



УДК 581.9:[581.526.425+581.526.426.2](470)

Ценоотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны

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

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

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

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

*Автор для переписки

Ключевые слова: бореальный флороэлемент, Европейская Россия, история флоры и растительности, темнохвойная тайга, широколиственные леса.

Аннотация. Анализируются ценоотические позиции 11 бореальных видов сосудистых растений и мхов в широколиственно-лесной зоне в сравнении с различными подзонами зоны тайги. В основу работы положена выборка из 1417 геоботанических описаний, выполненных на территории Европейской России в 1996–2017 гг. Статистическая значимость различий в проективном покрытии видов оценена с помощью однофакторного дисперсионного анализа. У части видов покрытие непрерывно снижается к югу: таковы *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Hylocomium splendens* в зональном ряду сообществ. Покрытие некоторых видов, напротив, к югу возрастает, это *Luzula pilosa* в сосновых борах, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* в заболоченных ельниках. У *Oxalis acetosella* и *Equisetum sylvaticum* в зональном ряду сообществ наблюдается максимум покрытия в южной тайге и подтайге. Темнохвойно-таежная свита бореальных видов в зоне широколиственных лесов распадается на ряд флороэлементов. Это собственно вакциниевые виды в смысле Ю. Д. Клеопова (типа *Vaccinium myrtillus*), квазибореальные виды в смысле В. Б. Сочавы (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*) и гигромезофиты с древними ареалами (*Equisetum sylvaticum*). Особняком стоят виды европейско-древнесредиземноморского неморального (*Luzula pilosa*) и восточноазиатского бореально-монтанного (*Rubus saxatilis*) генезиса, ассоциированные с темнохвойно-таежными. Интразональные сообщества не всегда отличаются от зональных в отношении ценоотического поведения формирующих их видов. Для многих из последних преобладают черты сходства фитоценоотических позиций (примеры *Vaccinium vitis-idaea* и *Equisetum sylvaticum*). Более резкие отличия в ценоотическом поведении могут быть свойственны видам, произрастающим в экстразональных сообществах. Отсутствие статистически значимых различий в ценоотических позициях *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* в разных зональных выделах может иметь под собой как флорогенетические объяснения, так и чисто методические, связанные с малым обилием этих видов при высоком постоянстве. На климатически обусловленных рубежах обычно наблюдается дезинтеграция свит растительности и индивидуализация ценоотического поведения слагающих их видов.

Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities

I. B. Kuchеров¹, A. A. Zverev^{2,3}

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

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

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

Keywords: boreal floristic element, broadleaved forests, dark-coniferous forests, European Russia, history of flora and vegetation.

Summary. Phytocoenotic behaviour of 11 species of boreal vascular plants and mosses is analyzed within the broadleaved-forest zone in comparison with that in different subzones of the boreal-forest zone, based upon the set of 1417 relevés made in European Russia in 1996–2017. The significance of differences in species cover is estimated by means of the one-way ANOVA. The cover of species like *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, and *Hylocomium splendens* in broadleaved / spruce forests of zonal types is constantly decreasing southwards. On the contrary, the cover of *Luzula pilosa* in Scots pine forests and *Pleurozium schreberi* and *Dicranum polysetum* in paludified Norway spruce forests is subject to southward increase. Finally, *Oxalis acetosella* and *Equisetum sylvaticum* demonstrate maxima of their cover in forests of zonal types in the southern-boreal and hemiboreal subzones. The dark-coniferous boreal forest “cortege” of species is breaking down into several different floristic elements in the broadleaved-forest zone. These are: “vaccinietal” species p. p. sensu Yu. D. Kleopov (like *Vaccinium myrtillus*), “quasi-boreal” species sensu V. B. Sochava (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*), hygromesophytes with aged areas (*Equisetum sylvaticum*), associated species with European-Ancient-Mediterranean nemoral (*Luzula pilosa*) or East-Asian boreal-montane (*Rubus saxatilis*) origins. Phytocoenotical behaviour of species is not always different in the intrazonal and the zonal community types but is rather similar in many cases like those of *Vaccinium vitis-idaea* and *Equisetum sylvaticum*. The more distinct differences in species positions are found in the extrazonal communities. The statistically proved differences are lacking in phytocoenotical behaviour of *Maianthemum bifolium* and *Trientalis europaea* in different zones and subzones due to either florogenetical, or purely methodical reasons, the latter connected with low abundance but high constancy of these species. Disintegration of vegetation “corteges” and individualization of coenotic patterns of species previously growing together are usually observed at the climatically determined (zonal / subzonal or altitudinal) distribution limits.

Введение

Эта статья посвящена проблеме географической изменчивости фитоценотических позиций видов, изучение которой было начато первым из авторов при дружеской поддержке проф. Б. А. Юрцева (Kucherov, 2003) и вынужденно прервано после его смерти. Зональная, секторальная и региональная изменчивость ценотических позиций в предельном случае может выражаться в изменениях ценотической приуроченности видов растений – появлении новых экоценотических ниш и/или исчезновении старых (Matveyeva, 1998; Hájková et al., 2008). Подобные закономерности хорошо прослеживаются, в частности, на примере *Molinia caerulea* (L.) Moench (Kucherov, 2017). Более обычны, однако, характерные изменения постоянства и проективного покрытия видов в рамках одной и той же ценотической ниши, но на разных территориях (Sukachev, 1928; Barkman, 1989; Parfenov, 1998; Diekmann, Lawesson, 1999). В немногочисленных обобщающих работах, напрямую затрагивающих проблемы изменчивости ценотических позиций растений (Seledets, Probatova, 2012; Zhitlukhina, 2013), есть примеры и тех, и других явлений. Особенно демонстративны изменения ценотических позиций видов на зональных границах их ареалов и ценоареалов. В данной статье рассматриваются именно такие случаи – изменчивость

ценотических позиций бореальных видов растений вблизи от южных границ ареалов, в лесных сообществах широколиственно-лесной зоны, в сравнении с их позициями в таежных лесах Европейской России.

Использованные данные и методы

Виды растений отнесены к бореальному элементу флоры, исходя из зонального и высотнопоясного простирания (Hultén, Fries, 1986) ценоареалов – той части их ареалов, где данные виды занимают наиболее активные ценотические позиции (Tolmachev, 1974). Для анализа этих позиций избрано 8 бореальных видов сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса и 3 без труда опознаваемых бореально-полизональных (Kucherov, 2016, 2019) вида мхов, доминантов эпигейной бриосинузии. Это *Equisetum sylvaticum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Rubus saxatilis* L., *Oxalis acetosella* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Trientalis europaea* L., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. и *Dicranum polysetum* Sw. Все эти виды, за вычетом *Rubus saxatilis* и *Luzula pilosa*, входят в «ядро» темнохвойно-таежного флороценотического комплекса в понимании его А. И. Толмачевым (Tolmachev, 1954). Последние два вида, однако, тесно ассоциированы с предста-

вителями темнохвойно-таежной ценофлоры и с высокой степенью постоянства встречаются в ельниках Карелии, Архангельской, Вологодской, Ленинградской и Новгородской областей. Одновременно все названные виды постоянны в тех или иных сообществах северной полосы широколиственно-лесной зоны Восточной Европы. О ценогенетической неоднородности этих видов будет сказано ниже. Более широко распространенные бореонеморальные виды типа *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs или *Milium effusum* L., обычные и обильные как в таежной, так и в широколиственно-лесной зоне, нами пока не рассматриваются.

В основу анализа положены геоботанические описания, выполненные И. Б. Кучеровым в 2015–2016 гг. в пределах северной полосы широколиственно-лесной зоны Европейской России, в том числе 145 описаний из заповедника «Калужские засеки» (Калужская обл.) и 171 описание из Мордовского заповедника (Республика Мордовия). Также учтены описания экстразональных широколиственных лесов – 12 на звонцах в подзоне хвойно-широколиственных лесов (подтайга) на юго-востоке Псковской обл. (2000 г.) и два на выщелоченных известняках в южной тайге Ленинградской обл. (заказник «Лисинский»; 2017 г.). Эти описания сопоставлены с таковыми таежных лесов Европейской России. Большая часть таежно-лесных описаний (670) сделана И. Б. Кучеровым в 1996–2017 гг. Учтены следующие районы работ: юго-восток Псковской и восток Смоленской областей (подтайга); заказник «Лисинский»; заповедник «Кивач» (средняя тайга, Республика Карелия); бассейн р. Устья близ п. Богдановский (средняя тайга, Архангельская обл.); правобережье среднего течения р. Пинеги (северная тайга, Архангельская обл.; см. рисунок). Описания выполнялись в пределах однородных участков лесной растительности на площади не менее 400 м² в процентной шкале проективных покрытий по ярусам. Описания визуально нарушенных, молодых и средневозрастных лесов отбракованы. Подробное изложение методики приведено в монографии первого из авторов статьи (Kucherov, 2019). 226 описаний из Пинежского заповедника предоставлены автором С. Ю. Поповым (Braslavskaya et al., 2017), еще 56 из заповедника «Кивач» – Я. Паалем из его рукописного отчета (Paal, 1978), 75 описаний отсюда же – С. А. Кутенковым. Из депонированной рукописи Е. С. Шапошниковой и др. (Shaposhnikov et al., 1988) взято 60 описаний из Централь-

но-Лесного заповедника (граница южной тайги и подтайги в Тверской обл.). Всего использовано 1417 описаний, хранящихся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Zverev, 2007).

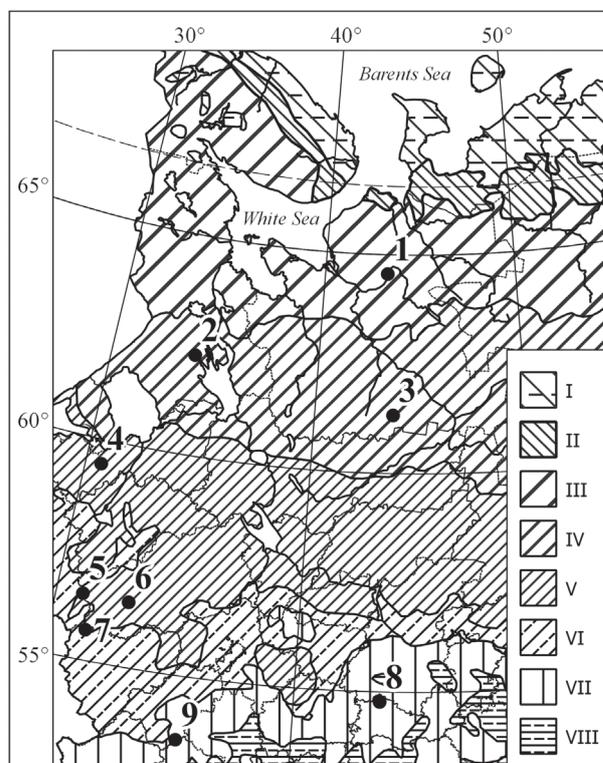


Рис. Местоположение обследованных территорий. Заповедники: 1 – Пинежский; 2 – «Кивач»; 6 – Центрально-Лесной; 8 – Мордовский; 9 – «Калужские засеки». 3 – среднее течение р. Устья близ п. Богдановский, Архангельская обл.; 4 – заказник «Лисинский», Ленинградская обл.; 5 – окрестности бывшей д. Хачево, юго-восток Псковской обл.; 7 – район впадения р. Межи в р. Западную Двину, восток Смоленской обл. Зоны и подзоны: I – тундра; II – лесотундра и подгольцовые редколесья; III–V – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная; VI – подтайга; VII – широколиственные леса; VIII – лесостепь. Картооснова (Isachenko, Lavrenko, 1980) генерализована путем объединения зональных выделов и их высотно-поясных аналогов.

При группировании описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций применены принципы доминантно-детерминантной классификации растительности, восходящие к работам В. Н. Сукачева (Sukachev, 1928) с последующими уточнениями (Kurnayev, 1968; Rysin, Savelyeva, 2002; Blagoveshchenskiy, 2005; Kucherov, 2019). При этом выделены следующие укрупненные типы лесных сообществ:

I. Широколиственные леса (дубравы из *Quercus robur* L., липняки из *Tilia cordata* Mill.): I.1 –

волосистоосоковые (с господством *Carex pilosa* Scop. в травяном ярусе) на легких почвах, I.2 – снытевые с *Aegopodium podagraria* L. (включая пролесниковые с согосподством *Mercurialis perennis* L.) на тяжелых почвах. Пойменные будрово-крапивные дубравы Мордовского заповедника с доминированием *Urtica dioica* L. и *Glechoma hederacea* L. исключены из анализа: бореальные виды не входят в состав их ценофлоры в силу экологической специфики местообитаний.

II. Ельники (из *Picea abies* (L.) Karst. s. 1.): II.1 – черничные (включая воронично-черничные с согосподством *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum nigrum* L. s. 1.), II.2 – кисличные (с *Oxalis acetosella*) и иные травяно-зеленомошные (вейниковые с *Calamagrostis arundinacea* (Web.) Roth, орляковые с *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken, в Двино-Печорском регионе – костянично-брусничные с согосподством *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus saxatilis* на карсте), II.3 – широколиственные (неморально-травяные; в средней тайге экстразональные), II.4 – высоколиственные (аконитовые с *Aconitum septentrionale* Koelle, гераневые с *Geranium sylvaticum* L. s. 1., таволговые с *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. s. 1. без сфагнового ковра), II.5 – болотно-травяные (мезоэвтрофные таволгово-осоковые (с *Carex cespitosa* L.) и таволгово-хвощовые (с *Equisetum sylvaticum*) сфагновые со *Sphagnum warnstorffii*

Russ.), II.6 – мезотрофные хвощовые и черничные сфагновые со *S. girgensohnii* Russ.

