Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 89–110

УДК 581.9:581.52 (574.9)
doi: 10.17223/19988591/43/5

Н.Б. Леонова, И.Н. Горяинова

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

Эколого-ценотические позиции *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Linnaea borealis* L. на северной периферии ареала

Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ 14-05-00961
и темы ГЗ № АААА-А16-116032810082-6 «Разнообразие, динамика
и мониторинг экосистем в условиях изменений окружающей среды»

Рассмотрены эколого-ценотические закономерности распространения двух таежных видов Maianthemum bifolium(L.) F.W. Schmidt и Linnaea borealis L. в пределах подзоны северной тайги Европейской России на основе обработки геоботанических описаний из литературных источников и данных собственных исследований. Выявлена неоднородность в экологической и ценотической приуроченности видов на основе анализа показателей постоянства, экологической амплитуды, ценотической приуроченности в разных географических районах северной периферийной части их ареалов, что отражает комплексное воздействие климатических, геоморфологических и эдафических факторов. Максимальные показатели постоянства обоих видов отмечены в еловых и лиственничных лесах центральной части территории, минимальные – в сосновых лесах западного и восточного районов. Максимальные экологические амплитуды по фактору увлажнения наблюдаются на Двинско-Мезенской равнине, по фактору трофности – в Печорской низменности. В пределах подзоны максимальное число типов леса, осваиваемых обоими видами, отмечено для Двинско-Мезенской равнины и для Печорской низменности.

Ключевые слова: *экологический ареал; ценотические связи; показатель постоянства; таежные виды растений.*

Введение

Изучение структуры ареала видов растений имеет давние традиции в отечественной ботанической географии, начиная с классических трудов А.И. Толмачева по выявлению историко-биогеографических закономерностей формирования темнохвойной тайги на основе анализа ареалов основных лесообразующих пород и видов наземного покрова [1, 2]. Работы в этом направлении не утратили актуальности в современной ботанической географии и геоботанике: приуроченность бореальных видов наземного покрова к различным ландшафтам исследована с помощью картографических методов [3, 4]; изменчивость эколого-ценотической приуроченности видов растений в разных частях ареалов рассматривалась как отражение процессов их расселения [5, 6] либо как отклик на изменение факторов среды [7–11]; некоторые работы посвящены изучению эколого-ценотических позиций видов на

границе ареала [12]. В зарубежных обзорных работах по бореальным лесам [13, 14] отмечается значение данных по растениям наземного яруса для выявления структуры и динамики растительного покрова таежной зоны. При этом структура ареалов таежных видов остается малоизученной, а ввиду обширных территорий их ареалов прослеживается необходимость детальных ботанико-географических исследований с учетом варьирования эколого-ценотических связей. Можно предположить, что экологические амплитуды вида в разных частях ареала будут различаться [15, 16]. Это варьирование может быть обусловлено изменением физико-географических и биогеоценотических условий, что, в свою очередь, найдет отражение и в ценотической приуроченности этого вида, и в наполнении ареала.

Выбранные для анализа виды травяно-кустарничкового яруса таежных лесов широко распространены в лесах Европейской России и относятся к бореальной эколого-ценотической группе видов. Ареалы обоих видов – циркумбореальные, майник двулистный *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, травянистый многолетник, на территории Евразии распространен от лесотундры до лесостепи, в то время как линнея северная *Linnaea borealis* L., стелющийся вечнозеленый кустарничек, – от тундры до подтайги [2].

Проведенный авторами ранее анализ распространения *L. borealis* и *M. bifolium* на территории европейской тайги выявил основные закономерности его изменения в широтном направлении: оптимальные условия существования для *M. bifolium* и его ценотический оптимум связаны с южной тайгой и подтайгой, а для *L. borealis* – со средней и северной тайгой [17].

Следующий этап изучения распространения избранных таежных видов предпринят для подзоны северной тайги, являющейся периферийной частью ареалов обоих видов растений. Северная тайга в меньшей степени, чем другие подзоны, преобразована антропогенным воздействием [18], что дает возможность выявления естественных закономерностей развития растительного покрова. В то же время исследование распространения видов на периферии ареала представляет особый интерес, поскольку постоянство, ценотическая приуроченность вида более чутко реагируют на изменения экологических условий, чем в остальных частях ареала. Многие виды становятся более уязвимыми, могут занимать экотопы, не свойственные им в центральной части области распространения, как показано для неморальных видов на северной границе ареала в средней тайге [19].

Цель исследования – выявление эколого-ценотических закономерностей в распространении майника двулистного и линнеи северной в пределах северной тайги Европейской России в связи с изменением физико-географических условий по долготному градиенту.

Материалы и методики исследования

Выявление изменчивости эколого-ценотической приуроченности *L. borealis* и *M. bifolium* проведено по меридиональным секторам подзоны се-

верной тайги в следующих районах: Хибины, Беломорская многоозерная равнинно-сельговая низина, Двинско-Мезенская равнина, Тиманский кряж, Печорская низменность, Приполярный Урал. Названия районов даны в соответствии с физико-географическим районированием [20, 21] и соответствуют физико-географическим провинциям (рис. 1).

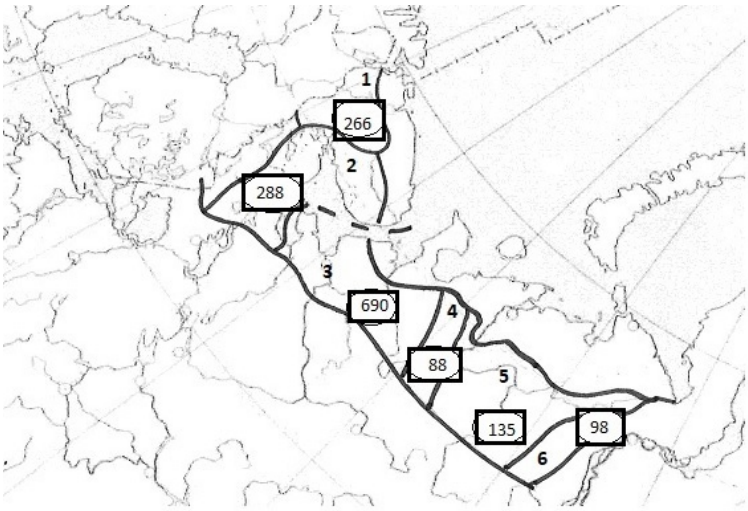


Рис. 1. Районы исследования в подзоне северной тайги и объем выборок геоботанических описаний: *1* – Хибины; *2* – Беломорская многоозерная равнинно-сельговая низина; *3* – Двинско-Мезенская равнина; *4* – Тиманский кряж; *5* – Печорская низменность; *6* – Приполярный Урал. 135 – число описаний
[**Fig. 1.** Study areas in the northern taiga subzone and the number of geobotanical releves samples: *1* - Khibiny; *2* - Belomorskaya lake plain; *3* - Dvinsko-Mezenskaya plain; *4* - Timan Hills; *5* - Pechorskaya lowland; *6* - Subpolar Urals. 135 Number of descriptions]

Основные различия в физико-географических условиях равнинных районов (табл. 1) связаны с нарастанием континентальности климата, уменьшением теплообеспеченности, повышением суровости зим и сокращением вегетационного периода в восточном направлении. В районах Печорской низменности и Приполярного Урала развита островная мерзлота [21].

