

Научная статья

УДК 581.9:[581.526.425+581.526.426.2](470)

doi: 10.17223/19988591/66/4

Ценотические позиции субокеанических пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России

Илья Борисович Кучеров¹, Андрей Анатольевич Зверев^{2,3}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия

² Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

³ Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, atragene@mail.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>, ibiss@rambler.ru

Аннотация. Анализируются ценотические позиции океанических и субокеанических видов сосудистых растений в различных подзонах таежной зоны Европейской России в сравнении с Атлантической и Центральной Европой. В основу анализа положена выборка из 5 844 геоботанических описаний, выполненных в 1996–2018 гг. Использованы данные по двум пустошно-боровым (*Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.str.) и 8 мезотрофно-влажнолуговым субокеаническим видам, а также *Molinia caerulea*, относящейся к обеим группам видов. Субокеанические доминанты атлантических и центральноевропейских безлесных кустарничковых пустошей *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* в Восточной Европе переходят под полог сосновых боров на песках и / или на кочки и гряды верховых болот в зависимости от климатических особенностей региона и экологических предпочтений видов. Восточноевропейская ценофлора мелкоосоковых лугов с господством *Carex nigra* сформировалась в результате слияния ценофлор мезотрофных осоково-сфагновых болот и белоусовых пустошей в лесном поясе гор Центральной Европы. Статистически значимое снижение проективного покрытия большинства рассматриваемых видов с увеличением континентальности климата сочетается с нейтральностью этих видов по отношению к факторам теплообеспеченности вегетации. Контрастные изменения приуроченности *Molinia caerulea* к сообществам с различным уровнем минерального богатства почв в разных частях ее ареала не обусловлены генетически и требуют экологических объяснений. Основные волны расселения океанических видов на восток в четвертичном периоде Европейской России пришлось на микулинское межледниковье и атлантический оптимум голоцена. Ареалы *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* в Западной Сибири сформировались в первую из волн, *Empetrum nigrum* – во вторую.

Ключевые слова: вересковые пустоши, верховые болота, Европейская Россия, история флоры и растительности, луга, океанический флорэлемент, океаничность / континентальность климата, сосновые леса, субокеанический флорэлемент

Источник финансирования: работа И.Б. Кучерова выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А.А. Зверева – согласно действующему государственному заданию ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9.

Благодарность: авторы признательны к.б.н. С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова), к.б.н. С.А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН) и Д.Е. Гимельбранту (БИН РАН) за предоставление неопубликованных описаний, д.б.н. А.Ю. Королюку (ЦСБС СО РАН) и д.б.н. О.В. Созинову (Гродненский университет им. Янки Купалы) за помощь при поиске литературы.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции субокеанических пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 63–103. doi: 10.17223/19988591/66/4

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/4

Phytocoenotical positions of suboceanic heath and wet-meadow plants in boreal-forest zone of European Russia

Ilya B. Kucherov¹, Andrei A. Zverev^{2,3}

¹ V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

² Tomsk National Research State University, Tomsk, Russian Federation

³ Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, atragene@mail.ru

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>, ibiss@rambler.ru

Summary. The study is aimed at revealing changes in phytocoenotical positions of oceanic and suboceanic vascular plant species in different subzones and longitudinal sectors of boreal-forest zone of European Russia in comparison with those in Atlantic and Central Europe. For this purpose, we use the set of 5844 relevés made in 1996–2018 (see Fig. 1). We analyze changes in constancy and cover of the two heath-redwood (*Calluna vulgaris* and *Empetrum nigrum* s.str.) and 8 mesotrophic wet-meadow suboceanic species, also *Molinia caerulea*, referred to both species groups, and *Nardus stricta*, closely related to the latter in the observed plant cover. Species positions are checked in vegetation units distinguished by means of the dominant-determinant approach to vegetation (see Table 1). Geographical changes in species positions are traced following the combinations of these units in rows for analogous habitats in different subzones.

The oceanic species either never reach the western borders of Russia (*Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*), or occur at the easternmost limits of their distribution along the Gulf of Finland shores (*Juncus squarrosus*, *Myrica gale*, *Drosera intermedia*) or in relict isolates of the Riss-Würm (*Corynephorus canescens*, *Sieglingia decumbens*) or Atlantic (*Festuca filiformis*) ages. But *Calluna vulgaris* and *Empetrum nigrum* s.str., the suboceanic dominants of treeless Atlantic- and Central-European dwarfshrub heaths, are common under the canopy of Scots pine forest and/or on peatmoss hillocks and ridges in raised bogs of East Fennoscandia and the North-West of the Russian Plain. *Calluna vulgaris* prefers warm soils and fails to withstand their prolonged frost penetration. Hence it escapes from bogs but keeps on growing in pine forests in the North-East of European Russia. It also occurs in the Upper and Middle Volga areas, reaches the Middle Urals, and penetrates the West-Siberian hemiboreal subzone, with its relict findings also known from the Western Sayan Mts. On the contrary, *Empetrum nigrum* remains only in bogs in the middle- and southern-boreal subzones of the Dvina-Pechora area. But it reaches the Middle Urals as well and occurs in raised bogs of southern-boreal Western Siberia.