III. Сосняки (из *Pinus sylvestris* L.): III.1 – брусничные (лишайниково-зеленомошные и зеленомошные с *Pleurozium schreberi* и кустистыми *Cladonia* spp.), III.2 – травяно-зеленомошные (кисличные, ландышевые с *Convallaria majalis* L., вейниковые, орляковые, костянично-брусничные). Сосняки черничные исключены из-за сходства их ценофлоры с таковой аналогичных ельников, олиготрофные кустарничковые сфагновые (со *Sphagnum angustifolium* (C. Jens. ex Russ.) C. Jens.) – опять-таки вследствие экологической специфики.

IV. Березняки: IV.1 – кисличные и иные травяно-зеленомошные из *Betula pendula* Roth, IV.2 – широко- и высокотравные из *B. pendula* либо замещающей ее *B. pubescens* Ehrh. s. 1. Заболоченные березняки из *B. pubescens* не рассматриваются из-за малого числа описаний.

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

VI. Черноольшаники (из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; в целом).

Данные о постоянстве (%) и проективном покрытии (%) модельных бореальных видов по типам сообществ представлены в таблицах (табл. 1, 2).

Таблица 1

Постоянство и проективное покрытие бореальных видов растений в лесных сообществах широколиственно-лесной зоны, подтайги и южной тайги Европейской России

| Виды | Типы сообществ | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|-----------------|-----------------|----------------|-------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----|-----------------|-----------------|
| | I.1 | I.2 | II.1 | II.2 | II.3 | II.6 | III.1 | III.2 | IV.1 | IV.2 | V.1 | V.2 | VI |
| Заповедник «Калужские засеки» (53°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | - | 13 ⁺ | - | - | 50 ⁺ | 11 ⁺ | - | 20 ⁺ | - | 20 ⁺ | - | - | 47 ¹ |
| <i>Luzula pilosa</i> | 23 ⁺ | - | - | 63 ⁺ | 75 ⁺ | 44 ⁺ | 100 ² | 80 ¹ | 1 ⁺ | 20 ⁺ | - | - | 7 ⁺ |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | 47 ⁺ | 5 ⁺ | - | 88 ¹ | 75 ¹ | 33 ⁺ | 77 ¹ | 75 ¹ | 1 ⁺ | - | - | 14 ⁺ | - |
| <i>Rubus saxatilis</i> | 70 ¹ | 3 ⁺ | - | 38 ⁺ | 88 ³ | - | - | 55 ² | - | 80 ¹ | - | 14 ⁺ | 7 ⁺ |
| <i>Oxalis acetosella</i> | - | 3 ⁺ | - | 38 ¹ | 38 ³ | 33 ⁺ | 31 ¹ | 70 ⁶ | - | 20 ² | - | 14 ⁺ | 13 ¹ |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | - | - | - | 75 ⁸ | 12 ⁺ | 78 ¹⁹ | 62 ³ | 45 ⁴ | 2 ³⁸ | - | - | - | - |
| <i>V. vitis-idaea</i> | - | - | - | 63 ³ | - | 66 ¹ | 46 ² | 20 ⁺ | 1 ¹ | - | - | - | - |
| <i>Trientalis europaea</i> | - | 3 ⁺ | - | 75 ¹ | 38 ⁺ | 67 ⁺ | 62 ¹ | 55 ⁺ | 1 ⁺ | 20 ⁺ | - | - | - |
| <i>Dicranum polysetum</i> | - | - | - | 100 ¹⁴ | 13 ⁺ | 78 ⁸ | 100 ²⁰ | 30 ³ | 2 ⁸ | - | - | - | - |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | - | - | - | 100 ⁴⁴ | 38 ¹ | 100 ²⁰ | 100 ⁴¹ | 55 ⁷ | 2 ¹⁰ | - | - | - | - |
| <i>Hylocomium splendens</i> | - | - | - | 75 ³ | - | 44 ⁵ | 31 ¹ | 15 ² | 1 ³ | - | - | - | - |
| <i>n</i> | 17 | 40 | - | 8 | 8 | 9 | 13 | 20 | 2 | 5 | - | 7 | 15 |
| Мордовский заповедник (54°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | 5 ⁺ | 7 ⁺ | - | - | 1 ⁺ | - | - | 2 ⁺ | - | 8 ² | - | 10 ⁺ | 26 ² |
| <i>Luzula pilosa</i> | 29 ⁺ | - | 3 ⁴ | 2 | 3 ¹ | 3 ⁺ | 63 ⁺ | 91 ² | 80 ² | 15 ⁺ | 1 | - | 9 ⁺ |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | 38 ⁺ | 3 ⁺ | 3 ⁶ | + | 3 ² | 3 ¹ | 13 ⁺ | 53 ¹ | 20 ¹ | 15 ⁺ | 5 | 20 ⁺ | 22 ⁺ |
| <i>Rubus saxatilis</i> | 38 ¹ | 10 ⁺ | 3 ¹ | 2 | 3 ⁷ | - | - | 59 ⁵ | 40 ¹ | 30 ⁺ | 4 | 60 ⁺ | 4 ⁺ |

Таблица 1 (окончание)

| Виды | Типы сообществ | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------|-----------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------|-------------------------|-----------------------|-----------------|
| | I.1 | I.2 | II.1 | II.2 | II.3 | II.6 | III.1 | III.2 | IV.1 | IV.2 | V.1 | V.2 | VI |
| <i>Oxalis acetosella</i> | 10 ⁺ | - | 1 ² | - | 1 ¹ | - | 13 ⁺ | 22 ³ | 20 ¹ | 15 ³ | 0.5 | 10 ¹ | 17 ² |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 5 ⁺ | - | 3²⁵ | 40 | 3 ⁷ | 3³⁰ | 75 ⁴ | 84 ⁵ | 20 ¹ | - | 30 | - | |
| <i>V. vitis-idaea</i> | - | - | 2 ¹ | 1 | 2 ¹ | 3 ² | 100¹⁵ | 55 ² | 20 ² | - | 4 | - | |
| <i>Trientalis europaea</i> | 5 ⁺ | - | 3 ³ | 2 | 3 ¹ | 3 ¹ | 50 ¹ | 90 ² | 60 ¹ | 8 ⁺ | 0.5 | 10 ⁺ | 17 ⁺ |
| <i>Dicranum polysetum</i> | - | - | 3 ⁵ | 5 | 2 ¹ | 2 ⁴ | 100²³ | 84 ⁷ | 60 ² | - | - | - | - |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | - | - | 3²⁷ | 20 | 1 ³ | 3¹⁷ | 100⁴⁹ | 86¹⁸ | 80 ⁴ | - | - | - | - |
| <i>Hylocomium splendens</i> | - | - | 1 ¹ | - | - | 1 ⁷ | - | 12 ⁺ | - | - | - | - | - |
| <i>n</i> | 21 | 30 | 3 | 1 | 4 | 3 | 8 | 49 | 5 | 13 | 1 | 10 | 23 |
| Юго-восток Псковской (56°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | - | 17 ⁺ | - | 74 ¹ | 93 ³ | - | - | - | 2 ² | 1 ³ | - | 33 ⁺ | - |
| <i>Luzula pilosa</i> | - | 17 ⁺ | - | 95 ⁴ | 48 ¹ | 1 | 40 ² | 2 ¹ | - | - | - | 33 ⁺ | - |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | - | 8 ⁺ | - | 89 ⁶ | 90 ³ | 0.5 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Rubus saxatilis</i> | - | 17 ⁺ | - | 68 ² | 86 ² | - | - | - | - | 1 ⁺ | - | 42 ¹ | - |
| <i>Oxalis acetosella</i> | - | 8 ⁺ | - | 100¹⁹ | 100⁹ | 7 | 20 ⁺ | 2 ³ | - | - | - | 25 ¹ | - |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | - | - | - | 100⁸ | 40 ¹ | 15 | 100 ⁵ | 2 ² | - | - | - | 8 ⁺ | 17 ⁺ |
| <i>V. vitis-idaea</i> | - | - | - | 16 ⁺ | 14 ⁺ | 1 | 100⁹ | 3¹⁰ | - | - | - | - | - |
| <i>Trientalis europaea</i> | - | - | - | 89 ⁺ | 64 ⁺ | 3 | - | 1 ¹ | - | - | - | - | - |
| <i>Dicranum polysetum</i> | - | - | - | - | 7 ⁺ | 1 | 100¹⁴ | 2¹⁷ | - | - | - | - | - |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | - | - | - | 79¹⁰ | 55 ¹ | 5 | 100⁷³ | 3⁶¹ | - | - | - | - | - |
| <i>Hylocomium splendens</i> | - | - | - | 63 ⁵ | 45 ¹ | - | 40 ⁺ | 2 ¹ | - | - | - | - | - |
| <i>n</i> | - | 12 | - | 19 | 42 | 1 | 5 | 3 | 3 | 2 | - | 12 | 6 |
| Заказник «Лисинский» (59°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | - | 2 ¹ | 57 ⁺ | 83 ² | 1 ⁺ | 90¹³ | - | 78 ¹ | 75 ² | 100 ⁴ | 85 ¹ | 3 ³ | 2 ² |
| <i>Luzula pilosa</i> | - | - | 86 ¹ | 100 ¹ | 1 ⁺ | 90 ⁺ | - | 100 ¹ | 75 ⁺ | 57 ⁺ | 90 ⁺ | 3 ⁺ | - |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | - | 2 ⁺ | 86 ¹ | 100 ² | 1 ⁺ | 90 ² | - | 100 ² | 88 ¹ | 57 ⁺ | 95 ¹ | 2 ⁺ | - |
| <i>Rubus saxatilis</i> | - | 2 ² | 86 ² | 96 ⁵ | 2 ² | 73 ¹ | - | 89 ² | 100 ⁶ | 57 ³ | 95 ⁵ | 3 ⁴ | - |
| <i>Oxalis acetosella</i> | - | 2 ¹ | 100 ⁷ | 100²⁶ | 2²⁰ | 87 ⁶ | - | 100²³ | 100¹⁸ | 85 ⁶ | 100¹⁵ | 3¹⁹ | 1 ² |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | - | - | 100²⁷ | 80 ⁴ | 1 ⁺ | 93¹² | - | 100⁸ | 75 ² | 14 ⁺ | 75⁹ | - | - |
| <i>V. vitis-idaea</i> | - | - | 100 ⁴ | 85 ³ | - | 100 ⁶ | - | 100 ² | 75 ¹ | 14 ⁺ | 90 ² | 1 ⁺ | - |
| <i>Trientalis europaea</i> | - | - | 100 ² | 100 ² | 1 ⁺ | 97 ¹ | - | 100 ² | 88 ¹ | 71 ¹ | 100 ¹ | 2 ⁺ | 1 ¹ |
| <i>Dicranum polysetum</i> | - | - | 86 ² | 67 ¹ | - | 80 ¹ | - | 89 ² | 38 ⁺ | 14 ⁺ | 35 ⁺ | - | - |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | - | - | 100¹⁸ | 87 ⁵ | - | 90⁸ | - | 100²⁰ | 75 ¹ | 29 ⁺ | 40 ⁺ | - | - |
| <i>Hylocomium splendens</i> | - | 1 ⁺ | 100³⁶ | 91²⁵ | - | 93¹⁰ | - | 89²⁴ | 63 ² | 29 ¹ | 60 ¹ | - | - |
| <i>n</i> | - | 4 | 7 | 46 | 2 | 30 | - | 9 | 8 | 7 | 20 | 3 | 2 |

Примеч.: типы сообществ: I – дубравы и липняки: I.1 – волосистоосоковые, I.2 – снытевые; II – ельники: II.1 – черничные, II.2 – кисличные и травяно-зеленомошные (ландышевые, вейниковые и орляковые), II.3 – неморально-травяные, II.6 – хвощовые и черничные сфагновые; III – сосняки: III.1 – брусничные, III.2 – травяно-зеленомошные; IV – березняки: IV.1 – кисличные и травяно-зеленомошные, IV.2 – неморально-травяные; V – осинники: V.1 – кисличные и травяно-зеленомошные, V.2 – неморально-травяные; VI – черноольшаники. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (%). Для типов сообществ с числом описаний менее 5 постоянство выражено как абсолютное число регистраций. В случае единственного описания приводится только покрытие. Покрытия менее 0,5 % отмечены знаком «+». Постоянство и покрытие доминантов и субдоминантов выделено полужирным шрифтом. Прочерк «-» означает отсутствие данного вида либо типа сообществ; n – число описаний.

Для выборочной проверки статистической значимости наблюдаемых изменений, а также для оценки силы влияния зональности на изменения ценологических позиций видов проведен однофакторный дисперсионный анализ их проективных покрытий с неравным числом повтор-

ностей (Scheffé, 1959; Lakin, 1990). Для этой цели избраны четыре группы типов сообществ:

1. Зональный ряд плакорных сообществ: широколиственные леса волосистоосоковые и снытевые (порознь для увеличения числа повторностей) – ельники кисличные и неморально-тра-

вяные (также порознь) – ельники черничные и воронично-черничные.