Эколого-ценотические позиции растений прослежены на основании анализа показателей их постоянства, экологической амплитуды и приуроченности к различным типам сообществ. Под постоянством понимается доля описаний с участием вида в выборке описаний растительных сообществ определенной территории, выраженная в процентном отношении. Для подсчета постоянства использованы данные научных публикаций разных лет по растительности европейской тайги, содержащих полные геоботанические описания (1 646 описаний из 49 источников). Также использованы геоботанические описания, составленные авторами в ходе полевых исследований в

Таблица 1 [Table 1]

Физико-географические условия районов исследования (по: [20,21])
[Natural conditions of study areas (according to: 20,21)]

Характеристики [Conditions]	Хибины [Khibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezen-skaya plain]	Тиманский кряж [Timan hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
Высота, м н.у.м [Altitude, m a.s.l	700–800	До 300	100–150	250–400	150–200	до 1000
Рельеф [Relief]	Низкогорья [Low mountains]	Равнинно-сельговый [Plain and selges]	Волнисто-пологая равнина [Gently sloping plain]	Возвышенность [Hills]	Равнина [plain]	Среднегорья [Middle mountains]
Подстилающие породы [Underlying rocks]	Граниты, гнейсы [Granites, gneisses] Пермские мергели [Perm malmstones]		Озерно-ледниковые, флювиогляциальные, моренные отложения [Limnic glacial, fluvioglacial, moraine deposits] Доломиты и известняки [Dolomite rocks]	Песчаники, сланцы, глины [Sandstones, slates, clays]		Кристаллические сланцы, гнейсы [Crystal shales, gneisses]
Тип климата [Climate type]	Слабоконтинентальный [Weak continental]			Умеренно-континентальный [Moderate continental]		
Сумма активных температур [Sum of active tem-peratures], °C	600–800	800–1000	900	700	700	400–500
Среднемесячная температура января [Average January temperature], °C	–12	–12	–14	–16	–18	–20
Сумма осадков, год, мм [Precipitation, mm/year]	600	550	550	500	650	500–600

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Характеристики [Conditions]	Хибины [Khibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezen-skaya plain]	Тиманский кряж [Timan hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
ГТК [HTC]	1,9	1,5–1,7	1,7	1,8	1,9	2,0
Вегетационный период, дни [Vegetation period, days]	115	130–140	120–130	110	110	90–100

Таблица 2 [Table 2]

Показатели экологических шкал увлажнения (У) и богатства почв (БЗ) для сообществ с участием *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* в районах северной тайги

[Values of moisture and nutrient status ecoscales for communities with *Linnaea borealis*and *Maianthemum bifolium* in regions of the northern taiga]

	Хибины [Knibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezenskaya plain]	Тиманский кряж [Timan Hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
Linnaea borealis						
Число описаний [Number of releves]	29	21	25	14	31	13
Амплитуда, У [Moisture range]	68,5–79,9	70,2–80,3	69,6–80,0	71,0–79,0	68,4-77,3	71,8–76,5
Среднее, У [Average moisture]	73,61	75,48	75,48	74,29	73,13	74,62
So	2,059	2,47	2,50	2,44	2,40	1,28
Амплитуда, БЗ [Nutrient status range]	4,1–7,0	4,8–7,8	4,7–7,6	4,0–7,5	4,5–9,0	4,8–7,9
Среднее, БЗ [Average nutrient status]	5,30	6,12	6,25	6,21	6,25	5,88
So	0,79	0,77	0,83	0,87	1,21	0,97

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

	Хибины [Knibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezenskaya plain]	Тиманский кряж [Timan Hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
Maianthemum bifolium						
Число описаний [Number of releves]	0	17	21	9	24	0
Амплитуда, У [Moisture range]		72,4–80,3	69,6–80,0	71,0–77,0	68,4–75,4	
Среднее, У [Average moisture]		75,57	74,50	74,06	71,83	
So		2,146	2,62	2,2	1,78	
Амплитуда БЗ [Nutrient status range]		4,8–8,4	5,1–7,6	6,0–8,0	5,3–9,0	
Среднее, У [Average nutrient status]		6,31	6,22	6,72	6,87	
So		0,824	0,73	0,71	1,05	

Мурманской области (Кандалакшский район) в 2014–2016 гг. (45 описаний). Размер выборок описаний по районам приведен на рис. 1.

Для определения экологического пространства, занимаемого видом, использованы экологические шкалы по факторам увлажнения и богатства почв. Экологические ареалы видов устанавливались в ходе стандартной обработки описаний по шкалам Л.Г. Раменского [22] с использованием программ MS Excel. Для расчетов использовано более 150 геоботанических описаний из публикаций по районам Хибин [23–27], Беломорской многоозерной низине [28–34], Двинско-Мезенской равнине [35–39], Тиманскому кряжу [40], Печорской низменности [41–43], Приполярному Уралу [44] (табл. 2). По полученным данным построены точечные экологические ареалы сообществ с участием *L. borealis* и *M. bifolium*. Подсчитаны средние значения ступеней увлажнения и богатства почв, стандартное отклонение и доверительные интервалы полученных значений при уровне статистической значимости $p < 0,05$.

Изменение экологических позиций *L. borealis* и *M. bifolium* прослежено по изменению их постоянства в экологических рядах сообществ по увлажнению и богатству почв, составленных на основе эдафотопической сетки П.С. Погребняка по геоботаническим материалам по бассейну Пинеги [45].

Для оценки фитоценотического ареала *L. borealis* и *M. bifolium* выявлена их связь с основными лесообразующими породами на основе показателей их постоянства в пределах лесных формаций по районам. Далее анализировался набор типов леса, в которых присутствуют рассматриваемые виды, их разнообразие в пределах разных районов. Для этого использованы крупные массивы геоботанических описаний из публикаций по Беломорской низине [46], Двинско-Мезенской равнине [45], Печорской низменности [43], Тиманскому кряжу [40] и описания авторов из Кандалакшского района. На их основании составлена таблица, отражающая присутствие *L. borealis* и *M. bifolium* в разных типах леса.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ всего пула собранных описаний лесных сообществ по регионам северной тайги в направлении запад–восток выявил, что постоянство *L. borealis* в целом заметно выше постоянства *M. bifolium* на протяжении всей подзоны (рис. 2). Обращает на себя внимание высокое постоянство *L. borealis* и отсутствие, или крайне редкая встречаемость *M. bifolium* в горных районах (Хибины, Приполярный Урал). Это можно объяснить суровостью климатических условий: здесь наблюдается наименьшая сумма активных температур, меньшая продолжительность вегетационного периода, повышенный ГТК, наличие островной многолетней мерзлоты на Приполярном Урале (см. табл. 1), что препятствует произрастанию *M. bifolium*, более требовательного к теплообеспеченности вида. Высокое постоянство обоих видов наблюдается в районе Двинско-Мезенской равнины. Большая часть

описаний в этой провинции относится к бассейну Пинеги, хорошо дренированной территории с неглубоким залеганием карбонатных пород. Для северной тайги это важное условие, влияющее на богатство почв. К западу и востоку постоянство обоих видов снижается, достигая минимальной величины в районе Печорской низменности, слабо дренированной с максимальной мощностью песчаных и суглинистых флювиогляциальных и моренных отложений, с суровыми климатическими условиями (см. табл. 1).

