

УДК 581.552: 58.072
doi: 10.17223/19988591/27/5

М.В. Бочарников¹, Д.М. Данилина², А.В. Пономарев²

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

² Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

Межвидовые ценоотические связи орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) на горном профиле в Западном Саяне

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 13-05-00968-А,
09-04-98040-р_сибирь_а, 09-04-10066-к

На основе коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ проведена оценка ценоотической связи орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) с видами высших сосудистых растений, мхов и лишайников, слагающих ценофлоры лесов пергумидного сектора Западного Саяна. Среди значимых коэффициентов сопряженности выявлены 2 группы положительных сопряженностей разной степени связи и группа отрицательных сопряженностей. Использование массива описаний лесов всего горного профиля (от подтайги до субальпийских редколесий) позволило выявить региональную специфику горной территории через эколого-ценоотические отношения орляка как одного из важнейших доминантов подтаежных лесов с видами лесных сообществ полного высотного спектра. Важной особенностью лесов пергумидного сектора Западного Саяна является высокая доля участия неморальных элементов и высокоотравя (крупнотравья), распространенных в широком спектре эколого-географических условий. Отмечается их тесная связь с орляком, обнаруживающим высокую активность в подтаежных лесах, где формируются сообщества орлякового специесикла с его доминированием либо значительным участием. При уменьшении теплообеспеченности в верхней части подпооя черневых лесов экотопический ареал орляка резко выклинивается, что отражается в отрицательных по знаку связях его с типичными бореальными и субальпийскими элементами.

Ключевые слова: папоротник-орляк; Западный Саян; горный профиль; подтайга; коэффициент сопряженности Бравэ; специесикл.

Введение

Орляк, произрастающий на территории Сибири, в 2005 г. И.И. Гуреевой и К.Н. Пейджем описан в качестве подвида орляка соснового (*Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page) [1]. Его типовой подвида распространен в континентальной Европе от Шотландии и Скандинавии до Польши и Германии. Для *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, описанного из окрестностей Новосибирска, авторы таксона И.И. Гуреева и К.Н. Пейдж устанавливают ареал, охватывающий территории Сибир-

ри, преимущественно южнее 60° с. ш., и севера Европейской России. Оба подвида *Pteridium pinetorum* считаются отличными от северо-американского *Pteridium latiusculum* (Desv.) Hieron ex Fr., который не выходит за пределы Северной Америки [2]. В пользу видовой обособленности орляка, произрастающего в Сибири, высказывается и известный исследователь птеридофлоры Сибири А.И. Шмаков [3].

Таким образом, сибирский подвид орляка соснового есть таксон, обладающий значительной протяженностью ареала. Это позволяет ожидать проявления отличий в морфологической, экологической и ценоотической структурах вида и его географических популяций, что и подтверждается последними исследованиями [4].

Орляк является одним из наиболее важных доминантов предгорных и низкогорных лесов Западного Саяна [5, 6]. Типы леса с доминированием или значительным участием этого папоротника при тождественности всех подчиненных древостоем ярусов могут быть объединены в один орляковый **специесцикл** (термин С.Я. Соколова, [7]). В него войдут орляковые и близкие к ним серии сосновых и сосново-мелколиственных лесов юга Сибири [8], получившие широкое распространение, в частности, и в подтаежно-лесостепном высотном поясе Западного и Восточного Саян [9, 10]. Это, как правило, условно-коренные и производные сосновые, березовые, осиновые, часто березово-сосновые смешанные леса, отличающиеся повышенной производительностью (I–II классы бонитета). Они приурочены к условиям слабо- и среднерасчлененного рельефа делювиальных шлейфов, развиваются на относительно богатых серых и темно-серых лесных почвах на абсолютных высотах 250–600 м.

Термин «специесцикл», рассматриваемый разными авторами [7, 11], определяет объем синтаксона, который является ключевым для данного исследования.

В ботанико-географическом отношении орляковые типы леса (здесь и далее под ними понимается весь **специесцикл** с участием *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) имеют широкое распространение в предгорных районах всего Алтае-Саянского экорегиона. Общность орляковых типов леса определяется их принадлежностью к категории предгорных подтаежных лесов единого генетического комплекса Урало-Сибирской фратрии формаций [12]. Высокое своеобразие подтаежных лесов отмечалось неоднократно [8, 13, 14]. В.Б. Сочава [12] относил их к особому типу эпиформаций. Благодаря изучению истории развития флоры [15, 16] и климатической ординации [17], было показано, что южносибирские подтаежные леса представляют своеобразный зональный коренной климатический тип растительности. Его структурное богатство, представленное разнообразием состава флоры, экобиоморф и эколого-ценоотических групп (ЭЦГ), коррелирует с важнейшими биоклиматическими параметрами в зависимости от географического положения [18].

Одним из интересных в ботанико-географическом отношении вариантов подтайги является вариант, формирующийся в предгорьях наиболее влажного (пергумидного) сектора Алтае-Саянского экорегиона, на наветренных склонах Западного и Восточного Саян [19], относимых к барьерно-дождевым ландшафтам [20].