2. Как типичный пример таежных сообществ, экстразональных в широколиственно-лесной зоне, – ельники хвощовые и черничные сфагновые. В северной полосе этой зоны они развиты лишь по окраинам болот и вокруг выходов хо-

лодных ключей, а в южной ее полосе вообще отсутствуют.

3. Как столь же характерный пример интразональных сообществ – сосновые боры на песках (опять же брусничные и травяно-зеленомошные отдельно, в качестве разных выборок).

Таблица 2

Постоянство и проективное покрытие бореальных видов растений в лесных сообществах средней и северной тайги Европейской России

| Виды | Типы сообществ | | | | | | | | | | | | |
|--|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------|
| | II.1 | II.2 | II.3 | II.4 | II.5 | II.6 | III.1 | III.2 | IV.1 | IV.2 | V.1 | V.2 | VI |
| Заповедник «Кивач» (62°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | 16 ⁺ | 36 ³ | - | 92 ⁶ | 68 ⁶ | 89 ²⁷ | - | 11 ⁺ | 50 ² | - | 88 ⁸ | 53 ⁵ | 66 ³ |
| <i>Luzula pilosa</i> | 78 ¹ | 92 ¹ | - | 19 ⁺ | 50 ⁺ | 54 ⁺ | - | 83 ⁺ | 75 ⁴ | + | 65 ¹ | 40 ⁺ | - |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | 98 ⁷ | 100 ¹⁰ | - | 92 ⁵ | 90 ¹ | 89 ² | - | 84 ⁵ | 100 ⁹ | 3 | 82 ³ | 80 ⁶ | 97 ⁺ |
| <i>Rubus saxatilis</i> | 76 ² | 94 ⁸ | - | 81 ³ | 95 ³ | 39 ⁺ | - | 89 ⁶ | 100 ¹⁰ | + | 88 ⁸ | 73 ³ | 94 ¹ |
| <i>Oxalis acetosella</i> | 44 ² | 86 ¹⁶ | - | 100 ⁸ | 90 ³ | 46 ⁺ | - | 24 ⁺ | 38 ³ | 3 | 65 ⁸ | 100 ¹⁵ | 84 ⁺ |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 98 ²¹ | 81 ¹² | - | 54 ³ | 92 ⁴ | 96 ⁹ | 93 ¹⁰ | 97 ²⁶ | 88 ⁵ | - | 53 ³ | 40 ⁺ | 63 ⁺ |
| <i>V. vitis-idaea</i> | 100 ⁷ | 83 ⁵ | - | 73 ³ | 100 ⁷ | 96 ⁸ | 100 ²⁸ | 100 ⁸ | 100 ⁵ | 1 | 94 ⁵ | 67 ¹ | 75 ¹ |
| <i>Trientalis europaea</i> | 82 ¹ | 97 ³ | - | 96 ¹ | 98 ² | 89 ² | - | 95 ¹ | 100 ⁵ | 1 | 88 ³ | 80 ¹ | 100 ⁺ |
| <i>Dicranum polysetum</i> | 76 ³ | 47 ¹ | - | 19 ⁺ | 8 ⁺ | 18 ⁺ | 93 ⁷ | 51 ⁴ | 38 ¹ | 1 | 6 ⁺ | - | 3 ⁺ |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | 96 ²³ | 89 ¹⁰ | - | 69 ⁵ | 90 ⁷ | 71 ⁴ | 100 ⁵⁶ | 83 ¹⁷ | 50 ⁴ | 5 | 41 ¹ | 7 ⁺ | 84 ² |
| <i>Hylocomium splendens</i> | 98 ³¹ | 89 ¹⁵ | - | 62 ² | 95 ⁵ | 75 ⁹ | 60 ¹ | 81 ¹⁹ | 63 ⁹ | 5 | 47 ² | 13 ⁺ | 59 ¹ |
| <i>n</i> | 45 | 36 | - | 26 | 40 | 28 | 30 | 37 | 8 | 1 | 17 | 15 | 32 |
| Среднее течение р. Устьи (61°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | 49 ⁺ | 50 ³ | 57 ⁺ | 56 ³ | 75 ⁸ | 90 ⁶ | - | 14 ⁺ | 71 ⁺ | 67 ⁶ | - | 0.5 | - |
| <i>Luzula pilosa</i> | 98 ¹ | 94 ⁺ | 100 ⁺ | 76 ⁺ | 100 ⁺ | 85 ¹ | 36 ⁺ | 100 ¹ | 100 ⁺ | 67 ⁺ | + | - | - |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | 78 ⁵ | 94 ³ | 86 ³ | 98 ³ | 100 ³ | 83 ⁴ | - | 71 ² | 100 ⁵ | 83 ³ | 5 | - | - |
| <i>Rubus saxatilis</i> | 68 ³ | 72 ⁴ | 100 ⁵ | 80 ⁴ | 63 ³ | 15 ⁺ | - | 71 ² | 100 ⁸ | 83 ⁵ | 3 | + | - |
| <i>Oxalis acetosella</i> | 73 ⁶ | 94 ²⁹ | 100 ³⁰ | 98 ¹³ | 100 ⁷ | 83 ⁵ | - | 57 ¹¹ | 86 ¹² | 83 ⁶ | 3 | - | - |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 100 ³² | 72 ⁶ | 100 ⁷ | 49 ¹ | 50 ⁺ | 98 ²³ | 100 ¹⁴ | 100 ¹³ | 100 ¹⁴ | 17 ³ | 30 | - | - |
| <i>V. vitis-idaea</i> | 100 ¹⁰ | 67 ⁵ | 86 ² | 68 ¹ | 100 ⁵ | 98 ⁷ | 100 ³³ | 93 ¹⁹ | 100 ⁹ | 67 ¹ | 5 | - | - |
| <i>Trientalis europaea</i> | 88 ¹ | 94 ¹ | 100 ¹ | 80 ⁺ | 100 ¹ | 88 ¹ | - | 64 ⁺ | 86 ¹ | 33 ⁺ | 0.5 | - | - |
| <i>Dicranum polysetum</i> | 71 ⁴ | 11 ⁺ | 28 ⁺ | 12 ⁺ | 12 ⁺ | 48 ² | 100 ⁶ | 71 ⁷ | 14 ⁺ | - | - | - | - |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | 95 ²⁰ | 72 ⁶ | 43 ¹ | 56 ² | 50 ³ | 96 ¹² | 100 ⁷³ | 93 ²⁹ | 71 ¹ | 33 ¹ | 5 | - | - |
| <i>Hylocomium splendens</i> | 93 ³¹ | 39 ³ | 86 ⁷ | 51 ² | 75 ³ | 92 ¹¹ | 79 ² | 79 ¹⁰ | 57 ¹ | - | 10 | - | - |
| <i>n</i> | 41 | 18 | 7 | 41 | 8 | 52 | 14 | 14 | 7 | 6 | 1 | 1 | - |
| Пинежский заповедник и его окрестности (64°) | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Equisetum sylvaticum</i> | 48 ¹ | 49 ¹ | - | 49 ⁶ | 92 ²³ | 93 ¹⁸ | 30 ⁺ | 14 ⁺ | 57 ² | 38 ⁵ | 31 ⁺ | - | - |
| <i>Luzula pilosa</i> | 60 ⁺ | 51 ⁺ | - | 29 ⁺ | 38 ⁺ | 10 ⁺ | 23 ⁺ | 29 ⁺ | 13 ⁺ | 25 ⁺ | 50 ⁺ | - | - |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | 16 ⁺ | 80 ⁴ | - | 69 ² | 69 ³ | 15 ⁺ | - | 100 ³ | 74 ⁴ | 44 ¹ | 100 ⁸ | - | - |
| <i>Rubus saxatilis</i> | 2 ⁺ | 54 ³ | - | 88 ⁷ | 38 ¹ | - | - | 100 ¹³ | 65 ⁶ | 69 ⁷ | 69 ² | - | - |
| <i>Oxalis acetosella</i> | 5 ⁺ | 56 ³ | - | 88 ⁹ | 62 ¹ | 2 ⁺ | - | 14 ⁺ | 70 ⁵ | 81 ¹¹ | 38 ⁺ | - | - |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 100 ⁴⁵ | 91 ³¹ | - | 38 ¹ | 69 ⁴ | 95 ²⁶ | 77 ⁵ | 86 ¹⁵ | 83 ¹⁸ | 38 ² | 100 ⁵¹ | - | - |
| <i>V. vitis-idaea</i> | 96 ¹⁴ | 96 ¹³ | - | 81 ⁵ | 100 ⁶ | 97 ⁷ | 100 ²¹ | 100 ²⁶ | 100 ⁶ | 63 ² | 94 ³ | - | - |
| <i>Trientalis europaea</i> | 26 ⁺ | 77 ¹ | - | 66 ⁺ | 69 ⁺ | 28 ⁺ | 8 ⁺ | 57 ¹ | 57 ² | 63 ¹ | 88 ¹ | - | - |
| <i>Dicranum polysetum</i> | 77 ⁴ | 46 ² | - | 9 ⁺ | 15 ⁺ | 40 ² | 69 ⁶ | 85 ⁵ | 52 ² | - | 19 ¹ | - | - |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | 98 ³⁰ | 77 ¹¹ | - | 39 ³ | 38 ² | 85 ⁸ | 92 ³² | 85 ¹⁴ | 83 ⁸ | 25 ¹ | 44 ² | - | - |
| <i>Hylocomium splendens</i> | 98 ⁴¹ | 98 ⁴² | - | 79 ¹⁶ | 92 ⁸ | 78 ¹¹ | 54 ¹³ | 100 ⁵² | 91 ³¹ | 44 ⁵ | 100 ¹⁵ | - | - |
| <i>n</i> | 61 | 57 | - | 80 | 13 | 40 | 13 | 7 | 23 | 16 | 16 | - | - |

Примеч.: типы сообществ: II – ельники: II.4 – аконитовые, гераневые и таволговые, II.5 – болотно-травяные. Прочие обозначения как в табл. 1.

Таблица 3 (окончание)

| Виды | Параметры | | | | | | | | | | | | |
|--|-----------|---|------|----------|-------|-------|-------|------|-------|--------|------------------|------------------|------------------|
| | Z | N | M | σ | df(a) | df(e) | A | E | F | h^2 | FF ₁₂ | FF ₁₃ | FF ₂₃ |
| <i>V. vitis-idaea</i> | 1 | 4 | 4,6 | 6,0 | | | | | | | | | |
| | 2 | 3 | 7,0 | 3,5 | 2 | 10 | 457,6 | 49,3 | 9,3** | 66,6** | 0,4 | 3,9** | 3,1* |
| | 3 | 6 | 22,4 | 8,5 | | | | | | | | | |
| Вторичные березняки кисличные и травяно-зеленомошные | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | 1 | 2 | 1,3 | 1,1 | | | | | | | | | |
| | 2 | 2 | 0,5 | 0,7 | 2 | 4 | 30,5 | 2,7 | 11,4* | 81,9* | 0,4 | 3,7 | 4,2* |
| | 3 | 3 | 6,8 | 2,1 | | | | | | | | | |

Примеч.: параметры: Z – группы зон и подзон: 1 – широколиственные леса, 2 – подтайга и южная тайга, 3 – средняя и северная тайга; N – число учтенных выборок описаний по типам сообществ и географическим пунктам, M – среднее арифметическое проективное покрытие (%), σ – среднее квадратическое отклонение покрытия для соответствующей группы. df(a) – число степеней свободы для факториальной дисперсии A, df(e) – для остаточной дисперсии E. F – расчетный критерий Фишера для A и E; h^2 – сила влияния фактора; FF – расчетные значения критерия Фишера при сопоставлении групповых средних. Значения, подтвержденные на уровнях значимости $\alpha = 0,05$ и $\alpha = 0,01$, помечены соответственно одной (*) либо двумя (**) звездочками.

Результаты и их обсуждение

1. Фитоценотические позиции бореальных видов в зоне широколиственных лесов: данные полевых наблюдений

В дубравах и липняках волосистоосокового типа из модельных бореальных видов сравнительно постоянны лишь *Rubus saxatilis* (в «Калужских засеках» часто, в Мордовском заповеднике изредка; в примеси в травяном ковре) и *Maianthemum bifolium* (всюду спорадически, в малом обилии, обычно на приствольных повышениях). Намного более редка *Luzula pilosa*. В дубравах и липняках снытевых и пролесниковых упомянутые виды скорее случайны; видимо, здесь они не выдерживают конкуренции со стороны широколиственной травы. Это относится и к экстразональным лесам с господством ясеня *Fraxinus excelsior* L. на звонцах юго-востока Псковской обл., также относящимся к снытевому (в широком смысле) типу. Таежные мхи в составе эпигейной бриосинузии в широколиственных лесах отсутствуют полностью (табл. 1), поскольку им как ацидофитам не благоприятствует близкая к нейтральной кислотность листовного опада (Nitsenko, 1969; Ellenberg et al., 1992).