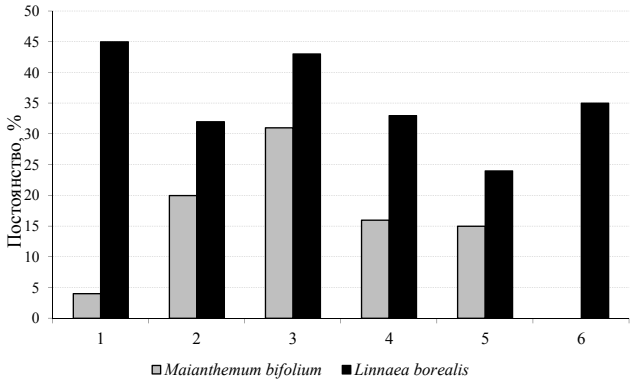


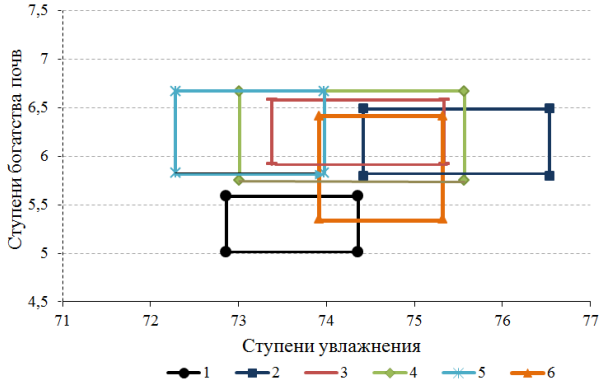
Рис. 2. Постоянство *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* в районах северной тайги: *1* – Хибины; *2* – Беломорская низина; *3* – Двинско-Мезенская равнина; *4* – Тиманский кряж; *5* – Печорская низменность; *6* – Приполярный Урал
[**Fig. 2**. Constancy indexes of *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* in regions of the northern taiga. On the X-axis - Northern taiga regions: *1* - Khibiny; *2* - Belomorskaya lake plain; *3* - Dvinsko-Mezenskaya plain; *4* - Timan Hills; *5* - Pechorskaya lowland; *6* - Subpolar Urals; on the Y-axis - Constancy indexes, %]

Экологические позиции видов в северной тайге. Экологические условия произрастания *L. borealis* и *M. bifolium*, оцененные с помощью экологических шкал Л.Г. Раменского, охватывают ступени свежелугового, влажнолугового, сыролугового увлажнения и ступени бедных и небогатых почв. Изменчивость амплитуд по факторам, средние значения и стандартное отклонение для выборок описаний приведены в табл. 2.

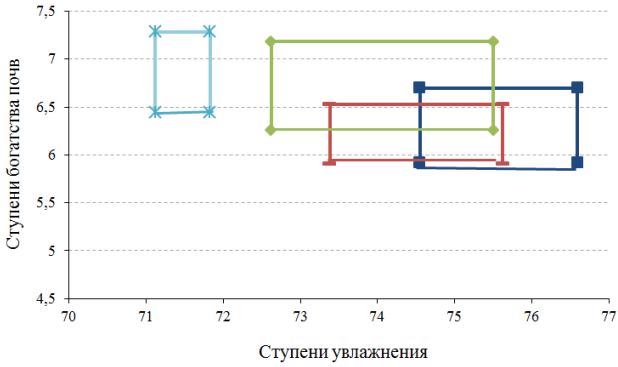
Положение *L. borealis* в сообществах на протяжении всей подзоны более стабильно и демонстрирует приуроченность большинства сообществ к сырым небогатым местообитаниям при сокращении спектра подходящих условий с запада на восток. Для *M. bifolium* условия произрастания смещаются от сырых небогатых на западе к влажным небогатым местообитаниям на востоке. Общая тенденция в экологических позициях двух видов проявляется в избегании переувлажненных местообитаний на востоке. Такие местообитания в северной тайге Печорской низменности и на Приполярном Урале могут быть связаны с островной мерзлотой, негативно сказывающейся на условиях произрастания видов. Максимальные диапазоны экологических шкал по фактору

увлажнения для обоих видов наблюдаются на Двинско-Мезенской равнине, по фактору трофности – в Печорской низменности (см. табл. 2).

Наглядное представление о различиях средних показателей экологических шкал в секторах средней тайги дают доверительные интервалы, построенные для уровня значимости $p < 0,05$ (рис. 3). Подтверждается смещение экологических позиций с более влажных и бедных на более сухие и богатые ступени при продвижении с запада на восток на равнинных территориях, особенно заметны различия для сообществ с участием *M. bifolium* (см. рис. 3, *b*).



а



б

Рис. 3. Доверительные интервалы средних показателей увлажнения и богатства почв: *а* – для сообществ с *Linnaea borealis*; *b* – для сообществ с *Maianthemum bifolium*. Цифрами обозначены районы: *1* – Хибины; *2* – Беломорская низина; *3* – Двинско-Мезенская равнина; *4* – Тиманский кряж; *5* – Печорская низменность; *6* – Приполярный Урал

[**Fig. 3.** Confidence intervals for mean values of moisture and nutrient status scales, p<0.05: *a* - for communities with *Linnaea borealis*; *b* – for communities with *Maianthemum bifolium*. Regions: *1* - Khibiny; *2* - Belomorskaya lowland; *3* - Dvinsko-Mezenskaya plain; *4* - Timan hills, *5* - Pechora lowland, 6- Subpolar Urals. On the X-axis - Moisture scale; on the Y-axis - Nutrient status scale]

В ландшафте экологические предпочтения видов отражаются в том, в каких типах лесных сообществ они участвуют. Особенно наглядно экологические различия сообществ с участием *L. borealis* и *M. bifolium* проявляются в оценке их постоянства в экологических рядах по факторам увлажнения и трофности (рис. 4, 5).

Графики иллюстрируют четкое нарастание постоянства обоих исследуемых видов в ряду трофности от бедных олиготрофных эдафотопов к эвтрофным и довольно резкое снижение постоянства *M. bifolium* в ряду увлажнения от ксеромезофитных до гигрофитных условий. Сопоставление обоих графиков показывает очевидные экологические предпочтения видов в северной тайге бассейна р. Пинеги. Для *L. borealis* – это богатые и довольно богатые эдафотопы со средним увлажнением, где произрастают сосняки, лиственничники и ельники брусничные, ельники мелкотравно-черничные, зеленомошно-долгомошные, аконитовые и таволговые, для *M. bifolium* – богатые и довольно богатые эдафотопы сухие и среднеувлажненные (лиственничники травяно-кустарничковые, ельники аконитовые, папоротниковые).