Одной из важнейших региональных особенностей подтайги Западного Саяна является высокая роль в растительном покрове орляковых типов сосновых, березовых, березово-сосновых лесов. К типичным чертам сообществ следует отнести разреженность древостоев, высокое видовое богатство и насыщенность (одни из наиболее высоких значений для континентальной Сибири), богатый спектр эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов травяного яруса. В структуре характерных для подтайги растительных сообществ стоит отметить заметную роль в подлеске кустарников (*Spiraea media*, *S. chamaedryfolia*, *Rosa acicularis*), в травяном ярусе – корневищных мезофильных осок и злаков – доминантов основных типов леса (*Carex macroura*, *Calamagrostis arundinacea*, *Poa sibirica*), а также активность сибирских видов мезофильного разнотравья и крупнотравья (*Pulmonaria mollis*, *Geranium pseudosibiricum*, *Cimicifuga foetida*, *Pleurospermum uralense*, *Heracleum dissectum*, *Paeonia anomala*, *Trollius asiaticus*). Помимо широкого развития этих видов, флористический состав подтаежных лесов значительно обогащается элементами ксеромезофильного лесостепного разнотравья и боровыми видами, присутствующими в целом ряде местообитаний (*Lathyrus humilis*, *L. frolovii*, *Aconitum barbatum*, *Iris ruthenica*, *Vicia unijuga* и др.).

Типы леса орляковых серий тяготеют к теплообеспеченным экотопам с хорошим дренажем, занимая местообитания пологих и относительно крутых склонов. В системе экологических координат ценопопуляции орляка достигают оптимума в условиях нормального дренажа и повышенной трофности. При увеличении проточного увлажнения большее распространение получают осинники орляково-крупнотравные, а при усилении дренажа или повышении сухости воздуха – березовые и сосновые типы леса орляково-осочковой серии.

Целью исследования является определение региональных особенностей межвидовых ценотических связей орляка, проявляющихся в лесах пергумидного климатического сектора Западного Саяна на профиле через северный макросклон. Здесь представлен достаточно широкий диапазон высотных поясов и соответствующих им ВПК типов леса – от подтайги и черневых лесов до субальпийских лугов и редколесий. Для достижения цели необходимо было определить положительные и отрицательные связи орляка с другими видами и выявить комплекс экологически и ценотически близких с ним видов.

Материалы и методики исследования

В работе использованы оригинальные материалы, собранные в Западном Саяне на хребтах Кулумыс, Ойский, Кедранский в ходе полевых се-

зонов 2008–2010 гг. в составе комплексного отряда лесотипологов и лесоводов Института леса СО РАН на базе Ермаковского стационара. Полевые исследования включали составление геоботанических описаний с проведением лесотаксационных работ в лесных сообществах по топтоэкологическим трансектам, равномерно распределенным по разным высотным уровням горной страны. Всего по стандартным методикам [21, 22] выполнено 137 полных геоботанических описаний лесных сообществ на различных частях склонов холмов и хребтов, разных экспозиций и крутизны, в речных долинах и котловинах. Описания проводились на площадках 400 м². При характеристике видового состава нижних ярусов учитывалось проективное покрытие всех видов сосудистых растений, наземных мхов и лишайников (в процентах). Составление описаний проходило по фитокатенам с охватом всех уровней горных склонов, характеризующих тип вещественно-энергетических потоков: элювиального, транзитного и аккумулятивного, соответствующих верхней, средней и нижней частям склонов [23]. Всего было заложено 16 топтоэкологических трансект, охватывающих все уровни высотного поясного спектра горной системы.

В ходе полевых исследований на описываемых пробных площадях было зафиксировано 360 видов высших сосудистых растений, а также преобладающие виды напочвенных мхов и лишайников. Орляк зафиксирован в 51 описании, в которых насчитывается в целом 257 видов. В сообществах орлякового специесцикла с доминированием либо значительным участием орляка выполнено 23 описания, в которых отмечено 203 вида. Латинские названия видов сосудистых растений даны по сводке «Конспект флоры Сибири...» [24]. Названия листостебельных мхов приведены в соответствии со сводкой М.С. Игнатова и др. [25]. Названия лишайников даны по «Определителю лишайников СССР» [26, 27].

Для выявления межвидовых сопряженностей использован коэффициент Бравэ. Он является наиболее математически строгим и находится в прямой связи с классическим коэффициентом сопряженности Пирсона – критерием χ^2 [28]. Это симметричный центрированный коэффициент, что позволяет выявлять не только силу, но и направление связи. Коэффициент оперирует признаком присутствия – отсутствия видов и не учитывает их обилие в сообществах, в чем приходится признать ограниченность его возможностей.

В исследовании в программе Turboveg [29] создана база данных геоботанических описаний, характеризующих лесные сообщества подтаежного, черневого, горнотаетного и субальпийского высотного поясного комплексов Западного Саяна. Данная выборка позволяет оценить ценоотическую роль орляка на исследуемой горной территории, растительный покров которой представлен всем высотным поясным спектром, характеризующим избыточно-влажную климатическую фацию горных лесов Саяна. Ограничение выборки только подтаежными сообществами орлякового специесцикла привело бы к исключению из анализа межвидовых сопряженностей с боре-

альными и субальпийскими элементами, ценотически прочно связанными с лесами верхней части горного профиля.

Для расчета коэффициента определена встречаемость видов. Редкие виды, встречающиеся менее чем в 10 % описаний, исключены из анализа. Таким образом, составлена выборка из 199 видов, в том числе орляка. В программе Excel с учетом встреч в описаниях с каждым из видов для орляка рассчитан коэффициент Бравэ:

$$Kb = \frac{a * N - M1 * M2}{\sqrt{M1 * (-M1)} * \sqrt{M2 * (-M2)}},$$

где a – число совместных встреч видов; N – общее количество описаний, участвующих в анализе; $M1$ – количество описаний, где присутствует первый вид; $(-M1)$ – количество описаний, где первый вид отсутствует; $M2$ – количество описаний, где присутствует второй вид; $(-M2)$ – количество описаний, где второй вид отсутствует.