В то же время в редко встречающихся ельниках кисличных, а также черничных сфагновых, сфагново-зеленомошных и (в Мордовском заповеднике) зеленомошных ценоценотические позиции видов на первый взгляд напоминают таковые в тайге. Более внимательное изучение, однако, выявляет ряд отличий. Так, в ельниках черничных сфагново-зеленомошных и сфагновых как

постоянство, так и покрытие *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella* и *Equisetum sylvaticum* снижены сравнительно с аналогичными сообществами подтайги и южной тайги. В то же время для *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* подобные различия не выражены. *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* в заболоченных ельниках даже достигают большего обилия, нежели в аналогичных лесах таежной зоны, видимо, за счет «снятия» конкуренции с менее обильными здесь видами *Sphagnum*. В ельниках неморально-травяных и сложных бореальные виды занимают промежуточные позиции между таковыми в кисличниках и в широколиственных лесах (табл. 1).

В сосняках широколиственно-лесной зоны сравнительно с таежными борами ослабевает роль *Hylocomium splendens*. Одновременно в них несколько возрастает покрытие *Dicranum polysetum*, что может отражать их большую нарушенность и/или частоту и интенсивность низовых пожаров (Kucherov, 2019). Покрытие *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Maianthemum bifolium* сопоставимо с таковым в южной, но существенно меньше, чем в средней и северной тайге (табл. 1, 2). У *Trientalis europaea* и *Luzula pilosa* покрытие, напротив, несколько возрастает в южных борах. В случае *L. pilosa* это, возможно, связано с повышенным (сравнительно с другими лесными растениями) светолюбием вида и обусловлено как более высоким стоянием солнца на этих широтах, так и снижением обилия создающего густую тень подроста ели в более южных борах.

Как *L. pilosa* и *Trientalis europaea*, так и *Maianthemum bifolium* и *Pleurozium schreberi* с различной степенью частоты встречаются и во вторичных березняках и осинниках травяно-зеленомошных, сукцессионно предшествующих волосистоосоковым липнякам и дубравам (табл. 1). При этом в терминальных сообществах смен в качестве сукцессионных реликтов сохраняются лишь первый и третий виды (см. выше), тогда как *Trientalis europaea* и *Pleurozium schreberi* «выпадают». Известно, что мелколиственные леса таежного севера Европейской России выступают рефугиумами неморальных видов, что приводит к неморализации их ценофлоры, которая, однако, нивелируется по мере приближения к заключительной стадии смены (Nitsenko, 1972; Degteva et al., 2001). Вероятно, что **травяно-зеленомошные мелколиственные леса широколиственно-лесной зоны**, уже обогащенные неморальными видами в силу их зональных позиций, напротив, **служат рефугиумами бореальных видов**. Здесь не приходится говорить о сукцессионном антагонизме деревьев-средообразователей мелколиственных лесов и видов бореально-лесной свиты, как это имеет место в таежной зоне (Nitsenko, 1972), поскольку береза и осина сменяются здесь не елью, но широколиственными видами деревьев. Упомянутые рефугиумы, однако, все равно имеют сериальную природу.

Сказанное не распространяется на березняки и осинники неморально-травяные (а также на черноольшаники), где все рассматриваемые модельные виды очень редки. Описанный эффект нивелируют также *Oxalis acetosella* и *Rubus saxatilis*. Последний вид активен в южных березняках и осинниках (табл. 1), но наибольшего обилия достигает в березняках средней тайги (табл. 2), где *R. saxatilis* замещает *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis* и некоторые другие экологически близкие растения южнотаежных и подтаежных березняков травяно-зеленомошных, не продвигающиеся в регионе столь далеко на север (Vasilevich, 1996).

Из видов, не включенных в таблицы, следует упомянуть *Linnaea borealis* L., основная часть находок которой в Мордовском заповеднике и все находки в «Калужских засеках» сделаны в сосняках брусничных зеленомошных, что подтверждают и флоры этих заповедников (Borodina et al., 1987; Shovkun, Yanitskaya, 1999). Интересны также ценогические позиции *Lycopodium annotinum* L. и *L. clavatum* L. Первый из этих видов

бывает локально обилен (с покрытием до 15 % и более) в травяно-кустарничковом покрове ельников черничных сфагново-зеленомошных в «Калужских засеках», что отражено и в его «Флоре» (Shovkun, Yanitskaya, 1999). Покрытие *Vaccinium myrtillus* и мхов при этом обычно снижено, а представители темнохвойно-таежного мелкотравья вообще отсутствуют. Сходные «ельники плауновые» отмечены и в Мордовском заповеднике (Borodina et al., 1987). Все сказанное можно повторить и для «пары» *Lycopodium clavatum* – *Vaccinium vitis-idaea* в сосняках брусничных зеленомошных. В силу примитивного строения придаточных корней и гетеротрофности на стадии гаметофита (Evert, Eichhorn, 2012) плауны считаются конкурентно слабыми видами. Локальные «вспышки» их доминирования могут быть связаны со снижением обилия других видов темнохвойно-таежной (в случае *Lycopodium clavatum* – также боровой) свиты, в том числе в моховом ярусе.

2. Оценка результатов дисперсионного анализа

По результатам статистической обработки (табл. 3) возможно объединить модельные бореальные виды в три группы в соответствии с трендами изменения их покрытий на широтном градиенте.

2.1. Виды, чье покрытие возрастает с юга на север с достоверным максимумом в средней и северной тайге. Это *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Dicranum polysetum* в зональном ряду сообществ. Для *Vaccinium vitis-idaea* различия подтверждены также в ельниках хвощовых и черничных сфагновых, сосняках и березняках. Сходные, но недостоверные различия покрытий отмечены для *V. myrtillus* в сосновых борах, *Hylocomium splendens* в сосняках и березняках, *Trientalis europaea* в зональном ряду сообществ и в ельниках черничных сфагновых и *Maianthemum bifolium* во всех анализируемых группах сообществ (табл. 1, 2).

Результаты сравнения групповых средних по зонам и подзонам свидетельствуют о том, что для ценогического поведения этих видов более значим рубеж между средней и южной тайгой, нежели между последней (вкуче с подтайгой) и зоной широколиственных лесов. Возможно, иное группирование данных выявило бы значимость рубежа между южной тайгой и подтайгой.

Однако для этого в анализ вовлечено слишком мало описаний, выполненных в подтайге.

2.2. Виды, чье покрытие, напротив, возрастает с севера на юг – понятно, что в экстра- либо интразональных сообществах, иначе они не относились бы к бореальному геоэлементу. Это *Luzula pilosa* в сосновых борах, *Pleurozium schreberi* и (недостаточно) *Dicranum polysetum* в ельниках черничных сфагновых. Об экологической подоплеке подобных изменений в ценоотическом поведении сказано выше: во всех случаях вероятной причиной является «снятие» конкурентного давления либо прямого ингибирования со стороны доминантов более северных сообществ. Сходным образом, но опять-таки недостаточно проявляют себя *Trientalis europaea* в сосняках и березняках (табл. 1, 2) и *Melica nutans* L. в сосняках.

В борах Приволжской возвышенности по сравнению с сосняками, расположенными севернее, существенно усиливаются также ценоотические позиции *Orthilia secunda* (L.) House и *Pyrola rotundifolia* L. (Blagoveshchenskiy, 2005). Однако в рассматриваемой выборке описаний эти тенденции не прослеживаются. Впрочем, Р. В. Камелин при обсуждении истории флоры Алтая (Kamelin, 1998) и неморальных элементов во флорах Восточной Европы, Урала и Сибири (Kamelin et al., 1999) относит эти виды не к темнохвойно-таежному, как А. И. Толмачев (Tolmachev, 1954), и даже не к боровому, но к бетулярному флороценогенетическому элементу. Это отчасти получает свое подтверждение при анализе северотаежных ценофлор Пинежья, где *Orthilia secunda* характерна для мелколиственно- и лиственнично-еловых лесов на сульфатном карсте одновременно с *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica* L., *Thalictrum kemense* (Fries) Sajand. и другими представителями евросибирского высокотравья (Kucherov, pers. observ. from 2006; Braslavskaya et al., 2017). Из сказанного следует, что географическое распространение и ценоотическое распределение этого вида может подчиняться несколько иным закономерностям, нежели таковое других бореальных видов.

2.3. Виды с выраженным максимумом продуктивного покрытия в южной тайге и подтайге при уменьшении покрытий как к северу, так и к югу от этих подзон. Список подобных видов ожидаемо (Sukachev, 1928; Sochava, 1946; Rysin, Savelyeva, 2002) возглавляет *Oxalis acetosella* в

зональном ряду сообществ. Сходные, но неподтвержденные изменения покрытий свойственны этому виду также в сосняках, ельниках черничных сфагновых (табл. 1, 2) и (если привлечь данные по национальному парку «Валдайский» (Kucherov, 2003)) черноольшаниках. Аналогичным образом, но также недостаточно изменяется покрытие *Rubus saxatilis* в зональном ряду сообществ (табл. 1, 2) и *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. на почве в лесах всех анализируемых типов.

Неожиданностью оказался аналогичный тренд изменения покрытий, подтвердившийся для *Equisetum sylvaticum* в зональном ряду сообществ. В южной тайге заказника «Лисинский» увеличение обилия хвоща также отмечено именно в зональных кисличниках, хотя здесь из-за широкого распространения покровных тяжелых суглинков обычны и ельники хвощовые сфагновые. Аналогичные, но недостаточно южнотажные максимумы покрытия хвоща прослеживаются в сосняках и березняках. В то же время в ельниках хвощовых и черничных сфагновых (экстразональных в зоне широколиственных лесов; см. выше) покрытие *E. sylvaticum* имеет тенденцию к выраженному увеличению в средней и северной тайге. В последней из подзон сфагновые ельники можно считать одним из зональных типов сообществ.

Следует остановиться на недостаточности различий у таких видов, как *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* (возможно, к этим видам примкнула бы и *Linnaea borealis*, редкая в зоне широколиственных лесов). Сравнительно с *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Oxalis acetosella*, эти виды малообильны в каждом из обсуждаемых зональных выделов, что неизбежно сказывается на чувствительности сравнений на основе критерия Фишера или иных параметрических критериев. При этом постоянство этих видов в конкретных типах сообществ может существенно различаться по зонам и подзонам (табл. 1, 2). Возможно, более результативным для таких видов окажется сопоставление не их покрытий, а внутриландшафтной активности – комплексной характеристики, учитывающей и среднее покрытие вида, и его постоянство в анализируемой выборке описаний (Yurtsev, 1968; Kupriyanov et al, 2018). Активность вида рассчитывается как среднее геометрическое между этими параметрами и выражается в процентах или долях единицы. Однако для использования этого показателя в контексте географических сравне-

ний необходимо сначала корректно вывести его основные статистики. Это нетривиальная задача, ведь распределения постоянства и покрытия подчиняются разным законам.

В то же время нельзя исключить, что отсутствие статистически значимых зональных и подзональных различий в покрытии этих видов может иметь под собой причины флороценогенетического, а также экологического характера, о чем будет сказано в следующем разделе.

3. Ценогенетические и экологические предпосылки различий в поведении бореальных видов

Растения, формирующие «ядро» темнохвойно-таежной ценофлоры, в широколиственных лесах в совокупности предстают как особый флороэлемент, названный Ю. Д. Клеповым (Клеоров, 1990: 302) вакциниетальным. К нему отнесены как таежные кустарнички, так и представители мелкотравья типа *Maianthemum bifolium* или *Oxalis acetosella*, осоки и мхи. Все эти виды считаются достаточно давним компонентом ценофлоры европейских широколиственных лесов. Судя по конфигурации их ареалов и ценогенетическим связям, они мигрировали на территорию европейского субконтинента с северо-востока (из Сибири) в составе мелколиственных и лиственничных лесов по мере похолодания климата в верхнем плейстоцене. Одновременно с ними либо чуть раньше мигрировали виды евро-сибирского высокотравья и другие представители бетулярного (бетулетального) флороэлемента (Клеоров, 1941, 1990). Возможно, однако, что упомянутые леса сформировались и путем автохтонного развития в плейстоцене Северной Европы (Kamelin, 1998).

В дальнейшем как вакциниетальные, так и бетулярные виды были поглощены широколиственно-лесной ценофлорой при совместном произрастании видов в перигляциальных рефугиумах, а также в ходе их распространения за пределы последних в послеледниковье (Клеоров, 1990). Анализ состава современной растительности выявляет высокое постоянство, а зачастую и обилие многих бореальных видов в различных широколиственно-лесных регионах, как то Центральная Европа (Leuschner, Ellenberg, 2017), Прибалтика (Lippmaa, 1938), Подолье и Приднепровье (Клеоров, 1990), Предуралье (Kamelin et al., 1999; Ovyosnov, 2009) и Приамурье (Sochava, 1946). «...Даже в лесостепной области можно обнаружить наследие вакциниетального флори-

стического комплекса» (Клеоров, 1990: 314). При внимательном рассмотрении, однако, относящиеся к нему виды подразделяются, как минимум, на пять флороэлементов. Часть из них ранее порознь описана в литературе. Возможно, в дальнейшем число, наименование и состав этих элементов будут уточнены.