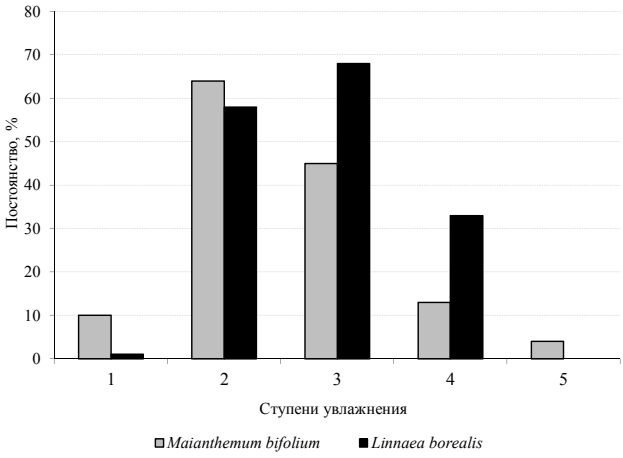


Рис. 4. Изменение постоянства *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* по ряду нарастания увлажнения. Гигротопы: *1* – ксерофитные (сосняк лишайниковый); *2* – мезоксерофитные (сосняки брусничные, лиственничники астрагалово-брусничные, ельники брусничные и мелкотравно-черничные); *3* – мезофитные (ельники зеленомошно-долгомошные; ельники аконитовые и таволговые); *4* – мезогигрофитные (ельники вейниковые, хвощево-осоковые, хвощевые, папоротниково-хвощевые, голубично-сфагновые); *5* – гигрофитные (ельники вахтовые и сфагновые, сосняки багульниковые и сфагновые)

[Fig. 4. Variability of *Maianthemum bifolium* and *Linnaea borealis* constancy indexes along the row of soil moisture increasing. Hygrotopes: *1* - xerophytic (Pinetum cladinosum); *2* - mezoxerophytic (Pinetum vacciniosum, Laricetum astragalo-vacciniosum, Piceetum vacciniosum); *3* - mezophytic (Piceetum pleurozio-polytrichosum, P. herbosum); *4* - mezohygrophytic (Piceetum calamagrostitosum, P. equiseto-caricosum, P. equisetosum, P. uliginoso-sphagnosum); *5* - hydrophytic (Piceetum sphagnosum, Pinetum ledo-sphagnosum). On the X-axis - Moisture scale; on the Y-axis - Constancy indexes, %]

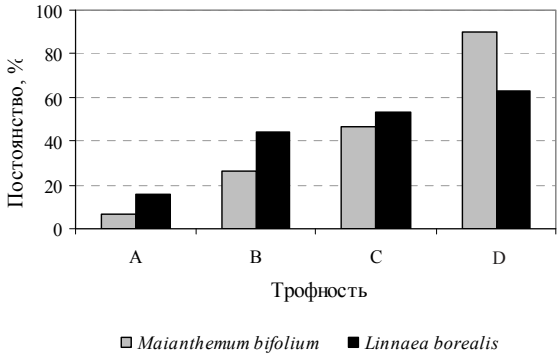


Рис. 5. Изменение постоянства *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* в экологическом ряду нарастания трофности. Эдафотопы: *A* – олиготрофные (сосняки лишайниковые, сосняки и ельники брусничные, ельники чернично-водяничные, багульниковые и сфагновые, сосняки багульниковые и сфагновые); *B* – мезотрофные (ельники черничные, папоротниково-хвощевые, хвощевые, багульниково-черничные, зеленомошно-долгомошные); *C* – эвтрофно-мезотрофные (лиственничники астрагалово-брусничные и астрагалово-черничные, ельники таволговые, осоково-хвощевые, вахтовые); *D* – эвтрофные (лиственничники травяно-кустарничковые, ельники аконитовые, папоротниковые)

[**Fig. 5.** Variability of *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* constancy indexes along the row of soil nutrient status increasing. Edaphotopes: *A* - Oligotrophic (Pinetum cladinosum, P. vacciniosum, Piceetum myrtilloso-empetrosum; P. ledo-sphagnosum); *B* - Mesotrophic Piceetum myrtillosum, P. pterido-equisetosum, P. polytrichosum); *C* - Eutrophic-mezotrophic (Laricetum astragalo-vacciniosum, Piccetum herbosum, P. cariceto-equisetosum, P. menyanthosum); *D* - Eutrophic (Laricetum herbosum, Piceetum aconitosum, P. pteridosum). On the X-axis - Nutrient status scale; on the Y-axis - Constancy indexes, %]

Ценотические связи видов в пределах северной окраины их ареалов. Отношение *L. borealis* и *M. bifolium* к эдификаторам лесных сообществ оценивалось путем подсчета постоянства в лесных формациях, распространенных на изученной территории. Установлено, что *L. borealis* наиболее постоянна в еловых лесах, что прослеживается на протяжении всей северной тайги (рис. 5). Постоянство *M. bifolium* в еловых лесах заметно ниже, чем у *L. borealis*, и снижается с запада на восток. В большей степени *M. bifolium* распространен в мелколиственных лесах Беломорской и Двинско-Мезенской равнин (рис. 6). В восточной части северной тайги, начиная с центрального сектора, *L. borealis* и *M. bifolium* тесно связаны и с лиственничными лесами, которые приурочены к местам неглубокого залегания карбонатных пород [45, 47], т.е. с наиболее дренируемыми и богатыми питательными веществами почвами. Поскольку лиственничные леса занимают не более 2–3% общей лесной площади [48], эти участки мало сказываются на среднем постоянстве видов в исследованных районах. Меньшее постоянство оба вида имеют в сосняках.

Таким образом, постоянство вида в пределах территории зависит от соотношения произрастающих на ней формаций, в частности от доли ельников.

Рассматриваемые районы заметно различаются по этому признаку – доля ельников максимальна на Двинско-Мезенской равнине в условиях умеренно континентального климата и минимальна на Беломорской низине (в Карелии) на гранито-гнейсах кристаллического щита (см. табл. 1).

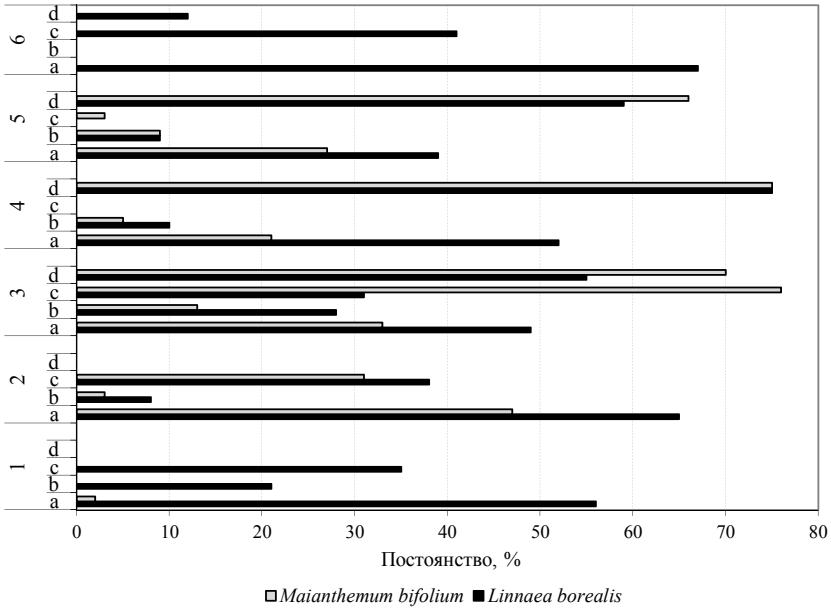


Рис. 6. Постоянство *Linnaea borealis* и *Maianthemum bifolium* в различных лесных формациях северной тайги в районах: *1* – Хибины; *2* – Беломорская равнина; *3* – Двинско-Мезенская равнина, *4* – Северный Тиман; *5* – Печорская низменность; *6* – Приполярный Урал. Лесные формации: *a – Picea abies, P. obovata*; *b – Pinus sylvestris*; *c – Betula* spp.; *d – Larix sibirica*