The East-European low-sedge meadows with the dominance of *Carex nigra* originated as a result of integration of mesotrophic sedge-peatmoss mires and matgrass (*Nardus stricta*) grasslands in the montane belt of the east of Central Europe. Many species which constantly occur in such meadows (*Agrostis canina*, *Carex echinata*, *Juncus conglomeratus*, *Viola palustris*, etc.) also reach the Urals and the Trans-Urals but do not penetrate further eastwards. *Carex nigra*, *Potentilla erecta*, and *Succisa pratensis* serve as exclusions as they also occur in Southern Siberia. In the North-West of Russia, *Carex nigra* grows not only in meadows but also in Scots pine bog forests. The other two species are typical for both meadows and small-leaved forests which replace the latter in the course of the succession both in European Russia and Western Siberia. The genesis of meadow community types is considered natural because these communities occur at the initial stages of secondary successions, driven by both natural and anthropogenic causes.

The decrease in cover of the most of the studied species with an increase of Conrad continentality index, statistically testified by means of Spearman rank correlations r_s , typically coincide with the lack of correlation between the cover of these species and the vegetation period warmth supply (see Table 2). As regards mineral nutrition and soil acidity requirements, the studied plants belong to acidophytes, oligotrophic or mesotrophic in cases of heath or wet-meadow plants, respectively.

Molinia coerulea is typical for heaths and mires as well as meadows of different types, developed on both acidic soil (with *Calluna vulgaris* and *Nardus stricta*) and limestone, in Atlantic and Central Europe. It also occurs in beech, oak, birch-oak, and Scots pine forests on nutrient-poor acidic soil there. But the same species is restricted to aapa-mires and spring peatmoss pine forests, i. e. minerotrophic conditions, and avoids the oligotrophic ones in northern-boreal Fennoscandia. In the meantime, it grows and is often abundant in oligotrophic pine and birch forests at the initial stages of paludification but avoids the eutrophic conditions in the southern-boreal subzone of North-West Russia and the Cis- and Trans-Volga areas. In the Trans-Urals, the species occurs in meadows on rich soil again and even prefers the increased salinity conditions. These contrast changes in soil nutrition preferences in different parts of the *Molinia coerulea* area in Eastern Europe and Western Siberia influence the character of correlations when testifying the suboceanic character of species ranges. But they are not confirmed by any genetical differences (ITS) and should be explained in terms of species ecology.

Dry-grassland records of *Nardus stricta* which mark its Middle-Pleistocene periglacial distribution are known for Eastern Europe. But the main Quaternary migration flows of warmth-demanding suboceanic plant species to the east correspond to the Riss-Würm interglacial or the Atlantic thermal optimum of the Holocene in European Russia. The West-Siberian parts of areas of *Calluna vulgaris*, *Carex nigra*, *Potentilla erecta*, and *Succisa pratensis* originated due to the first flow mentioned, and that of *Empetrum nigrum* due to the second one. *Calluna vulgaris* also penetrated Karelia and the south of the Kanin Peninsula in the Atlantic period. But many Atlantic migrants from Europe could not achieve their far-off distribution in Siberia because of the pre-Atlantic Boreal thermal optimum there, preceding that in Europe. Populations of *Molinia coerulea*, associated with the eutrophic and oligotrophic soil, respectively, probably migrated in different areas and periods: the former in the Riss-Würm interglacial of Siberia and then in the Atlanticum of the European North, and the latter only in the Atlanticum of the Russian Plain. The post-Atlantic species migration has played a minor role in the community flora formation.

The paper contains 2 Tables, 1 Figure, and 80 References.

Keywords: bogs, boreal-forest zone, climate oceanicity/continentality, European Russia, heathlands, history of flora and vegetation, meadows, oceanic floristical element, pine forests, suboceanic floristical element

Funding: The work of I.B. Kuchеров has been carried out in accordance with the current official planning task of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (RAS), project No 121032500047-1, and that of A.A. Zverev according to the analogous task of the Central Siberian Botanical Garden of the RAS Siberian Branch, project No AAAA-A21-121011290026-9.

Acknowledgements. The authors are grateful to Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State University), Dr. S.A. Kutenkov (Inst. Biology, Karelian Research Centre RAS), and D.Ye. Gimelbrant (Komarov Botanical Institute RAS) for their permissions to use the unpublished relevés and to Dr. A.Yu. Korolyuk (Central Siberian Botanical Garden SB RAS) and Dr. O.V. Sozinov (Yanka Kupala Grodno State University) for their help with finding the necessary published sources.

For citation: Kuchеров IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of suboceanic heath and wet-meadow plants in boreal-forest zone of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:63-103. doi: 10.17223/1998591/66/4

Введение

Вслед за рассмотрением широтной изменчивости ценотических позиций растений [1–4] следует проанализировать аналогичные явления долготной (секторальной) изменчивости. Настоящая статья посвящена роли океанических и субокеанических видов в сообществах таежной зоны и сопредельных зональных выделов Европейской России, отчасти также Западной Сибири.