3.1. Собственно вакциниетальные виды

Это *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, а также большинство рассматриваемых видов таежных эпигейных мхов – *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. При сопоставлении сообществ зонального ряда у этих видов выражен фитоценотический оптимум в сообществах средней и северной тайги (Sukachev, 1928; Rysin, Savelyeva, 2002; Kucherov, 2019) (табл. 2). Очевидны субтропические миоцен-плиоценовые (тургайские) флорогенетические связи таежных эрикоидных кустарничков, подтверждаемые ритмикой сезонного развития их побегов. Однако с тех пор эти виды претерпели всестороннюю бореализацию, для *V. myrtillus* выразившуюся, в частности, в переходе к листопадности. Эрикоидные кустарнички исключительно зависимы от высокой влажности воздуха и не переносят иссушения (Bogdanowskaya-Guihéneuf, 1946). В сосняках лишайниковых средней и северной тайги Европейской России покрытие *V. myrtillus* закономерно возрастает к северу, демонстрируя отрицательную связь со среднегодовым радиационным балансом (Kucherov, 2019). Аналогичная зависимость выявлена и в ельниках травяных (аконитовых и таволговых) этого же региона (Kucherov, 2015). Одновременно в общей выборке сосновых лесов выражена положительная связь покрытия черники с продолжительностью безморозного периода и с относительной влажностью воздуха (Kucherov, 2019). Таким образом, вид проявляет себя как мезофильный микротерм, а в кустарничково-моховых горных тундрах Кольского п-ова – вдобавок как гемихионофит, нуждающийся в зимнем снеговом укрытии (Kucherov, pers. observ. from 2001).

В литературе неоднократно обсуждалось тяготение *Vaccinium myrtillus* к безлесным субальпийским либо подгорьцовым сообществам, отмеченное в столь далеких друг от друга регионах, как Приамурье (Sochava, 1946) и Апеннины; в последнем случае черника населяет субальпийские пустоши класса *Nardo-Callunetea* Prsg. 1939 (Blasi et al., 1990). Предпочтение черники

холодных экотопов статистически подтверждено также во Франции: наряду с ацидофильностью это определяет ее распределение в Вогезах и в горах Центрального Массива (Coudun, Gégout, 2007).

В то же время в центральноевропейских равнинных ландшафтах *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* доминируют под пологом ацидофильных дубрав на бедных почвах, относимых к порядку Quercetalia roboris Tx. 1931 класса Quercetea robori-petraeae Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957. В низкогорных ацидофильных буковых (из *Fagus sylvatica* L.) лесах порядка Luzulo-Fagetalia sylvaticae Scamoni et Passarge 1959 и класса Carpino-Fagetea Jakucs ex Passarge 1968 также выделялся союз Myrtillo-Fagion G. Hofmann et Passarge in Scamoni 1963 (позднее переименованный). Обилие черники в этих лесах, впрочем, не слишком велико (Mucina et al., 2016; Leuschner, Ellenberg, 2017).

Для *Vaccinium vitis-idaea* более характерна нейтральность в отношении факторов теплообеспеченности как в сосняках, так и в ельниках (Kucherov, 2015, 2019). Этому соответствуют не только обширный ареал и ценоспектр вида, но и тот факт, что он может быть отнесен одновременно к двум свитам растительности – темнохвойно-таежной и боровой (Nitsenko, 1969; Kamelin, 2018). Давно известно, что «многие таежные виды легко включаются в сообщества боровой исторической свиты и распространяются к югу в составе сосновых лесов» (Zozulin, 1973: 1082). *Vaccinium vitis-idaea* (брусника) ожидаемо обычна и обильна в сосняках на песках боровой террасы р. Западной Двины в подтайге востока Смоленской обл., как и – в еще большей степени – в борах на останцовой террасе р. Мокши в Мордовском заповеднике. Однако в сосновых лесах «Калужских засек» позиции вида намного более скромны (табл. 1), при этом вне зависимости от гранулометрического состава почвы.

Как и для *V. myrtillus*, для *V. vitis-idaea* характерно тяготение к безлесным горным сообществам, в том числе развитым на каменистых осыпях, что, впрочем, не исключает произрастания вида в сухих типах горных хвойных лесов (Sochava, 1946). Однако на склонах г. Северный Басег (заповедник «Басеги», Средний Урал, Пермский край) *V. vitis-idaea* полностью отсутствует в пихто-ельниках кислотно-крупнопапоротниковых (с *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy s. l.) на суглинках на высоте 500–800 м над ур. м. Здесь ее нельзя встретить даже на пристволь-

ных повышениях и валежнике. В то же время бруснику можно найти либо ниже по склону, в долинных ельниках среднетаежного облика с участием *Pinus sylvestris*, либо, напротив, выше – в горной березовой лесотундре и далее тундре. *Vaccinium myrtillus* при этом произрастает и в горно-лесном поясе, равно в пихто-ельниках и на шлейфовых облесенных болотах, повсюду в малом обилии (Balandin, Ladygin, 2002; Ovyosnov, 2009; Kucherov, pers. observ. from 2014).

У *Hylocomium splendens* в сосновых лесах севера Европейской России выявлены еще более сильные негативные зависимости от факторов теплообеспеченности лета, чем у *Vaccinium myrtillus*. В то же время для *Dicranum polysetum* характерны зависимости противоположного знака (Kucherov, 2019).

На южной границе ареала в северной части Самарской обл. (к югу от границы ели в Поволжье) *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* произрастают в сосновых борах и по окраинам болот и считаются плейстоценовыми реликтами (Saksonov, Senator, 2012). Собственно южная граница современного распространения *Picea abies* s. l. проходит на севере Ульяновской обл. (Opredelitel rasteniy ..., 1984). При этом ель и формируемые ею леса тяготеют к речным долинам, что было наблюдательно подмечено И. А. Гончаровым для берега р. Волги в романе «Обрыв». Со времени написания романа ареал ели в пределах области и в целом в Среднем Поволжье регрессировал, отступив к северу (Yarutkin, 1980). Приуроченность ели и ельников к долинам крупных рек, прежде всего р. Поной, характерна и для северного предела ареала *P. abies* s. l. на северо-востоке Кольского п-ова (Ramenskaya, 1983). В обоих случаях вид на границе ареала подчиняется «закону выравнивания среды» (Matveyeva, 1998; Kucherov, 2003, 2019), стремясь избежать резких перепадов температуры и влажности воздуха.

3.2. Квазибореальные виды

Так названы (Sochava, 1946) виды таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium* и др.) с ожидаемым фитоценотическим оптимумом в сообществах южной тайги и подтайги (Sukachev, 1928; Rysin, Savelyeva, 2002) (табл. 1). Для обоих названных видов, в отличие от *Vaccinium myrtillus*, подтверждены сильные позитивные зависимости их покрытий от факторов теплообеспеченности лета в средне- и се-

веротаежных ельниках черничных и воронично-черничных зонального ряда, для *Maianthemum bifolium* также в ельниках хвощовых сфагновых (Kucherov, 2015). А. И. Толмачев рассматривает эти виды как типичные растения темнохвойной тайги. Однако В. Б. Сочава (Sochava, 1946) считает их флорогенетически неморальными (тургайскими), основываясь на их ценологических позициях в манчжурских хвойно-широколиственных и восточноазиатских широколиственных лесах, равно как и на восточноазиатском (для *M. bifolium* – также восточноамериканском) таксономическом родстве.

Р. В. Камелин с соавторами (Kamelin et al., 1999) относит *M. bifolium* к бореонеморальным видам при анализе неморального элемента флоры Алтая. Так же поступает М. Л. Раменская (Ramenskaya, 1983) применительно к *Oxalis acetosella* во флоре Карелии. В средней тайге Карелии *O. acetosella* произрастает не только в экстразональных здесь ельниках-кисличниках, но и (в основном) в ельниках приручейных под пологом высокоотравья, также следуя в этом «закону выравнивания среды» (Kucherov, 2003). Одновременно кислица удерживается на приствольных повышениях в ельниках болотно-травяных и хвощовых сфагновых (табл. 2). В карельской северной тайге вид уже нуждается в рефугиумах для своего произрастания, будь то кочки в сфагновых ельниках вдоль моря или заветренные замшелые скальные ниши (Ramenskaya, 1983; Kucherov, 2003, 2019). В то же время в Центральной Европе вид характерен для ацидофильных дубрав на бедных почвах наряду с *Vaccinium myrtillus* (Mucina et al., 2016; Leuschner, Ellenberg, 2017). Как у *Oxalis acetosella*, так и у *Maianthemum bifolium* ярко выражены ценологические связи с неморальными травянистыми видами широколиственных лесов Прибалтики. Они, а также *Trientalis europaea* отнесены к «синузии Galeobdolon–Asperula–Asarum» (Lippmaa, 1938), в составе которой преобладают представители тилиетальной свиты. Видимо, именно квазибореальные виды подразумевает Ю. Д. Клеоров, говоря об их тяготении к оврагам и балкам в условиях лесостепи, а также об усилении их ценологической роли в широколиственных и в еще большей степени в хвойно-широколиственных лесах Украинского Полесья (Клеоров, 1990). Все сказанное заставляет обратить внимание на отличие ценологических позиций названных видов от таковых собственно вакцинниетальных.

Р. В. Камелин (Kamelin et al., 1999) относит к квазибореальным видам не только *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium*, но также *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis*, хотя фитоценологический оптимум как минимум последнего вида выражен севернее, скорее как у видов группы *Vaccinium myrtillus*. В горах Лапландского заповедника *Maianthemum bifolium*, а также *Rubus saxatilis* при произрастании на бедных почвах не проникают за пределы речных долин. На более богатых почвах и подветренных склонах эти виды достигают среднего (зеленомошного) подпояса горно-лесного пояса, но не переходят верхней границы леса (250 м над ур. м.). В то же время и *Trientalis europaea*, и *Linnaea borealis* встречаются намного чаще и поднимаются выше по склонам, чем *Maianthemum bifolium*. В качестве сопутствующих видов они отмечены и в ерниковых (с господством *Betula nana* L.), и даже в воронично-лишайниковых (типичных) горных тундрах (Kucherov, pers. observ. from 2001). Аналогичное поведение седмичника и линнеи наблюдается и в равнинных тундрах Баренцево-морского побережья (Ramenskaya, 1983). Вдобавок эти растения более светолюбивы, чем кислица и майник (Ellenberg et al., 1992), хотя и способны выносить длительное затенение (Клеоров, 1990). В широколиственных лесах Прибалтики позиции *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium*, действительно, сближаются (см. выше).

Различия экологических требований и ценологических позиций видов из групп *Oxalis acetosella*–*Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis*–*Trientalis europaea* вновь проявляются как при доминантно-детерминантной классификации сосняков средней и северной тайги (Kucherov, 2019), так и при анализе южно- и подтаежной растительности. В Подмосковье и на Валдае *Trientalis europaea* и *Maianthemum bifolium* выступают «верными спутниками» *Oxalis acetosella* в ельниках кисличных и неморально-травяных. Однако на Валдае *Trientalis europaea* проникает и под полог сосняков с елью чернично-брусничных, проявляя себя как более ранне-сукцессионный вид. В южной тайге Чагодо-Лидского междуречья (юго-восток Ленинградской обл.) эта перемена позиций еще более выражена. Здесь *T. europaea* начинает произрастать и в сосняках сфагново-зеленомошных, одновременно снижаются его покрытие и постоянство в ельниках кисличных. Характер сопряженности

Maianthemum bifolium и *Oxalis acetosella* при этом сохраняется (Kucherov, pers. observ. from 1999–2000). Далее к северу, в средней тайге Карелии *Trientalis europaea* резко расширяет свой ценоспектр. В частности, он регулярно выходит на безлесные осоково-сфагновые болота и сплавины, где становится сопряженным с гипоарктической *Rubus arcticus* L. Одновременно покрытие майника почти достигает такового кислицы в экстразональных ельниках кисличных на южных склонах. Постоянство седмичника в этих сообществах также высоко, однако покрытие невелико (Kucherov et al., 2000) (табл. 2).

В Печорском Предуралье рассматриваемые виды расходятся уже по градиенту влажности. *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis* обычны в сосняках чернично-брусничных в верхней части склонов боровой террасы р. Печоры, но не проникают в нижнюю их часть, где *Maianthemum bifolium* сосуществует с *Oxalis acetosella* и *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. под пологом пихто-ельников аконитовых. Совместное произрастание всех упомянутых видов, кроме более стеноотопного здесь *G. dryopteris*, наблюдается лишь в узкой полосе пихто-ельников кислично-черничных в средней части склонов террасы. Однако эти же виды «выходят» из-под полога леса, совместно включаясь в нижний подъярус травостоя высокотравных лугов надпоймы и высокой поймы. Последнее характерно не только для Предуралья, но и для предгорий Северного Урала (Kucherov, pers. observ. from 1999–2000).

Различия ценотического поведения обсуждаемых видов ярко проявляются и на южном пределе их распространения. К примеру, на южной границе ареала в Самарской обл. *Trientalis europaea* приурочен к сосновым борам, *Maianthemum bifolium* – к сосново-широколиственным (Saksonov, Senator, 2012) и даже (на Самарской Луке) широколиственным лесам по днищам оврагов. *Orthilia secunda* и *Pyrola chlorantha* Sw. на Самарской Луке также приурочены к сосново-лиственным лесам, тогда как *P. rotundifolia* – к березнякам, а *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Linnaea borealis* уже полностью отсутствуют (Saksonov, 2006).

Из мхов к квазибореальным видам по своему ценотическому оптимуму в южной тайге тяготеет *Rhytidiadelphus triquetrus* (см. выше), однако отнесение этого вида к бореонеморальным (Kucherov, 2019) все же ошибочно.