[**Fig. 6.** Constancy indexes of *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* in different forest stands in the northern taiga regions. On the X-axis: Constancy indexes, %; On the Y-axis: *1* - Khibiny; *2* - Belomorskaya lowland; *3* - Dvinsko-Mezenskaya plain; *4* - Timan hills; *5* - Pechora lowland; *6* - Subpolar Urals; forest formations: *a* - *Picea abies, P. obovata*; *b* - *Pinus sylvestris*; *c* - *Betula* spp.; *d* - *Larix sibirica*]

Распространение вида в пределах формации можно оценить по набору освоенных им типов леса (табл. 3).

Почти во всех районах *L. borealis* отличает более широкий ценотический диапазон за счет сообществ крайних ступеней экологического ряда (брусничных и приручьевых типов леса). В ценотических ареалах обоих видов более разнообразно представлены ельники, причем меньшее число их типов отмечено для Беломорской низины. В остальных районах ценотическое разнообразие увеличивается как за счет ельников, так и появления лиственничников. Наиболее часто анализируемые виды встречаются в ельниках черничных, хвощевых, папоротниковых зеленомошных. Только для района Тимана описаны ельники линнеевые.

Таблица 3 [Table 3]

Ценотическая приуроченность *Linnaea borealis* (*Ln*) и *Maianthemum bifolium* (*Mn*) в равнинных районах северной тайги*
[Confinement of *Linnaea borealis* (*Ln*) and *Maianthemum bifolium* (*Mn*) to forest communities in the northern taiga regions]

Типы леса [Forest types]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]		Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezenskaya plain]		Тиманский кряж [Timan Hills]		Печорская низменность [Pechora lowland]	
	Ln	*Mn*	*Ln*	*Mn*	*Ln*	*Mn*	*Ln*	*Mn*
Ельники зеленомошные: [*Piceetum hylocomiosum*]								
брусничные [*P. vacciniosum*]	+	–	+	+	+	–	+	–
черничные [*P. myrtillosum*]	+	+	+	+	+	–	+	+
линнеевые [*P. linnaeosum*]					+	+		
хвощевые [*P. equisetosum*]			+	+	+	+	+	+
папоротниковые [*P. pteridosum*]	+	+	+	+			+	+
кисличные [*P. oxalidosum*]					+	+	+	+
морошковые [P. *chamaemorosum*]					+	–		
Ельники долгомошные [*Piceetum polytrichosum*]			+	+	+	+	+	+
Ельники травяно-сфагновые [*Piceetum herboso-sphagnosum*]	+	+	+	+				
Ельники высокотравные [*Piceetum magnoherbosum*]	+	+	+	+				
Ельники приручьевые [*Piceetum fontinale*]	+	+	+	+			+	–
Сосняки брусничные [*Pinetum vacciniosum*]	+	–	+	+	+	+	+	+
Сосняки черничные [*Pinetum myrtilletosum*]	+	–			+	+	+	+
Сосняки долгомошные [*Pinetum polytrichosum*]					–	–	+	+
Сосняки травяно-сфагновые [*Pinetum herboso-sphagnosum*]	–	+			+	–		
Лиственничники брусничные [*Laricetum vacciniosum*]			+	+			+	+

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Типы леса [Forest types]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]		Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezenskaya plain]		Тиманский кряж [Timan Hills]		Печорская низменность [Pechora lowland]	
	Ln	*Mn*	*Ln*	*Mn*	*Ln*	*Mn*	*Ln*	*Mn*
Лиственничники черничные [*Laricetum myrtillosum*]			+	+	+	+	+	+
Лиственничники травяные [*Laricetum herbosum*]			+	+	+	+	+	+
Всего типов [Total]	8	6	12	12	12	8	13	11

Примечание. + присутствие, – отсутствие вида в данном типе леса; пустая клетка – отсутствие типа леса в районе.
[*Note*. +species presence; – species absence; a blank cell - the forest type is absent in the region].

Разнообразие типов сосняков, входящих в ценотический ареал *L. borealis* и *M. bifolium* невелико и несколько возрастает с запада на восток.

Роль обоих видов в сообществах различна. *M. bifolium* присутствует в сообществах на протяжении всей территории, как правило, в малом обилии (*solitariae*), *L. borealis* обычно отмечается с обилием от *solitariae* до *sparsae* на равнинных территориях, за исключением двух упоминаний в качестве доминанта в ельнике на Тимане [40]. В горных районах *L. borealis* выступает в качестве содоминанта с обилием *copiosae* в бруснично-черничных березняках и березовом криволесье в Хибинах [25] и на Приполярном Урале [49].

Заключение

Показатели постоянства *L. borealis* и *M. bifolium* в северной тайге изменяются в направлении с запада на восток: для *L. borealis* отмечены максимальные показатели в Хибинах и на Двинско-Мезенской равнине; для *M. bifolium* – лишь на Двинско-Мезенской равнине. Наибольшие показатели постоянства обоих видов отмечены в еловых и лиственничных лесах в условиях умеренно континентального климата на хорошо дренируемых территориях равнин и возвышенностей центральной и восточной части подзоны. Минимальные показатели – в сосновых лесах переувлажненных, плохо дренируемых низменностей запада и востока подзоны.

Рассчитанные экологические амплитуды обоих видов по факторам увлажнения и богатства почв на северной периферии ареала сужены по сравнению с потенциальными. Отмечается смещение спектра освоенных местообитаний с более влажных и бедных на западе на более сухие и богатые на востоке в пределах равнинной части подзоны. Максимальные экологические амплитуды, осваиваемые видами, по фактору увлажнения наблюдаются в Двинско-Мезенской равнине, по фактору трофности – в Печорской

низменности. Соответственно, наибольшее число типов леса, осваиваемых обоими видами, отмечено для Двинско-Мезенской равнины и для Печорской низменности.