Для большинства океанических и субокеанических видов характерны амфиатлантические, европейские и европейско-средиземноморские, реже амфиокеанические или (в случае неморальных видов) дизъюнктивные евразийские ареалы и ценоареалы [5]. Собственно океанические (атлантические и атлантико-центральноевропейские) виды в современную эпоху не заходят в Восточную Европу или едва достигают западных областей России. Проникновение этих видов наблюдается вдоль берегов Финского залива (*Rhynchospora fusca* (L.) Ait.fil., *Juncus bulbosus* L., *Myrica gale* L., *Drosera intermedia* Drev. et Hayne) либо также в Западной Карелии (*Carex pulchella* (Loenn.) Lindm., *Juncus squarrosus* L.) или в бассейне р. Западной Двины (*Rubus plicatus* Weihe et Nees s.l.). В то же время многие субокеанические (субатлантические) виды широко распространены на западе и северо-западе Европейской России. Некоторые из них достигают Поволжья (*Cynosurus cristatus* L., *Holcus lanatus* L., *H. mollis* L., *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh., *Carex pilulifera* L.) и Урала (*Nardus stricta* L., *Carex flava* L., *Linum catharticum* L.) и даже юга Западной (*Molinia caerulea* (L.) Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Succisa pratensis* (L.) Moench) и Средней (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) Сибири. Однако при этом большинство из упомянутых видов редки или вообще отсутствуют в Двино-Печорском регионе. Северо-восточные границы ареалов многих из них проходят по р. Онеге, которую А.П. Шенников [6] считал основным ботанико-географическим рубежом, исторически разделяющим Фенноскандию и Русскую равнину. Очертания ареалов, взятые в целом, во многом определяются широтной интенсивностью атлантической циркуляции воздушных масс и зависят от положения барьерных горных массивов на пути западного переноса.

Наше понимание океанических и субокеанических видов растений созвучно таковому в работах Н.А. Миняева [7–8], но отличается от их трактовки западноевропейскими авторами [9, 10], рассматривающими территорию в более крупном масштабе. В фитоиндикационных шкалах Г. Элленберга [9] океаническими считаются виды, распространенные в Атлантической Европе и лишь отчасти – в западной части Центральной Европы. К субокеаническим относятся центральноевропейские виды, проникающие в сопредельные восточноевропейские районы. Виды, обычные и обильные в субокеанической Центральной Европе, но широко распространенные и в Восточной, часто отнесены уже к нейтральному или даже к субконтинентальному типам распространения. Тем не менее оценки океаничности видов, полученные нами и Элленбергом, почти всегда совпадают (см. ниже).

Исторические свиты океанических (в широком смысле) видов весьма разнообразны. Некоторые из этих свит уже рассматривались нами, а именно: неморальные (тилиетальные, фагетальные) и бореонеморальные (кверцетальные) [2] и пустошно-боровые гипоарктические [3] виды, а также представители гипоаркто-бореальных видов, подобные *Avenella flexuosa* (L.) Drej. [4]. Эта статья посвящена бореальным и бореально-полизональным пустошно-боровым и сопряженным с ними в растительном покрове мезотрофно-влажнолуговому субокеаническим видам. Работа ставит своей целью сравнение ценологических позиций этих видов в различных широтных и долготных выделах, оценку зависимости этих позиций от климатических и топоэдафических условий и выявление исторических этапов расселения видов. Мезоэвтрофные альнетальные субокеанические виды древнесредиземноморского генезиса планируется рассмотреть в отдельной публикации.

Материалы и методика исследования

В качестве модельных избраны два пустошно-боровых (*Empetrum nigrum* L. s.str., *Calluna vulgaris*) и 8 мезотрофно-влажнолуговых (*Agrostis canina* L., *Carex echinata* Murr., *C. flava*, *C. nigra* (L.) Reichard, *Juncus conglomeratus* L., *Potentilla erecta*, *Viola palustris* L., *Succisa pratensis*) субокеанических видов сосудистых растений, а также *Molinia caerulea*, которую можно отнести к обеим свитам. Учтены и иные, более редкие субокеанические виды (*Chrysaspis spadicea* (L.) Greene, *Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC. и др.), тяготеющие к влажнолуговой свите и сопряженные с модельными видами в своем распространении. Кроме того, вновь обсуждаются позиции *Nardus stricta* [3], без учета которого некорректно рассматривать обе свиты.

В основу анализа положена выборка из 5 844 описаний растительности, выполненных при обследовании малонарушенных, в основном охраняемых природных территорий Европейской России в 1996–2018 гг. (рис. 1; табл. 1). Из них 4 720 сделаны И.Б. Кучеровым лично либо вместе с товарищами по экспедициям [2–4, 11]. Описания производились в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных участков: лугов – на площади не менее 100 м², лесов – не менее 400 м² при древостое глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика подробно изложена ранее [11].

Еще 673 описания предоставлены авторам их коллегами: 554 описания из Пинежского заповедника и района Костромской таежной станции – С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова), 115 описаний из окрестностей заповедника «Костомухский» – С.А. Кутенковым (ИБ КарНЦ РАН), 4 описания с островов Белого моря – Д.Е. Гимельбрантом (БИН РАН). Из литературы взято 451 описание [12–22]. Все описания хранятся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 [23]. Описания, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале ПП [3, 11]. При выборе модельных видов учитывалась их представленность в описаниях.