3.3. Гигромезофильные виды с древними ареалами

У таких видов, подобных *Equisetum sylvaticum*, оптимум в южной тайге в сообществах зонального ряда (табл. 1, 2), видимо, обусловлен не столько зональными причинами, сколько тяготением к тяжелым переувлажненным почвам на покровных суглинках и ленточных глинах к югу от области залегания скандинавской основной морены. Иначе оптимум хвоща был бы ближе к таковому черники, что мы и видим в заболоченных еловых лесах. Возможно, аналогичными причинами должен объясняться и фитоценотический оптимум *Dryopteris expansa* s. l., наблюдаемый в Центральном-Лесном заповеднике (Shaposhnikov et al., 1988).

Из других бореальных видов к хвощу экологически близка *Carex globularis* L. с намного более молодым (Ramenskaya, 1983) евросибирским ареалом. Однако ее фитоценотический оптимум очевидно находится в средней и северной тайге (Kucherov, 2019). В южной тайге этот вид чаще приурочен лишь к приствольным повышениям и кочкам, и его покрытие всегда незначительно.

3.4. Ассоциированные виды восточноазиатского бореально-монтанного генезиса

Эта группа представлена *Rubus saxatilis*, в широколиственно-лесной зоне нередкой как в липняках и дубравах волосистоосоковых, так и в сосняках травяно-зеленомошных, березняках и осинниках (табл. 1). Данный вид светолюбивее, чем представители трех предыдущих групп. В Европейской России ему свойствен фитоценотический оптимум в светлохвойных и мелколиственных лесах, и он не отнесен А. И. Толмачевым к «ядру» темнохвойно-таежной ценофлоры, хотя и регулярно встречается в таежных ельниках различных типов (табл. 1, 2).

R. saxatilis происходит из горных лесов юго-востока Азии. Часть родственных ей видов из подрода *Cylactis* Rafin. эндемична для гор Кашмира (*R. clarkei* J. D. Hook.) или Японии (*R. defensus* Focke). Несколько более обособлен *R. simplex* Focke из Центрального и Юго-Западного Китая – центра происхождения рода *Rubus* L. Все эти виды, однако, диплоидны ($2n = 14$), тогда как *R. saxatilis* – тетраплоид ($2n = 28$). Простратная жизненная форма *R. saxatilis* свидетельствует о формировании вида в холодноумеренном поясе гор со снежным покровом зимой. К этому поясу приурочены и местонахождения вида в первичном ареале (Eichwald, 1959). Обширный вторичный ареал *R. saxatilis* охватывает широколиственные леса Северо-Восточного Китая, подтайгу и южную тайгу Средней и Западной Си-

бири, таежно- и широколиственно-лесную зоны материковой Европы, Кавказ, Пиренеи, Британские острова. В Северной Америке вид замещается *R. pubescens* Rafin. (Hultén, Fries, 1986).

R. saxatilis обычна в предтундровых редколесьях Кольского п-ова и выходит на Мурманский берег (Ramenskaya, 1983), однако в крайнесеверной тайге Лапландского заповедника ее ценоареал ограничен и отчасти обусловлен богатством почв (см. выше). В средней тайге Карелии вид доминирует под пологом елово-мелколиственных лесов травяно-черничных типов на склонах озв и моренных всхолмлений совместно с *Calamagrostis arundinacea* и *Convallaria majalis*. Фактически эти три вида формируют устойчивую синузию; все они в меньшем обилии проникают также под полог ельников черничных на габбро (Kucherov et al., 2000). В южной тайге Чагоды-Лидского междуречья участки ельников с березой травяно-черничных еще встречаются на тяжелых почвах, однако синузия начинает распадаться. Обычно *C. majalis* произрастает независимо от *Calamagrostis arundinacea* в старовозрастных сосновых борах либо в осинниках, в последнем случае вместе с *Rubus saxatilis*. *Calamagrostis arundinacea* сохраняется в сосняках с елью и ельниках черничных и кислично-черничных в качестве вида-спутника, нередко также вместе с *Rubus saxatilis* (костяника). На Валдае вейник в очень малом обилии встречается также в ельниках неморально-травяных, а костяника характерна для наиболее сухих вариантов осинников, где ландыш отсутствует. В Южном Подмоскowie все три вида уже полностью независимы (Kucherov, pers. observ. from 1993–2000).

В целом на северо-западе Европейской России *R. saxatilis* исключительно характерна для мелколиственных лесов. Она обычна в психрофильных осинниках (наряду с *Vaccinium vitis-idaea*), «мезофильных березняках средних почв» и в составе приствольных синузий в березняках крапивных и крупнопоротниковых. Более важно, однако, что она доминирует в травяном ярусе «мезофильных осинников средних почв», прежде всего южнотаежных кислично-костяничных, но также вейниково-, снытево- и широко-травно-костяничных. «*Rubus saxatilis* – постоянный спутник осины, сопровождающий ее вплоть до западносибирских колков. По сравнению с кисличными костяничными осинниками отличаются... меньшим увлажнением, более светлым пологом, и именно они дают переходы к остепненным осиновым лесам более южных зон» (Nitsenko, 1972: 47).

В осинниках кисличных подтаежной подзоны Европейской России появляется примесь широколиственных видов деревьев, что позволяет рассматривать эти сообщества как промежуточную нишу при переходе *R. saxatilis* под полог широколиственного леса. В Прибалтике вид тоже рассматривается как компонент «синузии *Galeobdolon–Asperula–Asarum*» подобно *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* (Lippmaa, 1938). В то же время вид считается диагностическим для евросибирских мелколиственных лесов подтайги и лесостепи (класс *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* Ermakov et al. 1991) и для субальпийских зарослей двудольного высокотравья (класс *Mulgedio–Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944 (Mucina et al., 2016)). Последнее сближает костянику и с представителями бетулярного флорэлементы.

В Печорском Предуралье *R. saxatilis* вместе с *Gymnocarpium dryopteris* доминирует под пологом осинников и ельников с осинкой. В предгорьях Северного Урала вид, оправдывая свой эпитет, также становится детерминантом ельников скальных на известняках, где произрастает совместно с *Vaccinium vitis-idaea* и *Galium boreale* L. (Kucherov, pers. observ. from 1999–2000).

3.5. Ассоциированные виды европейско-древнесредиземноморского неморального генезиса

К представителям этой группы предположительно относится *Luzula pilosa* – европейско-южносибирский, распространенный на восток до оз. Байкал (Hultén, Fries, 1986) рыхлодерновинный лесной вид из секции *Pterodes* Griseb. В широколиственно-лесной зоне Европейской России он спорадически встречается в дубравах и липняках волосистоосоковых, но гораздо чаще – в сосняках и березняках (табл. 1), что отмечено и в литературе (Sosudistyye rasteniya ..., 2010). При этом, как уже было сказано, его покрытие в сосновых борах значимо возрастает к югу. В Центральной Европе *L. pilosa* при этом относят к диагностическим видам теневых европейских широколиственных лесов класса *Carpino–Fagetea*, в составе которых ранее выделялся особый союз *Luzulo pilosae–Fagion* Passarge 1965 для лесов на кислых почвах. Восточнее вид выполняет аналогичную роль для евросибирских подтаежных мелколиственных лесов класса *Brachypodio pinnati–Betuletea* (Mucina et al., 2016). Вследствие всего сказанного, возможно, правильнее относить его к бореонеморальным, нежели к собственно бореальным видам.

На территории европейской части бывшего СССР и в целом Европы к секции *Pterodes* относятся также *Luzula luzulina* (Vill) Dalla Torre et Sarnth. (европейско-средиземноморский вид) и *L. forsteri* (Smith) DC. (европейско-средиземноморско-переднеазиатский) (Novikov, 1976; Kaplan, 2001). Это неморальные лесные мезофиты, первый из которых можно считать фагетальным (диагностический вид класса *Carpino-Fagetea*, как и *L. pilosa*) и в то же время вакциниетальным (диагностический для бореально-лесного класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939). Второй вид относится к фагетальным и одновременно к кверцетальным в широком понимании термина (диагностический вид класса *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957 (Mucina et al., 2016)). Оба вида несколько более светолюбивы (балл 4) и менее требовательны к условиям минерального питания (балл 2), нежели *L. pilosa* (соответственно, баллы 2 и 4 (Ellenberg et al., 1992)), но в целом близки к ней по экологии. Для всех трех видов характерна рыхлодерновинная жизненная форма. *L. forsteri* и *L. luzulina* – тетраплоиды ($2n = 24$), тогда как *L. pilosa* – видимо, додекаплоид ($2n = 72$) со вторичной анеуплоидией ($2n = 62, 70$ и (чаще всего) 66) (Novikov, 1976; IPCN ..., 2021). Это указывает на вероятное происхождение *L. pilosa* от одного из названных (либо близкого им) тетраплоидных видов. В Центральной Европе описана также гибридизация *L. pilosa* и неморальной *L. luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm. ($2n = 12, 24$) из секции *Anthelaea* Griseb. (*L. × cechica* Domin (Kaplan, 2001)).

С другой стороны, существует целый ряд видов, последовательно замещающих *L. pilosa* к востоку. Это арктобореально-монтанная тундрово-светлохвойно-лесная *L. rufescens* Fisch. ex E. Mey. ($2n = 24, 48, 52$) в Северной и Восточной Сибири и на Аляске, неморально-монтанная лесная *L. plumosa* E. Mey. (число хромосом не определено) на Дальнем Востоке России от Камчатки до Курильских островов, в Японии, Корее, Восточном Китае и Гималаях и, наконец, бореонеморальная опушечно-лесная *L. acuminata* Rafin. ($2n = 18$) на востоке Северной Америки (Novikov, 1976; Hultén, Fries, 1986; IPCN ..., 2021). Из Японии описана также *L. jimboi* Miyabe et Kudo, по ряду признаков отличающаяся от *L. plumosa*. Большинству перечисленных видов свойственны длиннокорневищные или столонообразующие жизненные формы,

намного более вегетативно подвижные, чем у *L. pilosa* и родственных ей европейских видов. Однако у *L. plumosa* s. l. наряду с длиннокорневищными формами наблюдаются и рыхлодерновинные (Kaplan, 2001).

Современный ареал *L. pilosa* соприкасается с таковым *L. rufescens* в Средней Сибири, где *L. pilosa* представлена разрозненными находками (Hultén, Fries, 1986). Исходя из наличия у *L. rufescens* внеарктической тетраплоидной расы (IPCN ..., 2021), можно предположить родство и этих видов. Против него, однако, свидетельствуют иная жизненная форма *L. rufescens* и ее экологическая специализация, выражающаяся в олиготрофности, гемикриофильности и выраженном светолюбии. Вероятнее, что *L. pilosa* и европейско-древнесредиземноморские виды ее родства представляют собой ряд развития, параллельный *L. rufescens* и, возможно, равно восходящий к *L. plumosa*.

К группе видов европейско-древнесредиземноморского генезиса, видимо, относится и *Melica nutans*, характерный для ельников, сосняков и березняков кисличных и «богатых» черничных, но встречающийся и в широколиственных лесах. Как и *L. pilosa*, он выступает диагностическим одновременно для классов *Carpino-Fagetea* и *Brachypodio pinnati-Betuletea* (Mucina et al., 2016). В любом случае, однако, в Европейской России этот вид представляется теснее связанным с хвойными и мелколиственными, нежели с широколиственно-лесными формациями.

Евразийский ареал *M. nutans* включает Японию, Северо-Восточный Китай и Гималаи, но также Балканы, Крым, Кавказ, Тарбагатай и Тянь-Шань (Hultén, Fries, 1986). Из 6 представителей рода в европейской части бывшего СССР четыре вида имеют европейско-средиземноморские или европейско-средиземноморско-западноазиатские ареалы (Meusel et al., 1965). В число этих видов входит и фагетальный *M. picta* C. Koch s. l., очень близкий к *M. nutans* по морфологическим признакам и по жизненной форме. Однако на Дальнем Востоке также представлены виды родства *M. nutans*, включая близкий к последнему восточноазиатский *M. grandiflora* Koidz. Преобладающая часть видов рода *Melica* L. приурочена к теплоумеренным и горно-тропическим районам обоих полушарий; их хромосомное число ($2n = 18$) практически постоянно в пределах рода (Lavrenko, 1934; Tzvelev, Probatova, 2019; IPCN ..., 2021).

Окончательно прояснить вопрос о времени и месте происхождения как *M. nutans*, так и *Luzula pilosa* могут молекулярно-таксономические исследования.

4. Индивидуализация ценотического поведения видов на зональных границах ареалов

У тех, кто работал в тайге Карелии или Архангельской обл., вряд ли возникают сомнения в принципиальном единстве ценотических позиций темнохвойно-таежных видов, несмотря на свойственные им экологические различия. Иначе обстоит дело на зональных и высотнопоясных границах ареалов. В предыдущих разделах уже обсуждалось расхождение ценоспектров собственно вакциниетальных и квазибореальных видов. В широколиственно-лесной зоне (табл. 1) начинают существенно различаться ценотические позиции квазибореальных видов, *Rubus saxatilis* и *Luzula pilosa*. Южнее, в приволжской лесостепи расходятся также позиции *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea*. В подзоне южной тайги наблюдалась и индивидуализация поведения видов из состава синузии *Calamagrostis arundinacea*–*Convallaria majalis*–*Rubus saxatilis* (см. выше).