В качестве первого вида выступает орляк. Он отмечен более чем в трети описаний (51 из 137). В качестве второго вида последовательно выступает каждый из остальных 198 видов, участвующих в анализе.

Критерий χ^2 связан с коэффициентом Бравэ через формулу

$$\chi^2 = Kb^2 * N,$$

Связь коэффициента Бравэ с критерием χ^2 делает возможным определение статистической значимости полученных коэффициентов. Они сверены с критическим значением для 5% уровня значимости [30], который равен 3,84. Полученные значения критерия χ^2 менее данного показателя исключены из дальнейшего анализа как статистически недостоверные.

При анализе степени сопряженности использованы данные о приуроченности видов к эколого-ценотическим [31, 32], ареалогическим и пояс-но-зональным [33] группам. Учтены также предпочтения видов к условиям увлажнения и богатства почв, отраженные в экологических шкалах [34, 35].

Результаты исследования и обсуждение

В результате длительной адаптации видов в условиях воздействия биотических и абиотических факторов в растительных сообществах устанавливаются определенные межвидовые отношения. Вид с высоким потенциалом (виолент и эксплерент одновременно) – орляк – является доминантом и со-эдификатором многих сообществ, а в ряде случаев – при отсутствии лесного полога – и эдификатором, оказывая большое воздействие на сопутствующие виды. В ходе взаимодействия между всеми видами формируются сочетания экологически и ценотически близких видов, образующих плеяды.

Для орляка получено 198 коэффициентов Бравэ и критерия χ^2 , характеризующих степень его сопряженности с другими видами. Из них выбраны

достоверные с 5%-ным уровнем значимости 113 коэффициентов (таблица). Среди статистически значимых, в зависимости от тесноты и направленности связи орляка с другими видами, выделяют 3 группы сопряженностей. К первой группе относят виды с *высокой положительной связью* (коэффициент Браве 0,4–0,6, значение критерия χ^2 – более 16). Группа включает 32 вида. Наиболее тесная связь с орляком отмечается у сосны обыкновенной как лесообразователя в основных типах сообществ, в которых распространен папоротник, а также у активных подтаежных видов *Rubus saxatilis* и *Lathyrus frolovii*.

**Сопряженность орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*)
в лесных сообществах пергумидного сектора Западного Саяна /**

**Correlation of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*
in forest communities of the perhumid sector of the Western Sayan**

Виды / Species	Kb	Kb ²	χ^2
<i>Rubus saxatilis</i> L.	0,6	0,4	56,3
<i>Pinus sylvestris</i> L.	0,6	0,4	53,0
<i>Lathyrus frolovii</i> Rupr.	0,6	0,3	45,2
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	0,5	0,3	38,0
<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend. subsp. <i>krylovii</i> (Iljin) Naumova	0,5	0,3	37,8
<i>Crepis sibirica</i> L.	0,5	0,3	37,1
<i>Galium boreale</i> L.	0,5	0,3	35,0
<i>Vicia unijuga</i> A. Br.	0,5	0,3	34,6
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	0,5	0,2	33,5
<i>Viola uniflora</i> L.	0,5	0,2	29,9
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	0,5	0,2	28,4
<i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler	0,5	0,2	27,9
<i>Vicia sylvatica</i> L.	0,5	0,2	27,9
<i>Bupleurum longifolium</i> L. subsp. <i>aureum</i> (Fischer ex Hoffm.) Soy	0,4	0,2	25,5
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.	0,4	0,2	25,3
<i>Polygonatum odoratum</i> (Miller) Druce	0,4	0,2	25,0
<i>Euphorbia lutescens</i> Ledeb.	0,4	0,2	24,9
<i>Padus avium</i> Miller	0,4	0,2	23,4
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0,4	0,2	22,6
<i>Angelica sylvestris</i> L.	0,4	0,2	22,5
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	0,4	0,2	21,6
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0,4	0,2	21,6
<i>Fragaria vesca</i> L.	0,4	0,2	20,8
<i>Lathyrus gmelinii</i> Tritic.	0,4	0,1	20,2
<i>Viburnum opulus</i> L.	0,4	0,1	20,0
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	0,4	0,1	19,6
<i>Anemone baikalensis</i> Turcz.	0,4	0,1	18,8
<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Sprengel	0,4	0,1	18,6
<i>Vicia sepium</i> L.	0,4	0,1	18,0
<i>Betula pendula</i> Roth	0,4	0,1	17,8
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	0,4	0,1	17,6

Продолжение таблицы / Table (continued)