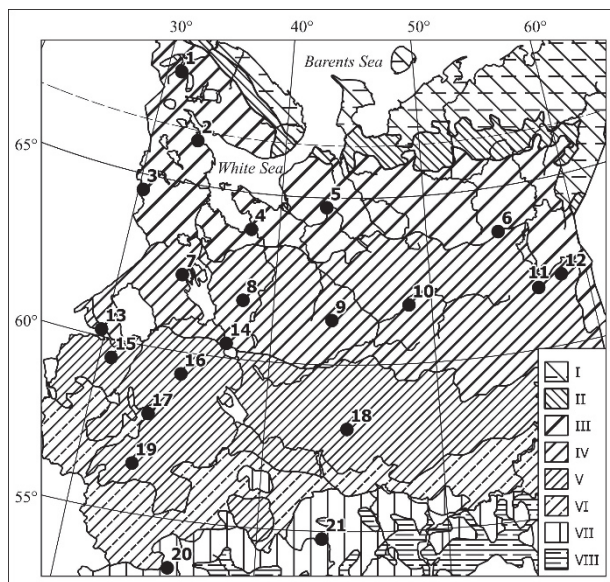


Рис. 1. Местоположение обследованных территорий. Заповедники: 1 – «Лапландский»; 3 – «Костомухский»; 5 – «Пинежский» (вместе с верховьями р. Кулой); 7 – «Кивач»; 11, 12 – «Печоро-Илычский», лесничества: 11 – Якшинское, 12 – Верхнепечорское; 19 – «Центрально-Лесной» (вместе с низовьями р. Мёжи); 20 – «Калужские засеки»; 21 – «Мордовский». Национальные парки: 8 – «Кенозерский»; 17 – «Валдайский». 2 – южный берег губы Чупа; 4 – зеленая зона г. Онега; 6 – окрестности п. Нижний Одес; 9 – среднее течение р. Устьи; 10 – низовья р. Вычегды; 13 – северное побережье Финского залива; 15 – заказник «Лисинский»; 16 – окрестности п. Сомино; 18 – Костромская таежная станция. Зоны и подзоны [25]: I – тундры; II – предтундровые редколесья; III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная, VI – подтайга; VII – широколиственные леса; VIII – луговые степи

[Fig. 1. Location of the study areas. Biosphere and strict nature reserves: 1 - Lapland; 3 - Kostomuksha; 5 - Pinega (together with the Kuloy River upper reaches); 7 - Kivach; 11, 12 - Pechora-Ilych; 11 - Yaksha Forestry, 12 - Upper-Pechora Forestry; 19 - Central-Forest (together with the Myozha River lower reaches); 20 - Kaluzhskiy Zaseki; 21 - Mordovian. National parks: 9 - Kenozero; 17 - Valday. 2 - Chupa Bay southern shore; 4 - Onega Town green belt; 6 - Nizhniy Odes Stlmnt vicinities, 9 - Ustya River middle reaches; 10 - Vychegda River lower reaches; 13 - northern coast of the Gulf of Finland; 15 - Lisino Partial Nature Reserve; 16 - Somino Stlmnt vicinities; 18 - Kostroma Taiga Permanent Study Area. Zones and subzones [25]: I - tundras; II - open subarctic woodlands; III-VI - boreal forests: III - northern-boreal, IV - middle-boreal, V - southern-boreal, and VI - hemiboreal subzones; VII - broadleaved forests; VIII - meadow steppes]

Помимо описаний, использованы наблюдения И.Б. Кучерова в национальных парках «Heiliges Meer» (Германия) и «Hoge Veluwe» (Нидерланды), сделанные в 2001 г.

При распределении описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация в традициях школы В.Н. Сукачева [24] с уточнениями [11]. В данной статье выделены следующие укрупненные типы сообществ.

I – ельники (из *Picea abies* (L.) Karst. s.l.): I.1 – зонального ряда (воронично-черничные (с *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup и *Vaccinium myrtillus* L.) зеленомошные (с *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.) в северной, черничные зеленомошные в средней, кисличные (с *Oxalis acetosella* L.) в южной тайге, широколиственные (с *Aegopodium podagraria* L., *Pulmonaria obscura* Dum. и др.) в подтайге и широколиственных лесах), I.2 – высокотравные (с *Aconitum septentrionale* Koelle, *Geranium sylvaticum* L. s.l. или *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), I.3 – мезоэвтрофные сфагновые (со *Sphagnum warnstorffii* Russ.), I.4 – мезотрофные (со *S. girgensohnii* Russ.) и олиготрофные (со *S. angustifolium* (C.Jens. ex Russ.) C.Jens.) сфагновые.

II – сосняки (из *Pinus sylvestris* L.): II.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные (с согосподством кустистых *Cladonia* spp. и *Pleurozium schreberi*), II.2 – кустарничковые (с *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* L.) зеленомошные, II.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые.

III – кустарничковые (вересковые с *Calluna vulgaris*, приморские вороничные с *Empetrum hermaphroditum*, лапландские приозерные голубичные с *Vaccinium uliginosum* L.) и овсяницево-пустоши (с *Festuca ovina* L.) пустоши.

IV – сероольшаники (из *Alnus incana* (L.) Moench, всех типов). Многие растения сырых лугов удерживаются под пологом мелколесий этой формации в качестве сукцессионных реликтов (см. ниже).