На некотором удалении от зональных рубежей расхождение позиций может затрагивать лишь часть ценоспектра. К примеру, в «Калужских засеках» наблюдается снижение постоянства *Trientalis europaea* сравнительно с *Maianthemum bifolium* в широколиственных лесах. Однако в ельниках кисличных и в сосняках брусничных и травяно-зеленомошных позиции видов намного более близки. Аналогичным образом, во всех типах ельников «Калужских засек» постоянство и покрытие *Oxalis acetosella* ниже таковых *Maianthemum bifolium*, но в сосняках травяно-зеленомошных кислица сопоставима с майником по постоянству и даже превосходит его по среднему покрытию. Одновременно в сосняках травяно-зеленомошных расходятся позиции *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, последний вид почти «выпадает» (табл. 1). В то же время именно в этих сообществах здесь отмечена *Linnaea borealis*, притом растущая на почве.

Аналогично, вблизи от северного, а также высотного пределов лесных сообществ в крайнесеверной тайге Лапландского заповедника расходятся ценотические позиции, с одной стороны, *Maianthemum bifolium* и *Rubus saxatilis*, с другой же – *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis* (см. выше). При этом последние два вида ни разу

не были отмечены вместе при произрастании в горных тундрах (Kucherov, pers. observ. from 1999–2000). Индивидуализация ценотического поведения *Oxalis acetosella* происходит еще южнее – в Прибеломорье (см. выше).

На склонах Северного Басега кислица и майник тоже не переходят верхней границы леса. Выше, чем они, поднимаются не только *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis*, нередкие в горных тундрах, но также *Rubus idaeus* L. и *Stellaria holostea* L. Последнюю на Урале и в Предуралье можно считать не только неморальным (кверцетальным (Zozulin, 1973)), но и бореонеморальным видом в силу непосредственной близости к южноуральскому неморальному рефугиуму (Kamelin et al., 1999) и давности расселения за его пределы. В нижней части подгольцового пояса все четыре вида могут быть отмечены в одном описании, притом как в березовых криволесьях, так и в лесотундровых сообществах. Выше, однако, поднимаются только первые два из них (Balandin, Ladygin, 2002; Kucherov, pers. observ. from 2014).

Факты, подобные этим, бесчисленное число раз обсуждались в литературе. Тем не менее авторам пока неизвестны попытки их обобщения, за исключением работ В. И. Парфенова, обсуждающих последовательные изменения позиций видов деревьев-эдикаторов (в первую очередь, в аспекте их доминирования) на границах равнинных ареалов (Parfenov, 1998; etc.). Однако виды в этих работах рассматриваются индивидуально, а не в составе свит.

Основываясь на изложенных фактах, можно предположить, что **на климатически обусловленных границах ареалов исчезновению видов предшествует индивидуализация их ценотической приуроченности, т. е. распад (дизинтеграция) соответствующих свит растительности**. Этот процесс нередко также разделяется на два этапа: сначала «расходятся» виды разных флорэлементов из состава свиты (например, квазибореальные и собственно вакциниетальные), и уже затем процесс индивидуализации достигает уровня отдельных видов (пример *Trientalis europaea* сравнительно с *Maianthemum bifolium* как на северных и высотных, так и на южных пределах распространения). В иных случаях процесс может идти лишь в один этап (как, видимо, в случае *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* в Басегах). Аналогичные примеры можно найти и среди неморальных видов, что предполагается обсудить в отдельной публикации.

Распад свит должен иметь адаптивное значение, поскольку облегчает расселение вида за пределы ареала, вне свойственной ему ценотической среды. Он сопровождается изменениями синузальной структуры травяного яруса: в широколиственных лесах бореальные виды начинают произрастать в составе микрогруппировок, нетипичных для них в условиях тайги (см. выше). Вероятно, он часто сопровождается и разрывом сложившихся симбиотрофных связей. Известно, что многие виды растений, облигатно микотрофные в тайге, теряют микоризы в тундре (Smith, Read, 2008).

Случаи одновременной остановки всех видов свиты в их расселении без предварительного этапа дезинтеграции свиты обычно наблюдаются на труднопреодолимых физико-географических рубежах, например, на берегу океана. Однако в локальном масштабе аналогичную роль может сыграть и геофизический / геохимический рубеж, например, граница карбонатного и силикатного ландшафтов. Последнее наблюдается на северо-западе Вологодской обл., где южная тайга резко сменяется средней на стыке «теплой» карбонатной морены с богатыми суглинистыми почвами и «холодной» олиготрофной флювиогляциальной гряды. Эта смена подзон приводит к остановке расселения сразу многих неморальных видов под пологом еловых лесов (Kucherov, pers. observ. from 2013).

Выводы

1. Бореальные виды темнохвойно-таежной свиты в зоне широколиственных лесов не образуют единого флороценотического комплекса. Свита распадается на ряд флороэлементов в соответствии с экологическими, ценотическими и флорогенетическими различиями между видами, которые можно проследить в пределах как широколиственно-лесной, так и собственно таежной зон. При этом оправдано возвращение в обиход понятий о вакциниетальных (типа *Vaccinium myrtillus*) и квазибореальных (типа *Oxalis acetosella*) видах.

2. По характеру изменений проективного покрытия на зональном градиенте бореальные виды подразделяются на три группы. Это: 1) виды, чье покрытие возрастает с юга на север (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens* в зональном ряду сообществ); 2) виды, чье покрытие, напротив, увеличивается к югу (*Luzula pilosa* в сосновых борах, *Pleuro-*

zium schreberi и *Dicranum polysetum* в заболоченных ельниках); 3) виды с максимумом покрытия в южной тайге и подтайге и уменьшением его как к северу, так и к югу от этих подзон (*Oxalis acetosella* и *Equisetum sylvaticum* в зональном ряду сообществ). Названные группы лишь отчасти совпадают с флороэлементами.

3. Интразональные сообщества не всегда отличаются от зональных в отношении ценотического поведения формирующих их видов. Для многих из последних преобладают черты сходства фитоценотических позиций, что видно на примерах *Equisetum sylvaticum* и в особенности *Vaccinium vitis-idaea*. Более резкие отличия в ценотическом поведении могут быть свойственны видам, произрастающим в экстразональных сообществах.

4. Отсутствие статистически значимых различий в ценотических позициях *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* в разных зональных выделах может иметь под собой как флорогенетические (обусловленные квазибореальностью этих видов), так и чисто методические объяснения, в последнем случае связанные с малым обилием этих видов при высоком постоянстве.

5. На климатически обусловленных (зональных, высотно-поясных) рубежах наблюдается дезинтеграция свит растительности и индивидуализация ценотического поведения слагающих их видов.

6. Наблюдения над бореальными видами вновь подтверждают гипотезу географической (зональной, высотно-поясной, региональной) изменчивости ценотических позиций видов растений.

Благодарности

Авторы признательны Prof. Dr. J. Paal (Univ. Tartu), к. б. н. С. Ю. Попову (МГУ им. М. В. Ломоносова) и к. б. н. С. А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН) за предоставление неопубликованных описаний, чл.-корр. РАН, д. б. н. проф. Г. С. Розенбергу (ИЭВБ РАН), д. б. н. проф. Т. Б. Силаевой (МГУ им. Н. П. Огарева), д. б. н. проф. Д. И. Назимовой (ИЛ СО РАН), д. б. н. Н. С. Пробатовой (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН), д. б. н. проф. С. А. Овеснову (ПГНИУ), к. б. н. К. В. Щукиной (БИН РАН) и к. б. н. С. А. Сенатору (ГБС РАН) за ценные консультации, д. б. н. В. В. Чепиноге (ЦСБС СО РАН) за организационно-техническую помощь в процессе написания статьи. Работа И. Б. Кучерова выполнена в рамках действующе-

го государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации», А. А. Зверева – согласно действующему государственному зада-

нию ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9 «Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирование популяций».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Balandin S. V., Ladygin I. V.** 2002. *Flora i rastitelnost khrebtа Basegi (Sredniy Ural)* [Flora and vegetation of Basegi Ridge (Middle Urals)]. Perm: Bogatyryov P. G. 191 pp. [In Russian] (**Баландин С. В., Ладыгин И. В.** Флора и растительность хребта Басеги (Средний Урал). Пермь: Изд. Богатырев П. Г., 2002. 191 с.).
- Barkman J. J.** 1989. Fidelity and character-species, a critical evaluation. *Vegetatio*. 85: 105–116.
- Blagoveshchenskiy V. V.** 2005. *Rastitelnost Privolzhskoy vozvyshennosti v svyazi s yeyo istoriyey i ratsionalnym ispolzovaniyem* [Vegetation of the Cis-Volga Upland in connection with its history and rational use]. Ulyanovsk: Izdatelstvo Ulyanovskogo gosudarstvennogo universiteta. 715 pp. [In Russian] (**Благовещенский В. В.** Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: Изд-во УлГУ, 2005. 715 с.).
- Blasi C., Stanisci A., Abbate G., Gigli M. P.** 1990. Syntaxonomy and chorology of the *Vaccinium myrtillus* communities in the Monti Reatini (Central Italy). *Giorn. Bot. Ital.* 124(2–3): 259–279. DOI: 10.1080/11263509009428147
- Bogdanovskaya-Guihéneuf Y. D.** 1946. On the origin of the Eurasian swamp and bog flora. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Fasc. 2. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Pp. 425–468. [In Russian] (**Богдановская-Гуенэф И. Д.** О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 425–468).
- Borodina N. V., Dolmatova L. V., Sanaeva L. B., Tereshkin I. S.** 1987. Vascular plants of Mordovian Nature Reserve. In: *Flora i fauna zapovednikov SSSR* [Flora and fauna of nature reserves of the USSR]. Iss. 2. Moscow: IEMEZH AN SSSR. 80 pp. [In Russian] (**Бородина Н. В., Долматова Л. В., Санаева Л. В., Терешкин И. С.** Сосудистые растения Мордовского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. Вып. 2. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1987. 80 с.).
- Braslavskaya T. Yu., Goryachkin S. V., Kutenkov S. A., Mamontov V. N., Popov S. Yu., Puchnina L. V., Sidorova O. V., Torkhov S. V., Churakova E. Yu.** 2017. *Flora i rastitelnost Belomorsko-Kuloyskogo plato* [Flora and vegetation of White Sea-Kuloi Plateau]. Arkhangelsk: Izdatelstvo Severnogo Arkticheskogo federalnogo universiteta. 302 pp. [In Russian] (**Браславская Т. Ю., Горячкин С. В., Кутенков С. А., Мамонтов В. Н., Попов С. Ю., Пучнина Л. В., Сидорова О. В., Торхов С. В., Чуракова Е. Ю.** Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: Изд-во САФУ, 2017. 302 с.).
- Coudun C., Gégout J.-C.** 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *J. Veget. Sci.* 18: 517–524.
- Degteva S. V., Zheleznova G. V., Pystina T. N., Shubina T. P.** 2001. *Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov Yevropeyskogo Severa* [Coenotical and floristical structure of small-leaved forests of European North]. St. Petersburg: Nauka. 269 pp. [In Russian] (**Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П.** Ценоотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.).
- Diekmann M., Lawesson J. E.** 1999. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe. *Folia Geobot. Phytotax.* 34: 127–141.
- Eichwald K. J.** 1959. Die Untergattung der Brombeeren *Cylactis* Rafin. Untersuchung der Phylogenie einer borealen Pflanzengruppe. *Tartu riikliku ülikooli toimetised* 81: 1–286. [In Russian, with extended German and Estonian summaries] (**Эйхвальд К. Ю.** Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы // Учен. записки Тартуск. гос. ун-та, 1959. Вып. 81. 286 с.).
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D.** 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobot.* 18: 1–258.
- Evert R. F., Eichhorn S. E.** 2012. *Raven Biology of Plants*. 8th ed. N. Y.: Freeman. 919 pp.
- Hájková P., Hájek M., Apostolova I., Zelený D., Dítě D.** 2008. Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires. *J. Biogeogr.* 35(2): 282–294.
- Hultén E., Fries M.** 1986. *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*: In 3 t. Königsstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 pp.
- IPCN Chromosome Reports.** 2021. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/16900099?projectid=9> (Accessed on 15 February 2021).