Виды / Species	Kb	Kb ²	χ^2
<i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench	0,4	0,1	16,9
<i>Geranium pseudosibiricum</i> J. Meyer	0,3	0,1	16,7
<i>Cacalia hastata</i> L.	0,3	0,1	16,1
<i>Aconitum volubile</i> Pallas ex Koelle	0,3	0,1	15,9
<i>Brunnera sibirica</i> Steven	0,3	0,1	15,8
<i>Thalictrum minus</i> L.	0,3	0,1	15,5
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0,3	0,1	14,7
<i>Serratula coronata</i> L.	0,3	0,1	14,7
<i>Carex macroura</i> Meinsh.	0,3	0,1	13,9
<i>Cimicifuga foetida</i> L.	0,3	0,1	13,8
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	0,3	0,1	13,7
<i>Heracleum dissectum</i> Ledeb.	0,3	0,1	13,5
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	0,3	0,1	12,4
<i>Saussurea controversa</i> DC.	0,3	0,1	12,4
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	0,3	0,1	12,4
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0,3	0,1	10,9
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	0,3	0,1	10,6
<i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Miscz.	0,3	0,1	10,3
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Hudson) Beauv.	0,3	0,1	10,2
<i>Salix caprea</i> L.	0,3	0,1	10,2
<i>Milium effusum</i> L.	0,3	0,1	9,5
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	0,3	0,1	9,2
<i>Aconitum barbatum</i> Pers.	0,3	0,1	8,8
<i>Cypripedium guttatum</i> Sw.	0,3	0,1	8,8
<i>Dianthus superbus</i> L.	0,3	0,1	8,8
<i>Fragaria viridis</i> Duch.	0,3	0,1	8,8
<i>Viola dactyloides</i> Schultes	0,3	0,1	8,8
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	0,2	0,1	8,2
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	0,2	0,1	7,7
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartman	0,2	0,1	7,4
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	0,2	0,1	7,4
<i>Viola canina</i> L.	0,2	0,1	7,4
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	0,2	0,1	6,9
<i>Vicia megalotropis</i> Ledeb.	0,2	0,0	6,5
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0,2	0,0	6,4
<i>Ranunculus submarginatus</i> Ovcz.	0,2	0,0	6,2
<i>Populus tremula</i> L.	0,2	0,0	5,9
<i>Campanula glomerata</i> L.	0,2	0,0	5,7
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	0,2	0,0	5,7
<i>Vicia cracca</i> L.	0,2	0,0	5,7
<i>Viola hirta</i> L.	0,2	0,0	5,7
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar	0,2	0,0	5,0
<i>Inula salicina</i> L.	0,2	0,0	4,1
<i>Phlomis tuberosa</i> L.	0,2	0,0	4,1
<i>Parmica impatiens</i> (L.) DC.	0,2	0,0	4,1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	0,2	0,0	4,1

Окончание таблицы / Table (end)

Виды / Species	Kb	Kb ²	χ^2
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	0,2	0,0	3,9
<i>Melica nutans</i> L.	0,2	0,0	3,9
<i>Sphagnum</i> species	-0,2	0,0	4,1
<i>Cardamine macrophylla</i> Willd.	-0,2	0,0	4,4
<i>Dicranum flexicaule</i> Brid., Bryol.	-0,2	0,0	4,4
<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar	-0,2	0,0	4,4
<i>Betula rotundifolia</i> Spach	-0,2	0,0	5,0
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	-0,2	0,0	5,0
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	-0,2	0,0	5,7
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-0,2	0,0	6,1
<i>Athyrium distentifolium</i> Tausch ex Opiz	-0,2	0,0	6,7
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	-0,2	0,1	7,1
<i>Bistorta major</i> S.F. Gray	-0,2	0,1	7,4
<i>Caltha palustris</i> L.	-0,2	0,1	7,4
<i>Solidago dahurica</i> Kitag.	-0,2	0,1	7,9
<i>Linnaea borealis</i> L.	-0,2	0,1	8,0
<i>Euphorbia altaica</i> Ledeb.	-0,2	0,1	8,5
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	-0,2	0,1	8,5
<i>Rhododendron aureum</i> Georgi	-0,2	0,1	8,5
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	-0,3	0,1	10,7
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.	-0,3	0,1	11,5
<i>Dicranum polysetum</i> Sw., Monthly	-0,3	0,1	12,0
<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. et D. Löve	-0,3	0,1	14,7
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	-0,3	0,1	14,8
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Tritsch	-0,3	0,1	15,5
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Harm.	-0,3	0,1	15,5
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	-0,4	0,2	22,8
<i>Trientalis europaea</i> L.	-0,4	0,2	23,8
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	-0,4	0,2	26,8
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-0,4	0,2	27,3
<i>Pleurozium schreberii</i> (Brid.) Mitt.	-0,5	0,2	27,9
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	-0,5	0,2	28,9
<i>Carex iljinii</i> V. Krecz.	-0,5	0,2	30,1
<i>Polytrichum commune</i> L.	-0,5	0,2	33,9
<i>Lonicera altaica</i> Pall. ex DC.	-0,6	0,3	47,7

Примечание. Kb – коэффициент сопряженности Браве; χ^2 – критерий хи-квадрат /

Note. Kb - Bravais correlation coefficient; χ^2 - chi-square criterion.

Значения коэффициентов 0,4–0,5 означают сопряженность орляка с видами преимущественно широкого географического распространения и отчасти с эндемиками. В фитоценоотическом отношении в горах Южной Сибири большинство видов приурочено к подтаежным низкорослым лесам,

в сообществах которых отмечается их высокое обилие и встречаемость. *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum* формируют соответственно вейниковые и коротконожковые серии типов леса, в сообществах которых орляк играет содоминирующую или второстепенную роль. Помимо типичных подтаежных видов, отмечается сильная положительная связь орляка с некоторыми видами неморальной и лугово-лесной крупнотравной эколого-ценотических групп [32, 36]. Они имеют либо сплошное или дизъюнктивное евро-сибирское распространение, либо являются эндемиками гор Южной Сибири. К неморальным элементам относятся *Cruciata glabra* subsp. *krylovii* и *Anemone baikalensis*. Среди видов крупнотравья, являющихся, как правило, высокотравными элементами [37], наиболее тесная связь с орляком отмечается для *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, *Pleurospermum uralense*. Высокая степень связи этих видов с орляком отражает региональную специфику лесов пергумидного сектора Западного Саяна. Здесь ценофлоры орляковых и ряда других подтаежных типов леса обогащены мезогигрофильными и мегатермными элементами, наибольшее развитие которых приходится на леса черневого комплекса. Если в климатическом отношении специфика подтайги проявляется в повышенном увлажнении (гумидности), то в фитоценотическом она выражается в высокой сопряженности подтаежных разнотравных, неморальных и высокотравных элементов.