V – сырые луга: V.1 – щучковые (с *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv.), V.2 – влажноразнотравные (с господством двудольных гигромезофильных трав: *Trollius europaeus* L., *Geranium sylvaticum*, в южной тайге – *G. palustre* L., *Succisa pratensis*), V.3 – молиниевые (с *Molinia caerulea*), V.4 – мелкоосоковые (с господством *Carex nigra*, участием *C. echinata*, *C. flava* и других мезогигрофильных осок), V.5 – белоусовые (с обилием *Nardus stricta*).

VI – болота: VI.1 – сфагновые кочки и гряды (из *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid. s.l. или *S. angustifolium*), VI.2 – сфагновые ковры (из *S. angustifolium*, *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. и др.) и мочажины (со *S. fallax*, *S. majus* (Russ.) C.Jens. и др.), VI.3 – гипновые (в том числе ключевые, с *Warnstorffia* spp., *Calliergon* spp. и др.) болота и водотоки аапа-болот.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 1. Таежные березовые (из *Betula pubescens* Ehrh.) и осиновые (из *Populus tremula* L.) леса исключены из таблицы из соображений ее объема, но обсуждаются в тексте.

Таблица 1 [Table 1]

Постоянство и проективное покрытие суббореальных видов сосудистых растений в сообществах таежной и широколиственно-лесной зон Европейской России

[Constancy and cover of subboreal vascular plant species in boreal- and nemoral-forest zone communities in European Russia]