Литература

1. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
2. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л. : Наука, 1974. 224 с.
3. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Использование показателя постоянства видов растений при картографировании структуры их ареалов // География и природные ресурсы. 1997. № 3. С. 185–190.
4. Носова Л.М., Леонова Н.Б., Зимин М.В. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса // Восточно-европейские леса / ред. О.В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Т. 1. С. 270–282.
5. Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64, № 6. С. 479–500.
6. Кучеров И.Б. Изменчивость эколого-фитоценотической приуроченности *Molinia caerulea* (*Poaceae*) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 11. С. 1475–1494.
7. Coudun C., Gégout J.-C. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. PP. 517–524.
8. Hájková P., Hájek M., Apostolova I., Zelený D., Dítě D. Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires // Journal of Biogeography. 2008. Vol. 35, № 2. PP. 282–294.
9. Nieppola J. Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands // Scandinavian Journal of Forest Research. 1993. Vol. 8. PP. 49–65.
10. Salemaa M., Derome J., Nörd P. Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient // Boreal Environment Resources. 2008. Vol. 13. PP. 48–66.
11. Bloch-Orłowska J., Meissner W. Diversity of vegetation with *Carex chordorrhiza* L.f. and factors affecting the species abundance across its geographical range in Europe // Flora. 2016. Vol. 224. PP. 75–86.
12. Тищенко М.П., Королюк А.Ю. Эколого-ценотические позиции молинии голубой *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Poaceae* на восточной границе ареала // Экология. 2014. № 4. С. 313–316.
13. Nilsson M.-C., Wardle D. A. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest // Frontiers in Ecology and the Environment. 2005. Vol. 3. PP. 421–428.
14. Spribille T., Chytrý M. Vegetation surveys in the circumboreal coniferous forests. A review // Folia Geobotanica. 2002. Vol. 37. PP. 365–382.
15. Diekmann M., Lawesson J.E. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe // Folia Geobotanica. 1999. Vol. 34. PP. 127–141.
16. Hill M.O., Roy D.B., Mountford J.O., Bunce R.G.H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // Journal of Applied Ecology. 2000. Vol. 37. PP. 3–15.
17. Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. Постоянство и эколого-ценотические связи майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и линнеи северной (*Linnaea borealis* L.) в лесах Европейской России // Вестник Северного Арктического университета. Сер. Естественные науки. 2016. № 3. С. 45–58.

18. Yaroshenko AYu, Potapov PV, Turubanova SA. Intact forests of European Russia North. Moscow : Greenpeace of Russia Publ., 2001. 75 p.
19. Емельянова Л.Г., Горяинова И.Н., Леонова Н.Б. Виды растений и животных южного происхождения в междуречье Ваги и Северной Двины // Вестник Северного Арктического университета. Сер. Естественные науки. 2014. № 2. С. 12–22.
20. Физико-географическое районирование СССР / отв. ред. Г.Д. Рихтер // Физико-географический атлас мира. М. : ГУГК, 1964. С. 248–249.
21. Физико-географическое районирование СССР / ред. Н.А. Гвоздецкий. М. : Изд-во Московского университета, 1968. 575 с.
22. Раменский Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
23. Аврорин Н.А., Качурин М.Х., Коровкин А.А. Материалы по растительности Хибин // Труды СОПС. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 3–93.
24. Боброва Л.И., Качурин М.Х. Очерк растительности Монче-тундры // Труды СОПС. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 95–121.
25. Медведев П.М. Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). М. ; Л. : Наука, 1964. 101 с.
26. Салазкин А.С. Очерк растительности бассейна р. Умбы // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 69–139.
27. Солоневич К.И. Растительность северо-востока Ловозерских гор (Кольский полуостров) // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 37–68.
28. Виликайнен М.И., Воронова Т.Г., Щербаков Н.М. Фитоценотическая и хозяйственная характеристика основных типов еловых лесов Прибеломорской области // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск : Карельский фил. АН СССР, 1977. С. 4–14.
29. Виликайнен М.И., Кучко А.А. К характеристике березовых лесов Северной Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 17–24.
30. Соколов С.Я. Типы леса Шуерецко-Сорокской дачи Сорокского лесничества // Лесоводство и лесоведение. 1926. Вып. 2. С. 63–82.
31. Соколов С.Я. К вопросу о классификации типов еловых лесов // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М. : Новая деревня, 1929. С. 205–255.
32. Соколова Л.А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 241–307.
33. Солоневич К.И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 53–85.
34. Усков С.П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск : Книжное изд-во, 1930. 87 с.
35. Зайцев Б.Д. Лес и почвы Северного края. Архангельск : Северное краевое изд-во, 1932. 95 с.
36. Леонтьев А.М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды Ботанического института. Сер. 3. Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81–222.
37. Соколова Л.А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 10–80.
38. Феклистов П.А., Шаньгина Н.П. Экологические факторы естественного возобновления под пологом ельников черничных. Архангельск : Издательский Дом САФУ, 2014. 105 с.
39. Шенников А.П., Голубева М.М. Растительность болотного массива участка Архангельского болотного опытного поля. Архангельск, 1930. 57 с.

40. Андреев В.Н. Лесная растительность Южного Тимана // Труды Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
41. Дылис Н.В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги // Ботанический журнал. 1939. Т. 24, № 4. С. 314–338.
42. Корчагин А.А. Еловые леса западного Притиманья в бассейне Мезенской Пижмы // Ученые записки ЛГУ. Сер. географическая. 1956. Вып. 11. С. 182–322.
43. Самбук Ф.В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63–245.
44. Нешатаева В.Ю., Демьянов В.А. Лесная растительность Полярного Урала в верхнем течении р. Собь // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 5. С. 90–109.
45. Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л. : Наука, 1972. 135 с.
46. Рутковский В.И. Типы лесов Кемского края Карельской ССР // Труды Института по изучению леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1–97.
47. Дылис Н.В. Типы лиственничных лесов южного Тимана // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1940. Вып. 4. С. 339–371.
48. Семенов Б.А., Цветков В.Ф. Лесорастительное районирование предтундровой зоны // Материалы Международного симпозиума «Северные леса : состояние, динамика, антропогенное воздействие». 1990. Ч. 2. С. 188–199.
49. Сочава В.Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от реки Нельки до р. Хулги // Труды Ботанического музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1–78.

Поступила в редакцию 10.12.2017 г.; повторно 22.02.2018 г.; 21.05.2018 г.; принята 25.07.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.

Авторский коллектив:
Леонова Надежда Борисовна – канд. геогр. наук, в.н.с. кафедры биогеографии, географический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Россия, Ленинские горы, 1).
E-mail: nbleonova2@gmail.com
Горяинова Ингрид Николаевна – канд. геогр. наук, с.н.с. кафедры биогеографии, географический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Россия, Ленинские горы, 1).
E-mail: biogeo@list.ru

For citation: Leonova NB, Goryainova IN. Ecological and coenotic positions of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within their northern range periphery. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2018;43:89-110. doi: 10.17223/19988591/43/5 In Russian, English Summary

Nadezhda B. Leonova, Ingrid N. Goryainova

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

Ecological and coenotic positions of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within their northern range periphery

The research was aimed at detection of ecological and coenotic distribution regularities of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within the northern taiga of European Russia in connection with changing natural conditions along the longitudinal gradient. The relevance of the study is due to insufficient contemporary knowledge about range structure for typical taiga species from the standpoint of ecological and coenotic connections. The study suggests that

the species ecological amplitudes in different parts of the range differ due to changes in natural and biogeocoenotic conditions, which, in turn, will be reflected in the cenotic fidelity of the species and in the range structure.