Ко второй группе сопряженностей относят виды со *средней положительной связью* (коэффициент Бравэ 0,2–0,3). Эта обширная группа из 47 видов разнообразна по эколого-ценотическому спектру. Ряд видов, будучи близкими к орляку экологически и ценотически, относятся вместе с ним к группе лугово-лесного разнотравья, очень обширной и достаточно разнородной. Например, *Carex macroura*, типичный подтаежный вид юга Сибири, зачастую встречается совместно с орляком, однако ценотический оптимум формируемых этой мезофильной осокой типов леса приходится на более дренированные и трофически бедные местообитания. Ряд видов, таких как *Cypripedium guttatum*, *Cimicifuga foetida*, *Milium effusum*, имеют высокую встречаемость во многих подтаежных типах леса, поэтому связь с орляком значимая и положительная, однако не столь высокая. Обращает на себя внимание также лесостепная эколого-ценотическая группа видов, с которыми у орляка отмечается положительная связь (*Dianthus superbus*, *Fragaria viridis*, *Viola dactyloides*).

Региональная специфика подтайги предгорий Западного Саяна проявляется не только в участии в ее флоре неморальных элементов черневых лесов, но и в присутствии лесостепных видов. За счет проникновения этих видов в предгорья хребта ценофлоры орляковых типов леса и других типов с участием орляка обогащаются лесостепными элементами, что отражается на степени их сопряженности (см. таблицу).

К третьей группе сопряженностей относятся виды с *отрицательной связью*. Это виды различных синтаксономических единиц, по своей экологии резко отличные от орляка. Они либо не встречаются совместно с орляком,

либо их встречи в одном фитоценозе носят случайный характер, обычно вблизи экотона высотно-поясных подразделений. Наибольшие коэффициенты отмечаются для бореальных видов, образующих консервативную ценофлору темнохвойной тайги. К ним относятся бореальные зеленые мхи широкого распространения и гипарктомонтанные лишайники (*Cladina stellaris*, *Cladonia gracilis*). Отмечаются также эндемичные для Южной Сибири виды. *Carex iljinii* тесно связан с темнохвойными лесами горнотаежного пояса. *Bergenia crassifolia*, петрофитный по экологии вид, ценоотически приурочен к горнотаежным лесам, где хорошо развиты подходящие для его произрастания субстраты. Слабая отрицательная связь (коэффициент Бравэ 0,2) отмечается для орляка и видов борово-таежной, приручейной, мохово-болотной ЭЦГ. Их оптимум приходится на пихтовые и кедровые леса горнотаежного и субальпийского высотных поясов. Непосредственно с ценозообразователями темнохвойной тайги – пихтой и кедром – связь также отрицательная, что объясняется светолюбием и теплолюбием орляка.

Группы видов с различной степенью ценоотической связи с орляком имеют отличия в ареалогических спектрах. Снижается доля видов евро-сибирского и евро-азиатского типов распространения с уменьшением сопряженности. В группе с отрицательной связью эти виды замещаются голарктическими видами и космополитами, характерными для обширных пространств бореальной области и зачастую прочно ценоотически связанными с типичными таежными сообществами. Прочно связанные с орляком виды тяготеют преимущественно к югу бореальной зоны, а также к неморальной зоне. Такие виды имеют сплошной либо дизъюнктивный евро-азиатский характер распространения. Некоторые из них в горах пергумидного сектора Западного Саяна находятся на восточной границе своего ареала.

Заключение

Эколого-фитоценоотическая приуроченность орляка в пергумидном биоклиматическом секторе гор Западного Саяна тесно связана с предгорными подтаежными лесами, в которых обнаруживается его высокая активность. В хорошо дренированных и достаточно теплообеспеченных местообитаниях пологих и средней крутизны склонов делювиальных шлейфов горной системы широкое распространение получают сосновые и березово-сосновые леса орлякового специесцикла с доминированием или значительным участием орляка. В этих сообществах на основе анализа коэффициентов межвидовых сопряженностей Бравэ обнаруживаются наиболее тесные ценоотические связи с видами подтаежного разнотравья (*Rubus saxatilis*, *Lathyrus frolovii*) и мезофильными корневищными злаками и осоками (*Brachypodium pinnatum*, *Carex macroura*). В сильной степени связи орляка с неморальными (*Cruciata glabra* subsp. *krylovii*, *Anemone baikalensis*) и высокотравными (*Crepis sibirica*, *Pleurospermum uralense*) элементами проявляется одна из

региональных особенностей наиболее гумидного климатического варианта южносибирской подтайги. Именно в этом секторе подтайги у орляка отмечается экологический оптимум, который затем при подъеме в горы резко выклинивается в черневых лесах. Здесь вид имеет низкую встречаемость и редко бывает обилен, разрастаясь при нарушениях и на вырубках. В ценофлорах горнотаежных лесов и субальпийских редколесий орляк не встречается и с видами бореального и субальпийского комплексов (*Lonicera altaica*, *Carex iljinii*, *Anthoxanthum alpinum*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberii*) имеет явно выраженные отрицательные связи.