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																	
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3	
1. Заповедник «Лапландский», крайнесеверная тайга																		
[Lapland Biosphere Reserve, northernmost-boreal forest belt], 68°N, 31°E; $GDD = 208$; $K = 32,2$																		
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	11 ¹	3 ⁺	—	—	16 ⁺	50 ⁵	—	—	60 ⁶	100 ⁶	—	1 ³	45 ⁴	19 ¹	50 ⁴	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁴	—	3 ⁹	—	—	—	
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	33 ²	—	—	20 ⁺	50 ⁸	—	—	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ⁴	33 ³	—	—	—	—	—	
<i>Calluna vulgaris</i>	4 ⁺	—	2 ⁺	13 ⁺	33 ¹	46 ¹	78 ⁷	67 ⁴	—	—	20 ⁺	50 ²	—	3 ²	61 ²	6 ⁺	8 ⁺	
$n (\Sigma = 419)$	55	24	45	40	42	13	37	12	7	0	5	6	0	3	51	53	26	
2. Южный берег губы Чупа, «типичная» северная тайга																		
[Chupa Bay S shore, “typical” northern-boreal belt], 66°N, 33°E; $GDD = 281$; $K = 34,4$																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11 ⁺	—	44 ⁸	—	4 ⁺	3 ⁺	5 ⁺	—	
<i>Molinia caerulea</i>	—	13 ³	—	1 ⁺	—	—	4 ⁺	—	2 ⁸	—	—	2 ⁶⁰	11 ⁺	—	22 ²	5 ⁺	27 ³	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	20 ⁺	22 ⁺	—	11 ⁺	100 ¹⁸	—	—	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22 ⁺	—	11 ⁺	—	—	—	2 ⁺	
<i>C. nigra</i>	—	—	11 ⁺	7 ⁺	2 ⁺	—	4 ⁺	4 ⁺	—	30 ⁺	33 ⁺	—	100 ⁴	83 ²	2 ⁺	—	7 ⁺	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11 ⁺	—	—	17 ⁺	—	—	—	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	6 ⁺	16 ⁺	9 ¹	—	32 ⁴	—	—	—	—	—	—	—	18 ²	3 ⁺	—	
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30 ²	—	—	11 ⁺	—	—	—	2 ⁺	
<i>Calluna vulgaris</i>	9 ⁺	—	—	5 ⁺	55 ⁸	14 ⁺	51 ⁶	4 ¹⁰	—	—	—	—	—	—	43 ³	8 ¹	9 ¹	
$n (\Sigma = 531)$	57	8	18	76	56	56	75	4	3	10	9	2	9	6	49	38	55	
3. Заповедник «Костомукшский», «типичная» северная тайга																		
[Kostomuksha Strict Nature Reserve, “typical” northern-boreal belt], 64°N, 30°E; $GDD = 382$; $K = 36,0$																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	4 ⁺	—	—	8 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	62 ³	36 ²	43 ¹	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16 ⁺	11 ⁺	—	
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	4 ⁺	
<i>C. nigra</i>	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	14 ⁺	
<i>Calluna vulgaris</i>	8 ⁺	—	—	6 ⁺	93 ¹¹	44 ³	15 ⁺	100 ³⁸	—	—	—	—	—	—	53 ¹	9 ⁺	—	
$n (\Sigma = 269)$	12	0	19	53	40	27	13	12	1	0	0	0	0	0	32	53	7	
4. Зеленая зона г. Онега, «типичная» северная тайга																		
[Green belt of the Onega Town, “typical” northern-boreal belt], 63–64°N, 38°E; $GDD = 471$; $K = 37,3$																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	20 ⁺	2 ⁺	—	—	2 ⁺	—	13 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	25	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	13 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	9 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>C. nigra</i>	—	—	—	4 ⁺	—	—	20 ⁺	—	13 ⁺	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	2 ⁺	45 ⁹	9 ²	41 ⁵	—	—	—	—	—	—	—	2 ³	—	—	
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	13 ²	—	—	—	—	—	—	—	5	
<i>Calluna vulgaris</i>	7 ⁺	—	—	—	94 ¹³	63 ¹	26 ³	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹⁰	—	—	
$n (\Sigma = 231)$	45	6	5	52	31	35	46	0	8	0	0	0	0	0	2	0	1	
5. Заповедник «Пинежский» и верховья р. Кулой, «типичная» северная тайга																		
[Pinega Strict Nature Reserve and Kuloy River upper reaches, “typical” northern-boreal belt], 64°N, 43°E; $GDD = 451$; $K = 38,4$																		
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	11 ¹	—	—	—	3 ⁵⁵	—	—	1 ⁺	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	4 ²	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	1 ⁺	—	—	1 ⁺	77 ⁴	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 577)	61	68	26	83	48	61	28	6	9	0	4	0	3	0	60	92	28
6. Окрестности п. Нижний Одес, «типичная» северная тайга [Nizhniy Odes Stlmtnt vicinities, “typical” northern-boreal belt], 64°N, 55°E; <i>GDD</i> = 410; <i>K</i> = 44,1																	
<i>Carex nigra</i>	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 275)	36	6	17	85	12	8	76	3	0	0	1	0	0	0	7	24	0
7. Заповедник «Кивач», средняя тайга [Kivach Strict Nature Reserve, middle-boreal subzone], 62°N, 33°E; <i>GDD</i> = 484; <i>K</i> = 35,6																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	5 ⁺	—	—	—	1 ⁺	13 ⁺	5 ⁺	7 ⁺	—	2 ⁴	67 ²	18 ⁵	—	10 ⁺	11 ⁺
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	6 ⁺	—	—	—	1 ⁺	—	16 ¹	14 ⁺	—	4 ³⁸	17 ⁺	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	7 ⁺	1 ⁺	50 ¹	82 ¹¹	—	—	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	2 ⁺	—	—	—	5 ⁺	—	—	7 ⁺	—	1 ⁺	50 ³	45 ⁴	—	—	11 ⁺
<i>C. flava</i>	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	5 ⁺	29 ⁺	21 ⁺	1 ³	67 ⁴	91 ³	—	—	—
<i>C. nigra</i>	—	—	3 ⁺	5 ⁺	—	—	1 ⁺	—	—	29 ¹	—	1 ⁺	100 ⁴	64 ¹	—	—	33 ¹
<i>Juncus conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	27 ⁺	—	—	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	3 ⁺	—	—	4 ⁺	3 ⁺	—	14 ¹	71 ⁴	57 ⁵	2 ⁵	100 ⁶	100 ¹⁰	—	—	22 ⁺
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	5 ⁺	—	5 ⁺	2 ⁺	13 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	13 ⁺	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14 ⁺	—	—	33 ¹	18 ¹	—	—	11 ¹
<i>Calluna vulgaris</i>	5 ⁺	—	—	—	92 ⁹	66 ¹	18 ⁺	100 ¹²	—	—	—	—	—	—	10 ¹	—	—
<i>Ptarmica vulgaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	9 ⁺	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 509)	40	28	66	41	37	47	80	8	44	14	14	4	6	11	31	29	9
8. Национальный парк «Кенозерский», средняя тайга [Kenozero National Park, middle-boreal subzone], 61°N, 38°E; <i>GDD</i> = 544; <i>K</i> = 38,4																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	4 ⁺	—	—	—	2 ⁺	—	—	15 ⁺	—	5 ⁺	60 ⁴	—	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	8 ¹	—	—	100 ⁵⁶	20 ⁺	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	40 ²	—	8 ¹	8 ⁺	16 ⁺	—	100 ²⁷	—	—	—
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	11 ¹	—	—	—	—	3 ⁺
<i>C. nigra</i>	—	—	8 ⁺	—	—	—	11 ⁺	20 ⁺	2 ⁺	30 ¹	—	32 ⁺	100 ²⁹	50 ⁺	14 ⁺	—	13 ⁺
<i>Potentilla erecta</i>	5 ⁺	—	4 ⁺	—	—	2 ⁺	3 ⁺	20 ²	9 ⁺	15 ⁺	17 ²	79 ¹	20 ¹	50 ¹⁰	—	—	5 ⁺
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	6 ⁺	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	5 ⁺	—	—
<i>Viola palustris</i>	2 ⁺	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	6 ⁺	8 ³	—	5 ⁺	60 ²	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	82 ²	34 ¹	6 ⁺	40 ⁷	2 ⁺	—	—	16 ⁺	—	17 ⁺	9 ²	—	—
<i>n</i> (Σ = 502)	43	69	49	42	11	47	65	5	53	13	12	19	5	6	22	3	38
9. Среднее течение р. Устья, средняя тайга [Ustya River middle reaches, middle-boreal subzone], 61°N, 43°E; <i>GDD</i> = 595; <i>K</i> = 40,3																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	2 ³
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—	3 ¹⁶	—	—	1 ¹	2 ³
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	—	1 ⁺
<i>Viola palustris</i>	—	—	11 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 276)	21	42	9	78	14	32	38	0	23	4	3	0	3	0	3	4	2
10. Низовья р. Вычегды, средняя тайга [Vychehda River lover reaches, middle-boreal subzone], 62°N, 49°E; <i>GDD</i> = 573; <i>K</i> = 40,7																	
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5 ⁺	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	86 ²	—	5 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	5 ¹	—	—
<i>n</i> (Σ = 184)	11	26	13	28	28	7	44	1	0	2	2	0	0	0	19	3	0