- Isachenko T. I., Lavrenko E. M.** 1980. Phytogeographical subdivision. In: *Rastitelnost yevropeyskoy chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]*. Leningrad: Nauka. Pp. 10–22. [In Russian] (**Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.** Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10–22).
- Kamelin R. V.** 1998. *Materialy po istorii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on history of flora of Asia (Altai Mts. area)]*. Barnaul: Izdatelstvo Altayskogo gosudarstvennogo universiteta. 240 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 1998. 240 с.).
- Kamelin R. V.** 2018. *Geografiya rasteniy [Plant geography]*. St. Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. 306 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В.** География растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2018. 306 с.).
- Kamelin R. V., Ovesnov S. A., Shilova S. I.** 1999. *Nemoralnyye elementy vo florakh Urala i Sibiri [Nemoral elements in the floras of Urals and Siberia]*. Perm: Izdatelstvo Permskogo gosudarstvennogo universiteta. 83 pp. [In Russian] (**Камелин Р. В., Овеснов С. А., Шилова С. И.** Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во ПГУ, 1999. 83 с.).
- Kaplan Z.** 2001. Taxonomic and nomenclatural notes on *Luzula* subg. *Pterodes*. *Preslia (Praha)*. 73: 59–71.
- Kleopov Yu. D.** 1941. Main features of formation of broad-leaved forest flora in European part of the USSR. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]*. Fasc. 1. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Pp. 183–256. [In Russian] (**Клеопов Ю. Д.** Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 183–256).
- Kleopov Yu. D.** 1990. *Analiz flory shirokolistvennykh lesov yevropeyskoy chasti SSSR [Analysis of broad-leaved forest flora of European part of the USSR]*. Kiev: Naukova Dumka. 352 pp. [In Russian] (**Клеопов Ю. Д.** Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.).
- Kucherov I. B.** 2003. Chorological pattern in plant affinity to vegetation of different types and its causes (by the example of North-European forests). *Journal of General Biology* 64(6): 479–500. [In Russian, in English] (**Кучеров И. Б.** Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии, 2003. Т. 64, № 6. С. 479–500).
- Kucherov I. B.** 2015. Linear response of plant composition and abundance to climatic factors in northern- and middle-boreal spruce forests of European Russia. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy [Phytodiversity of Eastern Europe]* 9, 3: 6–26. [In Russian] (**Кучеров И. Б.** Линейная зависимость состава и обилия растений от климатических факторов в ельниках средней и северной тайги Европейской России // Фиторазнообразии Восточной Европы, 2015. Т. 9, № 3. С. 6–26).
- Kucherov I. B.** 2016. On the subdivision of distribution types of multizonal and multiregional species for purposes of the adjoint analysis of vascular, bryophyte, and lichen floras. *Komarovskiye chteniya [Readings after V. L. Komarov] (Vladivostok)* 64: 138–197. [In Russian] (**Кучеров И. Б.** О подразделении типов ареалов полизональных и плюрирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения (Владивосток), 2016. Т. 64. С. 138–197).
- Kucherov I. B.** 2017. Shifts in ecological and phytocoenotical behavior of *Molinia caerulea* (Poaceae). *Bot. Zhurn.* 102(11): 1475–1503. [In Russian] (**Кучеров И. Б.** Изменчивость эколого-ценотической приуроченности *Molinia caerulea* (Poaceae) // Бот. журн., 2017. Т. 102, № 11. С. 1475–1503).
- Kucherov I. B.** 2019. *Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobrazie svetlokhvoynykh lesov srednei i severnoi taigi Yevropeyskoy Rossii [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]*. St. Petersburg: Marathon. 568 pp. [In Russian] (**Кучеров И. Б.** Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон, 2019. 568 с.).
- Kucherov I. B., Milevskaya S. N., Tikhomirov A. A.** 2000. Vascular plants of Kivach Nature Reserve: An annotated checklist. In: *Flora i fauna zapovednikov [Flora and Fauna of Nature Reserves]*. Iss. 64. Moscow: IPEE RAN. 108 pp. [In Russian] (**Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А.** Сосудистые растения заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 64. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. 108 с.).
- Kupriyanov A. N., Kazmina S. S., Zverev A. A.** 2018. Change in the vegetation of the Karakanskiy Ridge near surface coal mines. *Tomsk State University Journal of Biology* 43: 66–88. [In Russian] (**Куприянов А. Н., Казьмина С. С., Зверев А. А.** Изменение флористического состава растительных сообществ Караканского хребта вблизи угольных разрезов // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология, 2018. № 43. С. 66–88.) DOI: 10.17223/19988591/43/4
- Kurnayev S. F.** 1968. *Osnovnyye tipy lesa sredney chasti Russkoy ravniny [Main forest types of the Russian Plain midland]*. Moscow: Nauka. 354 pp. [In Russian] (**Курнаев С. Ф.** Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 354 с.).
- Lakin G. F.** 1990. *Biometriya [Biometrics]*. 4th ed. Moscow: Vysshchaya Shkola. 352 pp. [In Russian] (**Лакин Г. Ф.** Биометрия. 4-е изд. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.).

- Lavrenko E. M.** 1934. *Melica* L. In: *Flora SSSR [Flora URSS]*. Vol. 2. Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR. Pp. 332–352. [In Russian] (**Лавренко Е. М.** Род *Melica* L. // Флора СССР. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. С. 332–352).
- Leuschner C., Ellenberg H.** 2017. *Vegetation ecology of Central Europe. Vol. I: Ecology of Central European forests*. Cham: Springer. 971 pp.
- Lippmaa T.** 1938. Areal und Altersbestimmung einer Union (*Galeobdolon-Asperula-Asarum* U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. *Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuens.* 6, 2–3: 1–152.
- Matveyeva N. V.** 1998. *Zonalnost v rastitel'nom pokrove Arktiki [Zonation in plant cover of the Arctic]*. St. Petersburg: Nauka. 220 pp. [In Russian] (**Матвеева Н. В.** Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.).
- Meusel H., Jäger E., Weinert R.** 1965. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Bd 1. Jena: Gustav Fischer. 258 S.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavián García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L.** 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.* 19 (Suppl. 1): 3–264. DOI: 10.1111/avsc.12257
- Nitsenko A. A.** 1969. On the history of formation of contemporary types of small-leaved forests in the North-West of the European part of the USSR. *Bot. Zhurn.* 54(1): 3–13. [In Russian] (**Ниценко А. А.** К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн., 1969. Т. 54, № 1. С. 3–13).
- Nitsenko A. A.** 1972. *Tipologiya melkolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Typology of small-leaved forests in the European part of the USSR]*. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. 140 pp. [In Russian] (**Ниценко А. А.** Типология мелколиственных лесов Европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 140 с.).
- Novikov V. S.** 1976. Rod Ozhika – *Luzula* DC. [Genus Wood rush – *Luzula* DC.] In: *Flora yevropeyskoy chasti SSSR [Flora partis europaeae URSS]*. T. 2. Leningrad: Nauka. Pp. 76–83. [In Russian] (**Новиков В. С.** Род Ожика – *Luzula* DC. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 76–83).
- Opredelitel rasteniy Srednego Povolzhya [Guide to plants of Middle Volga area]**. 1984. Leningrad: Nauka. 392 pp. [In Russian] (**Определитель растений Среднего Поволжья**. Л.: Наука, 1984. 392 с.).
- Ovesnov S. A.** 2009. *Mestnaya flora. Flora Permskogo kraia i yeyo analiz [The regional flora. Flora of the Perm Territory and its analysis]*. Perm: Izdatelstvo Permskogo gosudarstvennogo universiteta. 215 pp. [In Russian] (**Овеснов С. А.** Местная флора. Флора Пермского края и ее анализ. Пермь: Изд-во ПГУ, 2009. 215 с.).
- Paal J.** 1978. *Pervichnyye geobotanicheskiye dannyye: skhemy raspolozheniya probnykh ploshchadey, obiliye vidov rasteniy po otdel'nykh yarusam, moshchnost geneticheskikh gorizontov pochvennogo profilya [Raw geobotanical data: permanent plot location arrangements, plant species abundance in different layers, thickness of soil profile horizons]*. Kivach. 223 pp. (Manuscript stored at the Kivach Nature Reserve Archive.) [In Russian] (**Пааль Я. Л.** Первичные геоботанические данные: схемы расположения пробных площадей, обилие видов растений по отдельным ярусам, мощность генетических горизонтов почвенного профиля. Кивач, 1978. 223 с. (Рукопись в архиве заповедника «Кивач»)).
- Parfenov V. I.** 1998. Adaptation of plant species at the limits of their ranges in the temperate zone plain. In: *Izucheniye biologicheskogo raznoobraziya metodami sravnitel'noy floristiki [Biodiversity studies based upon methods of comparative florology]*. St. Petersburg. Pp. 99–106. [In Russian] (**Парфенов В. И.** Адаптация видов растений на границах равнинных ареалов умеренной зоны // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб.: НИИХ СПбГУ, 1998. С. 99–106).
- Ramenskaya M. L.** 1983. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]*. Leningrad: Nauka. 203 pp. [In Russian] (**Раменская М. Л.** Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 203 с.).
- Rysin L. P., Savelyeva L. I.** 2002. *Yelovyye lesa Rossii [Spruce forests of Russia]*. Moscow: Nauka. 335 pp. [In Russian] (**Рысин Л. П., Савельева Л. И.** Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.).
- Saksonov S. V.** 2006. *Samarolukskiy floristicheskiy fenomen [Samara Meander floristical phenomenon]*. Moscow: Nauka. 263 pp. [In Russian] (**Саксонов С. В.** Самаролукский флористический феномен. М.: Наука, 2006. 263 с.).
- Saksonov S. V., Senator S. A.** 2012. *Putevoditel po Samarskoy flore (1851–2011) [Guide to flora of Samara Region (1851–2011)]*. Tolyatti: Cassandra. 511 pp. [In Russian] (**Саксонов С. В., Сенатор С. А.** Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Тольятти: Кассандра, 2012. 511 с.).
- Scheffé H.** 1959. *The analysis of variance*. N. Y.: Wiley. 477 pp.
- Seledets V. P., Probatova N. S.** 2012. *Ecological ranges and ecological niches of plant species in the monsoon zone of Pacific Russia*. N. Y.: Nova Science Publ. 154 pp.
- Shaposhnikov Ye. S., Korotkov K. O., Minaeva T. Yu.** 1988. *K sintaksonomii yelovykh lesov Tsentralno-Lesnogo zapovednika. Ch. I. Nemoralnyye i travyano-bolotnyye yelniki [On the syntaxonomy of spruce forests in the Tsentral-*

no-Lesnoy Nature Reserve. Pt I. Nemoral-herb and swampy grass spruce forests]. Moscow: Deposited at VINITI, No 4083-B88; 72 pp. (Manuscript). [In Russian] (**Шапошников Е. С., Коротков К. О., Минаева Т. Ю.** К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч. I. Неморальные и травяно-болотные ельники. М.: Деп. ВИНТИ № 4083-B88, 1988. 72 с. (Рукопись)).

Shovkun M. M., Yanitskaya T. M. 1999. Vascular plants of Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve (An annotated checklist). In: *Flora i fauna zapovednikov [Flora and fauna of nature reserves]*. Iss. 77. Moscow: IPEE RAN. 52 pp. [In Russian] (**Шовкун М. М., Яницкая Т. М.** Сосудистые растения заповедника «Калужские засеки» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 77. М.: ИПЭЭ РАН, 1999. 52 с.).

Smith S. E., Read D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. Oxford: Acad. Press. 787+17 pp.

Snedecor G. W., Cochran W. G. 1956. *Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology*. 5th ed. Ames, IO: Iowa State College Press. 534 pp.

Sochava V. B. 1946. Problems of florogenesis and phylocoenogenesis of the Manchurian mixed forest. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]*. Fasc. 2. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. Pp. 283–320. [In Russian] (**Сочава В. Б.** Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 283–320).

Sosudistyye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory) [Vascular plants of Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. 2010. T. B. Silayeva (Ed.). Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo gosudarstvennogo universiteta. 352 pp. [In Russian] (*Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры)*). Силаева Т. Б. (ред.). Саранск: Изд-во Мордов. гос. ун-та, 2010. 352 с.).

Sukachev V. N. 1928. *Rastitelnyye soobshchestva (Vvedeniye v fitosotsiologiyu) [Plant communities (Introduction to phytosociology)]*. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga. 232 pp. [In Russian] (**Сукачев В. Н.** Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с.).

Tolmachev A. I. 1954. *K istorii vznikhoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi [On the history of origin and evolution of dark-coniferous boreal forest]*. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR. 156 pp. [In Russian] (**Толмачев А. И.** К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.).

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

Tzvelev N. N., Probatova N. S. 2019. *Zlaki Rossii [Grasses of Russia]*. Moscow: KMK Sci. Press. 646 pp. [In Russian] (**Цвелев Н. Н., Пробатова Н. С.** Злаки России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 646 с.).

Vasilevich V. I. 1996. Upland birch forests in North-West of European Russia. *Bot. Zhurn.* 81(11): 1–13. [In Russian] (**Василевич В. И.** Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн., 1996. Т. 81, № 11. С. 1–13).

Yarutkin I. A. 1980. On the zonation of the right bank of the Middle Volga. *Bot. Zhurn.* 65(3): 345–360. [In Russian] (**Яруткин И. А.** О зональной принадлежности растительности правобережья Средней Волги // Бот. журн., 1980. Т. 65, № 3. С. 345–360).

Yurtsev B. A. 1968. *Flora Suntar-Khayata: Problemy istorii vysokogornyykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Khayata Ridge: Problems of history of alpine landscapes of North-Eastern Siberia]*. Leningrad: Nauka. 236 pp. [In Russian] (**Юрцев Б. А.** Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 236 с.).

Zhitlukhina T. I. 2013. *Zakony rastitelnogo kontinuumu. Invarianty v dinamike fitotsenozov [Regularities of vegetation continuum: Invariants in dynamics of phytocoenoses]*. Saarbrücken: LAP Lambert Acad. Publ. 261 pp. [In Russian] (**Житлухина Т. И.** Законы растительного континуума. Инварианты в динамике фитоценозов. Saarbrücken: LAP Lambert Acad. Publ., 2013. 261 с.).

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

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