We analyzed ecological and coenotic positions of the plant species based on their constancy indexes, ecological amplitudes and connections with different types of forest communities. We processed more than 1600 geobotanical releves collected from various scientific publications and 45 authors' releves. These data were analyzed within the framework of six regions corresponding to the provinces of physical and geographical divisioning of the European northern taiga territory (See Table 1). The size of description samples is shown in Figure 1. The ecological amplitudes of the species were calculated on the basis of LG Ramensky's ecological scales; the mean values of moisture and nutrient status scales, standard deviation and confidence intervals for $p<0.05$ were calculated. For calculations, we used more than 150 geobotanical releves from publications on the Khibiny, the Belomorskaya lowland, the Dvinsko-Mezenskaya plain, the Timan Hills, the Pechora plain and the Subpolar Urals (See Table 2). Using the obtained data, we constructed point ecological ranges of communities with *L. borealis* and *M. bifolium*. We calculated mean values of stages of soil moisture and richness, standard deviation and confidence intervals of the obtained values at the level of statistical significance $p< 0.05$ (See Fig. 3, *a* and *b*). The cenotic connections were estimated by the number of forest types where the species were observed in different regions of the northern taiga. The change in the ecological positions of *L. borealis* и *M. bifolium* was traced by a change in their constancy in ecological series of communities by soil moisture and richness, created on the basis of PS Pogrebnyak's edaphotopic grid using geobotanical materials from the Pinega River Basin (See Fig. 4 and 5).

In the course of the study, we revealed that the constancy indexes of *L. borealis* and *M. bifolium* in the northern taiga vary from west to east: for *L. borealis* the maximum values were recorded in the Khybiny and Dvinsko-Mezenskaya plain; for *M. bifolium* - only in Dvinsko-Mezenskaya plain (See Fig. 6, Table 3). The calculated ecological amplitudes (according to moisture and nutrient status scales) for both species are narrower in comparison with potential ones. We noted a shift in ecological positions from more humid and nutrient-poor in the west to drier and nutrient-rich stages in the east within the plain part of the subzone. The maximum amplitude by the moisture factor for both species were observed on the Dvinsko-Mezenskaya plain, while the largest nutrient status amplitude was detected in the Pechora lowland. The cenotic connections of both species might be explained by differences in ecological positions within the subzone: the maximum number of forest types with both species occurrence was noted for the Dvinsko-Mezenskaya plain; for the Pechora lowland, the maximum constancy indexes of both species were observed in spruce and larch forests on the well-drained plain and upland areas in the central as well as eastern parts of the subzone where a moderately continental climate is inherent. The minimum indexes were marked in pine forests of wet poorly drained lowlands in the western and eastern parts of the subzone.

The paper contains 6 Figures, 3 Tables and 49 References.

Key words: ecological amplitude, plant species phytocoenotic fidelity, plant constancy indexes, boreal plant species.

Funding: This research was conducted within the framework of Lomonosov Moscow State University budget theme "Diversity, dynamics and monitoring of ecosystems under environment changing conditions" (No AAAA-A16-116032810082-6) and the RFBR (Project No 14-05-00961

References

1. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi [On the history of the origin and development of the dark coniferous taiga]. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ.; 1954.155 p. In Russian
2. Tolmachev AI. Vvedenie v geografiyu rasteniy [Introduction to phytogeography]. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 224 p. In Russian
3. Myalo EG, Goryainova IN. Ispol'zovanie pokazatelya postoyanstva vidov rasteniy pri kartografirovanii struktury ikh arealov [Use of the constancy index of plant species for mapping their range structure]. *Geography and Natural Resources.* 1997;3:185-190. In Russian
4. Nosova LM, Leonova NB, Zimin MV. Analiz arealov osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rasteniy lesnogo poyasa [Analysis of the ranges of the main ecological coenotic plant species groups in the forest belt]. In: *Vostochno-evropeyskie lesa* [Eastern European Forests]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 270-282. In Russian
5. Kucherov IB. Chorological pattern in plant affinity to different communities and its causes (by the example of North European forests. *Zhurnal obshchey biologii = Biology Bulletin Reviews*. 2003;64(6):479-500. In Russian
6. Kucherov IB. Shifts in ecologic and phytocoenotic behavior of *Molinia caerulea* (Poaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2017;102(11):1475-1494. In Russian
7. Coudun C, Gégout J-C Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science.* 2007;18:517-524. doi: 10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x
8. Hájková P, Hájek M, Apostolova I, Zelený D, Dítě D. Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: Evidence from the base richness gradient in mires. *Journal of Biogeography.* 2008;35(2):282-294. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01793.x
9. Nieppola J. Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands. *Scandinavian Journal of Forest Research.* 1993;8:49-65. doi: 10.1080/02827589309382754
10. Salemaa M, Derome J, Nörd P. Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient. *Boreal Environment Resources*. 2008;13(Suppl. B):48-66.
11. Bloch-Orłowska J, Meissner W. Diversity of vegetation with *Carex chordorrhiza* L.f. and factors affecting the species abundance across its geographical range in Europe. *Flora*. 2016;224:75-86.
12. Tishchenko MP, Korolyuk AYu. Ecocenotic positions of purple moor grass*, Molinia caerulea* (L.) Moench. (*Poaceae*), at the eastern boundary of its range. *Russian Journal of Ecology*. 2014;4:313-316. doi: 10.1134/S1067413614040134
13. Nilsson M-C, Wardle DA. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2005;3:421-428.
14. Spribille T, Chytrý M. Vegetation surveys in the circumboreal coniferous forests: A review. *Folia Geobotanica*. 2002;37:365-382.
15. Diekmann M, Lawesson JE. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe. *Folia Geobotanica*. 1999;34:127-141. doi: 10.1007/BF02803080
16. Hill MO, Roy DB, Mountford JO, Bunce RG. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: An algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology*. 2000;37:3-15. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00466.x
17. Leonova NB, Goryainova IN. Constancy and ecological-coenotic connections of may lily (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) and north twinflower (*Linnaea borealis* L.) in the forests of European Russia. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Natural*