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
11. Заповедник «Печоро-Илычский», Якшинское лесничество, средняя тайга [Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Yaksha Forestry, middle-boreal subzone], 62°N, 57°E; $GDD = 468$; $K = 44,4$																	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	40	—	—	—
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	12	—	—	—	—
$n (\Sigma = 291)$	18	17	16	18	25	25	47	3	16	7	5	0	1	1	31	58	3
12. Заповедник «Печоро-Илычский», Верхнепечорское лесничество, средняя тайга [Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Upper-Pechora Forestry, middle-boreal subzone], 62°N, 58°E; $GDD = 388$; $K = 45,6$																	
<i>Viola palustris</i>	—	—	8 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$n (\Sigma = 177)$	8	42	12	21	10	9	4	2	3	0	10	0	0	0	11	12	33
13. Северное побережье Финского залива, граница средней и южной тайги [Northern coast of the Gulf of Finland, transition between middle- and southern-boreal subzones], 60°N, 29°E; $GDD = 619$; $K = 31,2$																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	2 ⁺	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	18 ⁺	—	—	40 ³	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	5 ⁺	—	—	15 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	8 ⁺	—
<i>C. nigra</i>	—	3 ⁺	—	13 ⁺	—	—	23 ¹	—	—	—	—	—	—	—	13 ⁺	18 ²	—
<i>Juncus</i>	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—
<i>conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potentilla erecta</i>	5 ⁺	—	—	4 ⁺	—	—	11 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	33 ⁺	19 ⁺	32 ¹	—	—	—	—	—	—	—	94 ⁶	11 ⁺	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	3 ⁺	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	4 ⁺	100 ⁷	75 ³	53 ¹	—	—	—	—	—	—	—	73 ¹⁵	8 ⁺	—
$n (\Sigma = 249)$	19	26	6	61	6	16	53	1	7	0	0	0	0	0	15	38	1
14. Бассейн р. Кемы, граница средней и южной тайги [Kema River basin, transition between middle- and southern-boreal subzones], 60°N, 37°E; $GDD = 569$; $K = 36,9$																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	12 ⁺	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25 ⁺
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	6 ⁺	3 ⁺	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. nigra</i>	—	—	18 ⁺	24 ⁺	—	—	30 ¹	—	—	1 ¹	—	—	—	—	—	—	25 ⁺
<i>Potentilla erecta</i>	4 ⁺	—	6 ⁺	3 ⁺	—	—	3 ⁺	17 ¹	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	4 ⁺	2 ⁺	15 ¹	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	22 ¹	22 ⁺	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	3 ⁺	100 ⁶	72 ¹	3 ⁺	17 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$n (\Sigma = 269)$	25	15	17	29	23	50	40	6	21	2	3	0	0	0	9	21	8
15. Заказник «Лисинский», южная тайга [Lisino Partial Nature Reserve, southern-boreal subzone], 59°N, 30°E; $GDD = 686$; $K = 32,3$																	
<i>Agrostis canina</i>	2 ⁺	18 ⁺	43 ⁺	21 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	+	2 ⁺	—	—	50 ⁺
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ³³	—	—	—
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	6 ⁺	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	1 ⁺	—	—	13 ⁺
<i>C. flava</i>	—	—	21 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	25 ⁺
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	16 ²	—	—	2 ¹	—	—	2	2 ⁺	—	—	—
<i>Juncus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 ¹	—	—	5	—	—	—	—
<i>conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potentilla erecta</i>	9 ⁺	—	14 ⁺	3 ⁺	—	—	6 ⁺	2	—	1 ¹	—	—	5	3 ¹⁰	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	16 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	94 ¹³	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	3 ¹²	—	—	—