Выполненный анализ сопряженности орляка с постоянными видами лесных сообществ наиболее влажного сектора Западного Саяна позволяет уточнить положение экологической ниши вида в регионе с пергумидным климатом и имеет значение для сравнения с другими регионами Алтае-Саянской горной области, где орляк также является доминантом травяного яруса подтаежных светлохвойных и мелколиственных лесов.

Литература

1. Гуреева И.И., Пейдэж К.Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова при Томском государственном университете. 2005. № 95. С. 18–26.
2. Гуреева И.И., Пейдэж К.Н. Род *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) в Северной Евразии // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 6. С. 915–934.
3. Шмаков А.И. Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia. 2009. № 12(3–4). С. 88–148.
4. Степанов Н.В. Расовое разнообразие орляка в Западном Саяне // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы 4-й Междунар. конф., посвящ. 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова. Томск : Изд-во Томского университета, 2010. С. 46–48.
5. Ершова Э.А. Роль папоротника-орляка в лесных и луговых фитоценозах правобережья Енисея // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск : Наука, 1971. С. 337–355.
6. Ершова Э.А. Особенности адаптации орляка в Сибири // Сибирский экологический журнал. 2010. Т. XVII, вып. 6. С. 955–961.
7. Соколов С. Я. Успехи советской лесной геоботаники // Сов. ботаника. 1938. С. 20–46.
8. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск : Изд-во Томского университета, 1962. 440 с.
9. Типы лесов гор Южной Сибири / под ред. В.Н. Смагина. Новосибирск : Наука, 1980. 336 с.
10. Пономарев А.В. Характеристика сообществ с участием папоротника-орляка на контакте подтайги и лесостепи // Ботанические исследования в Сибири : сб. статей. Красноярск, 2010. Вып. 18. С. 70–75.
11. Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л. : Наука, 1984. 184 с.
12. Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск : Наука, 1980. 256 с.
13. Белов А.В. К географии темнохвойной тайги Ангаро-Ленского междуречья // Ботанический журнал. 1963. Т. 48, № 1. С. 3–14.
14. Куминова А. В. Основные итоги изучения растительного покрова правобережья Енисея // Растительность правобережья Енисея (южная часть Красноярского края). Новосибирск : Наука, 1971. С. 3–20.

15. Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
16. Лащинский Н.Н. Растительность Салаирского края. Новосибирск : Изд-во «ГЕО», 2009. 264 с.
17. Назимова Д.И., Гуревич М.Ю., Кофман Г.Б., Андреева Н.М. Опыт многомерной классификации лесорастительных районов Сибири по климатическим признакам // География и природные ресурсы. 1997. № 2. С. 21–30.
18. Дробушевская О.В., Царегородцев В.Г. Географо-климатические варианты светлохвойных травяных лесов Сибири // Сибирский экологический журнал. 2007. № 2. С. 211–219.
19. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. 225 с.
20. Ландшафтная карта СССР (масштаб 1: 4 000 000) / под ред. А.Г. Исаченко. М. : ГУГК, 1988.
21. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
22. Юнатов А.А. Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 9–35.
23. Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 2. С. 186–197.
24. Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
25. Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии // *Arctoa*. 2006. Т. 15. С. 1–130.
26. *Определитель* лишайников СССР. Л. : Наука, 1971. Вып. 1. 412 с.
27. *Определитель* лишайников СССР. Л. : Наука, 1978. Вып. 5. 304 с.
28. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л. : Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.
29. Hennekens S. TURBO (VEG) Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Usersguide. JBN-DLO. University of Lancaster, 1996a. 59 p.
30. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
31. Буторина Т.Н. Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 30–52.
32. Молокова Н.И., Назимова Д.И. Эколого-биологические спектры горных лесов избыточно-влажного климата // Ботанический сборник. Красноярск, 1995. Вып. 4. С. 43–51.
33. Мальшев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 264 с.
34. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов, 1974. 246 с.
35. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов, 1978. 300 с.
36. Степанов Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ключ для определения семейств и конспект флоры. Красноярск : Изд-во Красноярского гос. ун-та, 1994. 108 с.
37. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул : Изд-во Алтайского гос. ун-та, 1998. 240 с.

Поступила в редакцию 27.02.2014 г.; повторно 25.04.2014 г.;
принята 18.05.2014 г.

Авторский коллектив:

Бочарников Максим Викторович – канд. геогр. наук; н.с. кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (г. Москва, Россия).

E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

Данилина Дилшад Магомедовна – канд. биол. наук; н.с. лаборатории лесной фитоценологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: dismailova@mail.ru

Пonomарев Алексей Вячеславович – канд. биол. наук; аспирант лаборатории лесной фитоценологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: kalderus@yandex.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 68–83

Maxim V. Bocharnikov¹, Dilschad M. Danilina², Aleksey V. Ponomarev²

¹ *Department of Biogeography, Faculty of Geography, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation.*

E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

² *Laboratory of Forest Phytocenology, V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation.*

E-mail: dismailova@mail.ru

Interspecies coenotic communications of the bracken (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) on a mountain gradient in the Western Sayan

On the basis of Bravais correlation coefficient, coenotic communication of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* was estimated with species of vascular plants, mosses and lichens of forests of the perhumid sector in the Western Sayan. Among significant coefficients, we found 2 groups of positive correlation of different extent of communication and a group of negative correlation. We recorded 360 species of the highest vascular plants and also mosses and lichens during field researches. *Pteridium* was recorded in 51 descriptions, in which 257 species were taken as a whole. In communities of *Pteridium* species cycle with domination or considerable participation of the bracken, 23 descriptions were made, in which 203 species were noted. For 198 species of *Pteridium*, we received Bravais correlation coefficient and criterion χ^2 , characterizing a degree of its correlation to other species. Among them, 113 reliable with a 5-% significance value coefficients were chosen. Among statistically significant depending on narrowness and a communication orientation of *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* with other species 3 groups of correlation were allocated.