Sciences Series. 2016;3:45-58. doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.3.45. In Russian, English Summary
18. Yaroshenko AYu, Potapov PV, Turubanova SA. The last intact forests of European Russia North. Moscow: Greenpeace of Russia Publ.; 2001. 75 p. [Electronic resource]. Available at: http://www.intactforests.org/pdf.publications/The.Last.IFL.of.European.Russia.2001.pdf (access 15.03.2018)
19. Emel'yanova LG, Goryainova IN, Leonova NB. [Plant and animal species of southern origin in the Vaga and Northern Dvina rivers interstream area. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Natural Sciences Series*. 2014;2:12-22. In Russian
20. *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie SSSR* [Physical and geographical regioning of the USSR]. In: *Physical and Geographic Atlas of the World*. Rikhter GD, editor. Moscow: Gosudarstvennoe Upravlenie Geodezii i Kartografii Publ.; 1964. pp. 248-249. In Russian
21. *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie SSSR* [Physical and geographical regioning of the USSR]. Gvozdetskiy NA, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1968. 575 p. In Russian
22. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipov NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological evaluation of fodder lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
23. Avrorin NA, Kachurin MKh, Korovkin AA. Materialy po rastitel'nosti Khibin [Data on vegetation of the Khibiny]. *Trudy SOPS. Serya Kol'skaya*. 1936;11:3-93.In Russian
24. Bobrova LI, Kachurin MKh. Ocherk rastitel'nosti Monche-tundry [Survey of vegetation of Monche-tundra]. *Trudy SOPS. Serya Kol'skaya.* 1936;11:95-121. In Russian
25. Medvedev PM. Rol' tepla i vlagi dlya zhizni rasteniy v trudnykh klimaticheskikh usloviyakh (na primere Khibinskikh gor) [The role of moisture and heat for plant life in severe climatic conditions (case study of the Khibiny mountains)]. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 101 p. In Russian
26. Salazkin AS. Ocherk rastitel'nosti basseyna r. Umby [Survey of the vegetation of the Umba river basin]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika*. 1936;3:69-139. In Russian
27. Solonevich KI. Rastitel'nost' severo-vostoka Lovozerskikh gor (Kol'skiy poluostrov) [Vegetation of the northeastern Lovozersky mountains (Kolsky peninsula)]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika*. 1936;3:37-68. In Russian
28. Vilikaynen MI, Voronova TG, Shcherbakov NM. Fitotsenoticheskaya i khozyaystvennaya kharakteristika osnovnykh tipov elovykh lesov Pribelomorskoy oblasti [Phytocoenotic and economic description of the main fir forest types in Pribelomorskaya region]. In: *Biologicheskaya i khozyaystvennaya produktivnost' lesnykh fitotsenozov Karelii* [Biological and economic productivity of forest communities of Karelia]. Petrozavodsk: Karelian Branch of the USSR Academy of Sciences Publ.; 1977. pp. 4-14. In Russian
29. Vilikaynen MI., Kuchko AA. K kharakteristike berezovykh lesov severnoy Karelii [On birch forests of northern Karelia]. In: *Lesnye rastitel'nye resursy Karelii* [Forest resources of Karelia]. Petrozavodsk: Karel. FAI SSSR Publ.; 1974. pp. 17-24. In Russian
30. Sokolov SYa. Tipy lesa Shueretsko-Sorokskoy dachi Sorokskogo lesnichestva [Forest types of Shueretzko-Sorokskaya forest farm]. *Lesovodstvo i lesovedenie*. 1926;2:63-82. In Russian
31. Sokolov SYa. K voprosu o klassifikatsii tipov elovykh lesov [On classification of fir forests]. In: *Ocherki po fitosotsiologii i fitogeografii* [Essays on phytosociology and phytogeography]. Moscow: Novaya derevnya Publ.; 1929. pp. 205-255. In Russian

32. Sokolova LA. Rastitel'nost' rayona Loukhi-Kesten'gskogo trakta (Kareliya) [Vegetation of Loukhi-Kestenga road district (Karelia). *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika*. 1936;3:241-307. In Russian
33. Solonevich KI. Geobotanicheskiy ocherk rayona Zapadnoy chasti Kem'-Ukhtinskogo trakta (Kareliya) [Geobotanical survey of Western Kem-Ukhta road district (Karelia)]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika.* 1934;1:53-85. In Russian
34. Uskov SP. Tipy lesov Karelii [Forest types of Karelia]. Petrozavodsk: Knizhnoe Izdatelstvo Publ.; 1930. 87 p. In Russian
35. Zaytsev BD. Les i pochvy Severnogo kraya [Forest and soils of the Northern Area]. Arkhangelsk: Severnoe Kraevoe Izdatelstvo Publ.; 1932. 95 p. In Russian
36. Leont'ev AM. Geobotanicheskie rayony Belomorsko-Kuloyskoy chasti Severnogo kraya [Geobotanical districts of Belomorsk-Kuloy part of the Northern Area]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika*. 1937;2:81-222. In Russian
37. Sokolova LA. Materialy k geobotanicheskomu rayonirovaniyu Onego-Severodvinskogo vodorazdela i Onezhskogo poluostrova [Data on geobotanical regioning of the Onega-Dvina watershed basin and the Onega peninsula]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika*. 1937;2:10-80. In Russian
38. Feklistov PA, Shan'gina NP. Ekologicheskie faktory estestvennogo vozobnovleniya pod pologom el'nikov chernichnykh [Ecological factors of natural renewal in *Piceetum myrtillosum* forest type]. Arkhangelsk: Izdatel'skiy Dom SAFU Publ.; 2014. 105 p. In Russian
39. Shennikov AP, Golubeva MM. Rastitel'nost' bolotnogo massiva uchastka Arkhangel'skogo bolotnogo opytnogo polya [Vegetation of the swamp massif of Arkhangelsk experimental swamp station]. Arkhangelsk: Severnoe Kraevoe Izdatelstvo Publ.; 1930. 57 p. In Russian
40. Andreev VN. Lesnaya rastitel'nost' yuzhnogo Timana [Forest vegetation of the Southern Timan]. *Trudy Polyarnoy komissii.* 1935;24:7-64. In Russian
41. Dylis NV. Redkolesnye bereznyaki i bezlesnye ernikovye zarosli Pechorskoy taygi [Rare birch forests and *Betula nana* communities in Pechora taiga]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal.* 1939;24(4):314-338. In Russian
42. Korchagin AA. Elovye lesa zapadnogo Pritiman'ya v basseyne Mezenskoy Pizhmy [Fir forests of the western part of the Timan in the Mezenskaya Pizhma basin]. *Proceedings of Leningrad State University. Geography Series*. 1956;11:182-322. In Russian
43. Sambuk FV. Pechorskie lesa [Pechora forests]. *Trudy Botanicheskogo Muzeya.* 1932;24:63-245. In Russian
44. Neshataeva VYu, Dem'yanov VA. Lesnaya rastitel'nost' polyarnogo Urala v verkhnem techenii r. Sob' [Forest vegetation of the Polar Urals in the upper Sob river]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2002;87(5):90-109. In Russian
45. Saburov DN. Lesa Pinegi [Forest of the Pinega river]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. 135 p. In Russian
46. Rutkovskiy VI. Tipy lesov Kemskogo kraya Karel'skoy SSR [Forest types of the Kem Area of the Karelian Soviet Socialist Republic]. *Trudy Instituta po izucheniyu lesa* [Proceedings of the Forest Research Institute]. 1933;1:1-97. In Russian
47. Dylis NV. Tipy listvennichnykh lesov yuzhnogo Timana [Larch forest types in the Southern Timan]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriia III, Geobotanika.* 1940;4:339-371. In Russian
48. Semenov BA, Tsvetkov VF. Lesorastitel'noe rayonirovanie predtundrovoy zony [Forest vegetation regioning of the forest-tundra zone]. In: *Northern forests: Status, dynamics, anthropogenic impact*. Proc. of the Int. Symposium. 1990. pp. 188-199. In Russian

49. Sochava VB. Botanicheskiy ocherk lesov polyarnogo Urala ot reki Nel'ki do r. Khulgi [Botanical survey of forests in the Polar Urals from the Nelka river to the Khulga river]. *Trudy Botanicheskogo Muzeya*. 1927;21:1-78. In Russian

Received 10 December 2017; Revised 22 February 2018; 21 May 2018; Accepted 25 July 2018; Published 12 October 2018

Author info:
Leonova Nadezhda B, Cand. Sci. (Geogr.), Leading Researcher, Biogeography Department, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation. E-mail: nbleonova2@gmail.com
Goryainova Ingrid N, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Biogeography Department, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation. E-mail: biogeo@list.ru