR [Forests of the Georgia SSR]. In: Lеса SSSR. Т. 3. *Lesa yuga Yevropeyskoy chasti SSSR i Zakavkazya* [Forests of the USSR. Vol. 3. Forests of the south of the European part of the USSR and Transcaucasia]. Nauka, Moscow, 359–411 [In Russian]. (**Гулисашвили В. З.** Леса Грузинской ССР // Леса СССР. Т. 3. Леса юга Европейской части СССР и Закавказья. М.: Наука, 1966. С. 359–411).

Gulisashvili V. Z., Makhatadze L. B., Prilipko L. I. 1975. *Rastitelnost Kavkaza* [Vegetation of the Caucasus]. Nauka, Moscow, 233 pp. [In Russian]. (**Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипка Л. И.** Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 233 с.).

Ichuaдзе G. K. 1981. Rhododendron pine forests of mountain Tusheti. *Soobshcheniya AN GruzSSR* [Reports of the Academy of Sciences of the Georgia SSR] 104, 1: 149–152 [In Russian]. (**Ичуаидзе Г. К.** Рододендроновые сообщества горной Тushетии // Сообщения АН ГрузССР. 1981. Т. 104, № 1. С. 149–152).

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Y., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Y., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. K., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Y., Pisarenko O. Y., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Y., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa* 15: 1–130. DOI:10.15298/arctoa.15.01

Ismailov A. B., Asadulayev Z. M. 2016. *Atlas lishaynikov Dagestana [Atlas of lichens of Dagestan]*. Izdatelstvo DGU [Publishers of DSU] Makhachkala, 200 pp. [In Russian]. (**Исмаилов А. Б., Асадулаев З. М.** Атлас лишайников Дагестана. Махачкала: Изд-во ДГУ, 2016. 200 с.).

Karaer F., Kilinc M., Kutbay H.G. 1999. The woody vegetation of the Kelkit Valley. *Turkish Journal of Botany* 23: 319–344.

Kolakovskiy A. A. 1961. Vegetation of Colchis. *Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, izdavayemyye Moskovskim obshchestvom ispytateley prirody [Materials for the knowledge of the fauna and flora of the USSR, published by the Moscow Society of Naturalists]*. Botanical series. Vol. 10 (XVIII), Moscow state University Publ., Moscow, 460 pp. [In Russian]. (**Колakovский А. А.** Растительный мир Колхиды // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Отдел ботанический. Т. 10 (XVIII). М.: Изд-во МГУ, 1961. 460 с.).

Krasheninnikov I. M. 1939. The main ways of vegetation development in the Southern Urals in connection with the paleogeography of northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene. *Sovetskaya botanika [Soviet botany]* 6, 7: 67–99 [In Russian]. (**Крашенинников И. М.** Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Советская ботаника, 1939. № 6, 7. С. 67–99).

Libbert W. 1933. The vegetation units of the Neumarkian reservoir landscape. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg* 74: 229–348 [In German].

Litvinskaya S. A., Postarnak Y. A. 2002. Syntaxonomy of the pithusan pine forests of the northwestern Caucasus. In: *Materiali chitan prisvyacheni k 100-richchu z dnya narodzhennya Yu. D. Kleopova "Yu. D. Kleopov ta suchasna botanichna nauka" [Materials of the lectures dedicated to 100 birthday of Yu. D. Kleopov "Yu. D. Kleopov and modern botanical science"]*. Fitosotsiotsentr, Kiev, 245–258 pp. [In Russian]. (**Литвинская С. А., Пастернак Я. А.** Синтаксономия лесов из сосны пицундской на Северо-Западном Кавказе // Материалы читань, присвячени к 100-річчю з дня народження Ю. Д. Клеопова «Ю. Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука». Київ: Фітосоціоцентр, 2002. С. 245–258).

Lvov P. L. 1964. *Lesa Dagestana [Forests of Dagestan]*. Dagknigoizdat, Makhachkala, 215 pp. [In Russian]. (**Львов П. Л.** Леса Дагестана. Махачкала: Дагкнигоиздат, 1964. 215 с.).

Maleev V. P. Flora i rastitelnost Abkhazii [Flora and vegetation of Abkhazia]. In: *Abkhazia. Geobotanicheskiy i lesovodstvennyy ocherk po materialam ekspeditsii Akademii Nauk SSSR 1934 g. [Abkhazia. Geobotanical and forestry study on the materials of the expedition of the USSR Academy of Sciences in 1934 year]*. Publishers of Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–54 [In Russian]. (**Малеев В. П.** Флора и растительность Абхазии // Абхазия. Геоботанический и лесоводственный очерк по материалам экспедиции Академии наук СССР 1934 г. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1936. С. 1–54).