We used descriptions of forests of full mountain gradient (from subtaiga to subalpine sparse forests) in this investigation. We explored regional specifics of the mountain territory through the eco-coenotic relations of *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* as one of the most important dominant of subtaiga forests with types of forest communities of a full high-rise range. An important feature of forests of the perhumid sector in the Western Sayan is a great share of nemoral and large herb elements. These elements have a strong connection with *P. pinetorum* subsp. *sibiricum*. *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* has a high activity in subtaiga forests where communities of *Pteridium* species cycle with its domination or considerable participation are formed. Species that are strongly connected with *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* are widespread, mainly, in the south of the

boreal zone, and also in the nemoral zone. Such types have continuous or disjunctive Euro-Asian type of distribution. Some of them are in mountains of the perhumid sector of the Western Sayan Mountains on the eastern border of distribution. Under conditions of reducing heat availability at the top part of the subbelt of black forests, an ecotope range of *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* is wedged. It is reflected that *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* has negative correlation with typical boreal and subalpine elements. The analysis of correlation of *P. pinetorum* ssp. *sibiricum* with constant species of forest communities of the humid sector of the Western Sayan allows specifying the state of an ecological niche of this fern in the region with perhumid climate. This research is important for comparison with other regions of the Altai-Sayan mountain region where *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* is also dominant in the herb layer of subtaiga light coniferous and small-leaved forests.

Acknowledgments: this work was partially supported by grants RFBR №№ 13-05-00968-A, 09-04-98040-р_сибирь_а, 09-04-10066-к.

The article contains 1 table, 37 ref.

Keywords: bracken; Western Sayan; mountain gradient; subtaiga; Bravais correlation coefficient; species cycle.

References

1. Gureeva II, Page CN. Towards the problem of the bracken taxonomy in Siberia. *Classified Notes on the Materials of P.N. Krylov Tomsk State University Herbarium*. 2005;95:18-26. In Russian
2. Gureeva II, Page CN. The generum *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) in Northern Eurasia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2008;93(6):915-934. In Russian
3. Shmakov AI. Summary of ferns of Northern Asia. *Turczaninowia*. 2009;12(3-4):88-148. In Russian
4. Stepanov NV. A racial diversity of the bracken in the Western Sayan. Problems of studying Siberian vegetation cover: *Materials of the 4-th international conference dedicated to the 125th anniversary of P.N. Krylov Herbarium*. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 2010. p. 46-48. In Russian
5. Ershova EA. Rol' paprotnika-orlyaka v lesnykh i lugovykh fitotsenozakh pravoberezh'ya Eniseya [Role of the fern-bracken in forest and meadow communities of the right bank of the Yenisei river]. *Rastitel'nost' pravoberezh'ya Eniseya* [In: *Vegetation of the right bank of the Yenisei river*]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publishing House; 1971. p. 337-355. In Russian
6. Ershova EA. Adaptation of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3(6):955-961. doi: [10.1134/S1995425510060147](https://doi.org/10.1134/S1995425510060147)
7. Sokolov SYa. Uspeski sovetskoy lesnoy geobotaniki [Achievements of the Soviet forest geobotany]. *Sovetskaya botanika*. 1938;1:20-46. In Russian
8. Shumilova LV. Botanicheskaya geografiya Sibiri [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 1962. 440 p. In Russian
9. Tipy lesov gor Yuzhnoy Sibiri [Types of forests of southern Siberian Mountains]. Smagin VN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1980. 336 p. In Russian
10. Ponomarev AV. Kharakteristika soobshchestv s uchastiem paprotnika-orlyaka na kontakte podtaygi i lesostepi [Characteristics of communities with the fern-bracken participation on subtaiga and forest-steppe contact]. *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri* [In: *Botanical investigations in Siberia*]. Krasnoyarsk: Polikom Publishing House; 2010;18:70-75. In Russian
11. Krylov AG. Zhiznennyye formy lesnykh fitotsenozov [Morphological forms in forests communities]. Leningrad: Nauka Publishing House; 1984. 184 p. In Russian
12. Sochava VB. Geograficheskie aspekty sibirskoy taygi [Geographical aspects of Siberian taiga]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1980. 256 p. In Russian

13. Belov AV. K geografii temnokhvoynoy taygi Angaro-Lenskogo mezhdurech'ya [On the geography of the dark-coniferous taiga of the Angaro-Lensky interfluvium]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1968;48(1):3-14. In Russian
14. Kuminova AV. Osnovnye itogi izucheniya rastitel'nogo pokrova pravoberezh'ya Eniseya [The main results of studying the vegetation cover of the right bank of the Yenisei river]. *Rastitel'nost' pravoberezh'ya Eniseya (yuzhnaya chast' Krasnoyarskogo kraya)* [In: *Vegetation of the right bank of the Yenisei river*]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1971. p. 3-20. In Russian
15. Ermakov NB. Raznoobrazie boreal'noy rastitel'nosti Severnoy Azii. Gemiboreal'nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation of Northern Asia. Hemiboreal forests. Classification and ordination]. Novosibirsk: Siberian branch of the RAS Publishing House; 2003. 232 p.] In Russian
16. Laschinskiy NN. Rastitel'nost' Salairskogo kryazha [Vegetation of Salair ridge]. Novosibirsk: GEO Publishing House; 2009. 264 p. In Russian
17. Nazimova DI, Gurevitch MYu, Kofman GB, Andreeva NM. Opyt mnogomernoy klassifikatsii lesorastitel'nykh rayonov Sibiri po klimaticheskim priznakam [Experience of multidimensional classification of the forest vegetation regions of Siberia according to climatic signs]. *Geografiya i prirodnye resursy – Geography and Natural Resources*. 1997;2:21-30. In Russian
18. Drobyshevskaya OV, Tsaregorodtsev VG. Geographic and climatic versions of the light Coniferous Grass Forests of Siberia. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2007;2:211-218. In Russian
19. Polikarpov NP, Chebakova NM, Nazimova DI. Klimat i gornye lesa Yuzhnoy Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1986. 225 p. In Russian
20. Landshaftnaya karta SSSR [Landscape map of the USSR (m. 1:4000000)]. Isachenko AG, editor. Moscow: GUGK Publishing House; 1988. In Russian
21. Sukachev VN, Zonn SV. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Manual on studying forest types]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publishing House; 1961. 144 p. In Russian
22. Yunatov AA. Zalozhenie ekologicheskikh profiley i probnykh ploshchadey [Creating ecological profiles and trial areas]. *Polevaya geobotanika – Field geobotany*. Moscow-Leningrad: Nauka; 1964. Vol. 3. p.9-35. In Russian
23. Katenin AE. Klassifikatsiya neodnorodnykh territorial'nykh edinit rastitel'nogo pokrova na primere rastitel'nosti tundrovoy zony [Classification of heterogeneous territorial units of vegetation cover using the example of the vegetation of the tundra zone]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1998;73(2):186-197. In Russian
24. Konspekt flori Sibiri: sosudistye rasteniya [Summary of the flora of Siberia: vascular plants]. Baikov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2005. 362 p. In Russian
25. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Checklist of mosses of Eastern Europe and Northern Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. In Russian
26. Opredelitel' lichainikov SSSR [A field guide to lichens of the USSR]. Vol. 1. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publishing House; 1971. 412 p. In Russian
27. Opredelitel' lichainikov SSSR [A field guide to lichens of the USSR]. Vol. 5. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publishing House; 1978. 304 p. In Russian
28. Neshataev YuN. Metody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods of the analysis of geobotanical materials]. Leningrad: LGU Publishing House; 1987. 192 p. In Russian
29. Hennekens S. TURBO (VEG) Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. IBN-DLO. Lancaster: University of Lancaster; 1996. 59 p.

30. Lakin GF. Biometriya: Ucheb.posobie dlya biol. spets. vuzov [Biometry]. Moscow: High school Publishing House; 1990. 352 p. In Russian
31. Butorina TN. Ekologo-tsenoticheskiy analiz kustarnichkovo-travyanogo yarusa lesnykh assotsiatsiy [Ecological-coenotic analysis of the scrubby-grassy layer of forest associations]. *Tipy lesov Sibiri* [In: *Types of Siberian forests*]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publishing House; 1963. p. 30-52. In Russian
32. Molokova NI, Nazimova DI. Ekologo-biologicheskie spektry gornyykh lesov izbytochno-vlazhnogo klimata [Ecological-biological ranges of mountain forests of perhumid climate]. *Botanicheskiy sbornik*. Vol. 4. Krasnoyarsk. 1995. p. 43-51. In Russian
33. Malyshev LI, Peshkova GA. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaykal'e i Zabaykal'e) [Features and genesis of the flora of Siberia (Predbaykalye and Zabaykaye)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1984. 264 p. In Russian
34. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otzenke kormovih ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu [Manual on ecological assessment of fodder grounds of forest-steppe and steppe zones of Siberia according to the vegetation cover]. Tsatsenkin IA, editor. Moscow: Izdatelstvo VNII kormov; 1974. 246 p. In Russian
35. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otzenke kormovih ugodiy tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dal'nego Vostoka po rastitel'nomu pokrovu [Manual on ecological assessment of fodder grounds of tundra and forest zones of Siberia and the Russian Far East according to the vegetation cover]. Savchenko IV, Tsatsenkin IA, editors. Moscow: Izdatelstvo VNII kormov; 1978. 300 p. In Russian
36. Stepanov NV. Florogeneticheskiy analiz (na primere severo-vostochnoy chasti Zapadnogo Sayana). Klyuch dlya opredeleniya semeystv i konspekt flory [Florogenetic analysis (on the example of the northeastern part of the Western Sayan). A key to definition of families and the flora summary]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University Publishing House; 1994. 108 p. In Russian
37. Kamelin RV. Materialy po istorii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on the history of Asian flora (The Altai highland)]. Barnaul: Altay State University Publishing House; 1998. 240 p. In Russian

Received 27 February 2014;

Revised 25 April 2014;

Accepted 18 May 2014

Bocharnikov MV, Danilina DM, Ponomarev AV. Interspecies coenotic communications of the bracken (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) on a mountain gradient in the Western Sayan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):68-83. doi: 10.17223/19988591/27/5 In Russian, English summary.