Maleev V. P. Tretichnyye relikty vo flore Zapadnogo Kavkaza i osnovnyye etapy chetvertichnoy istorii yego flory i rastitelnosti [Tertiary relics in the flora of the Western Caucasus and the main stages of the Quaternary history of its flora and vegetation] In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR. Vyp. 1. [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR. Iss. 1]*. Publishers of Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 61–144 [In Russian]. (**Малеев В. П.** Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 61–144).

Mucina, L., Bultmann, H., Dierssen, K., Theurillat, J.P., Raus, T., Carni, A., Sumberova, K., Willner, W., Dengler, J., Garcia R., Chytry M., Hajek M., Di Pietro R., Yakushenko D., Pallas J., Daniels F., Bergmeier E., Guerra A., Ermakov N., Valachovic M., Schaminee J., Lysenko T., Didukh Y., Pignatti S., Rodwell J., Capelo J., Weber H., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S., Tichy L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19, 1: 3–264. Doi: 10.1111/avsc.12257

Mucina L., Grabherr G., Wallnofer S. (eds). 1993. *The plant communities of Austria. Vol. 3. Forest and shrub communities*. Gustav Fischer, Jena, 376 S. [in German].

Ostapenko B. F. 1972. *Tipy lesov Dagestanskoy ASSR [Types of forests of the Dagestan ASSR]*. Dagestanskoye knizhnoye izdatelstvo, Makhachkala, 152 pp. [In Russian]. (**Остапенко Б. Ф.** Типы лесов Дагестанской АССР. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во, 1972. 152 с.).

Plugatar Yu. V. 2015. *Lesa Kryma [Forests of the Crimea]*. GBU RK "NBS-NNTS", Yalta, 385 pp. [In Russian]. (**Плугатарь Ю. В.** Леса Крыма. Ялта: ГБУ РК «НБС-ННЦ», 2015. 385 с.).

Polyakova M. A., Ermakov N. B. 2008. Classification of pine forests on sandy deposits in the Minusinskaya intermountain basin (Southern Siberia). *Vegetation of Russia* 13: 82–105 [In Russian]. (**Полякова М. А., Ермаков Н. Б.** Классификация сосновых лесов боровых лент Минусинской межгорной котловины (Южная Сибирь) // Растительность России, 2008. № 13. С. 82–105).

Quezel P., Barbero M., Akman, Y. 1980. Contribution to the study of forest vegetation of Northern Anatolia. *Phytocoenologia* 8: 365–519 [In French]. DOI: 10.1127/phyto/8/1980/365

Tichy L. 2002. JUICE. Software for Vegetation Classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x

Ture C., Tokur S., Ketenoglu O. 2005. Contributions to the syntaxonomy and ecology of the forest and shrub vegetation in Bithynia, Northwestern Anatolia, Turkey. *Phyton* 45: 81–115.

Tolmachev A. I. 1974. *Vvedeniye v geografiyu rasteniy* [Introduction to plant geography]. LGU, Leningrad, 244 pp. [In Russian]. (**Толмачев А. И.** Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.).

Tumadzhyanov I. I. 1938. Lesa Gornoy Tushetii [Forests of Mountain Tusheti]. *Trudy Tbilisskogo botanicheskogo instituta* [Proceedings of the Tbilisi Botanical Institute] 5: 105–248 [In Russian]. (**Тумаджанов И. И.** Леса Горной Тushетии // Тр. Тбилисского ботанического ин-та, 1938. Т. 5. С. 105–248).

Tumadzhyanov I. I. 1980. Vostochnosredizemnomorskiye osnovnyye lesa [Eastern Mediterranean pine forests]. In: *Rastitelnost yevropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Eds. S. A. Gribova, T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko. Nauka, Leningrad, 138–142 [In Russian]. (**Тумаджанов И. И.** Восточносредиземноморские сосновые леса // Растительность европейской части СССР. Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. С. 138–142).

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science* 11, 5: 739–768. DOI: 10.2307/3236580

Westhoff V., Maarel E. van der. 1973. The Braun-Blanquet Approach. *Handbook of Vegetation Science* 5: 617–726.

Yurtsev B. A. 1998. *Izucheniye biologicheskogo raznoobraziya metodami sravnitelnoy floristiki* [The study of biological diversity by comparative floristry]. НИИХSpbGU Publ., St. Petersburg, 356 pp. [In Russian]. (**Юрцев Б. А.** Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб.: Изд-во НИИХ-СПбГУ, 1998. 356 с.).

Zupancic M. 2007. Syntaxonomic problems of the classes Vaccinio–Piceetea and Erico–Pinetea in Slovenia. *Fito-sociologia* 44(2): 3–13.