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																	
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3	
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	10	—	—	—	—	—	2 ¹	28 ⁵	—	—	
<i>Succisa pratensis</i>	2 ⁺	—	36 ⁺	3 ⁺	—	—	3 ⁺	—	—	1 ¹	—	—	3	—	—	—	—	
<i>n</i> (Σ = 185)	43	11	14	29	0	3	31	1	13	4	0	0	1	3	18	6	8	
16. Окрестности п. Сомино, южная тайга [Somino Stlmnt vicinities, southern-boreal subzone], 59°N, 35°E; <i>GDD</i> = 658; K = 36,1																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	3 ³	—	—	—	—	4 ⁺	—	—	—	27	—	—	16 ¹	—	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	2 ¹	—	3 ⁺	19 ¹	—	—	—	—	30	—	—	3 ⁺	—	—	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	3 ⁺	4 ¹	17 ⁺	—	—	1 ²	—	—	—	—	2 ⁺	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	1 ⁺	—	—	8 ⁺	—	—	—	—	—	1 ¹	—	—	5 ¹	—	
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	15 ¹	—	—	—	—	—	2¹⁰	—	—	7 ⁺	—	
<i>Juncus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹	—	—	—	—	
<i>conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹	—	—	—	—	
<i>Potentilla erecta</i>	21 ⁺	—	—	—	—	7 ⁺	15 ⁺	28 ⁺	4 ⁺	80 ³	2 ⁶	3	2 ¹	—	—	7 ⁺	29 ⁺	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	7 ⁺	8 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	54 ³	5 ⁺	—	
<i>Viola palustris</i>	5 ⁺	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	—	10 ⁺	—	—	2 ²	—	—	5 ⁺	—	
<i>Calluna vulgaris</i>	5 ⁺	—	—	—	100¹³	76 ⁴	23 ¹	39 ⁴	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	10 ⁺	1 ⁵	—	—	—	—	—	—	
<i>n</i> (Σ = 229)	19	6	0	4	10	29	26	18	24	10	3	1	3	0	35	44	7	
17. Национальный парк «Валдайский», южная тайга [Valday National Park, southern-boreal subzone], 58°N, 33°E; <i>GDD</i> = 727; K = 34,9																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	5 ⁺	—	11 ⁺	—	80 ³	—	—	10 ¹	4 ⁺	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	4 ⁺	—	—	—	10 ⁺	—	—	—	2 ⁶	—	—	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	1 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	60 ²	1 ⁺	5 ⁺	—	—	
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	10 ¹	22 ⁺	—	60 ⁴	—	—	—	4 ⁺	
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	33 ³	8 ¹	—	—	33 ⁺	—	100⁸	2 ³	14 ⁺	35 ¹	38 ¹	
<i>Juncus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ⁺	—	—	5 ⁺	8 ⁺	
<i>conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ⁺	—	—	5 ⁺	8 ⁺	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	6 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	40 ³	78 ⁴	—	—	80 ⁵	2¹¹	—	—	8 ⁺	
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	17 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	57 ¹	—	—	
<i>Viola palustris</i>	—	1 ¹	—	1 ⁺	—	—	—	—	11 ⁺	—	—	—	40 ¹	2¹⁴	—	5 ⁺	4 ⁺	
<i>Calluna vulgaris</i>	6 ⁺	—	—	—	100¹¹	85 ¹	22 ⁺	16 ¹	—	—	—	—	20 ⁺	—	5 ⁺	—	—	
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	4 ⁺	3 ⁺	—	11 ¹	—	—	1 ⁵	—	—	—	
<i>n</i> (Σ = 235)	18	3	5	3	9	27	18	25	36	10	9	0	5	2	21	20	24	
18. Костромская таежная станция, южная тайга [Kostroma Taiga Permanent Study Area, southern-boreal subzone], 58°N, 45°E; <i>GDD</i> = 766; K = 40,9																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	20 ⁺	1 ¹	—	—	—	—	—	13 ⁺	11 ²	
<i>Molinia caerulea</i>	—	4 ⁺	—	20 ⁶	—	54¹⁰	51¹⁴	—	—	—	—	—	—	—	40 ⁺	13 ⁺	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	
<i>Juncus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	
<i>conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	83²³	54 ⁴	34 ²	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>n</i> (Σ = 167)	8	27	7	5	18	24	35	2	15	3	0	0	1	0	5	8	9	
19. Центральнo-Лесной заповедник и бассейн р. Мёжи, граница южной тайги и подтайги [Central-Forest Strict Nature Reserve and Myozha River basin, transition between southern-boreal and hemiboreal subzones], 56°N, 32°E; <i>GDD</i> = 769; K = 33,9																		
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42 ²	—	
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	0,5	—	20 ⁺	17 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	30 ⁺	—	40 ¹	—	—	—	4³⁵	—	8 ⁺	—	
<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ⁺	—	—	—	—	—	8 ⁺	—	

Виды [Species]	Типы сообществ [Community types]																
	I.1	I.2	I.3	I.4	II.1	II.2	II.3	III	IV	V.1	V.2	V.3	V.4	V.5	VI.1	VI.2	VI.3
<i>C. flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ⁺	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. nigra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40 ¹	21 ⁺	—	15	1 ⁺	1 ¹	17 ²	—
<i>Juncus conglomeratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30 ¹	—	—	—	1 ⁺	—	8 ⁺	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	17 ⁺	—	11 ⁺	80 ⁴	100 ⁵	—	+	3 ⁵	—	8 ⁺	—
<i>Empetrum nigrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8 ⁺	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ¹	21 ⁺	—	—	1 ⁺	—	17 ⁺	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	1 ⁸	80 ¹	67 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	16 ⁺	50 ⁸	75 ¹¹	—	1	3 ⁸	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 137)	19	20	0	1	2	5	6	10	19	10	24	0	1	4	2	12	2
20. Заповедник «Калужские засеки», зона широколиственных лесов [Kaluzhskiye Zaseki Strict Nature Reserve, nemoral-forest zone], 53°N, 35°E; <i>GDD</i> = 989; <i>K</i> = 38,1																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	67 ³	—	19 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex flava</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1 ¹
<i>C. nigra</i>	—	—	—	44 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3 ⁺	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 64)	11	5	0	9	0	16	0	8	0	1	4	0	0	0	0	6	4
21. Мордовский заповедник, зона широколиственных лесов [Mordovian Strict Nature Reserve, nemoral-forest zone], 54°N, 43°E; <i>GDD</i> = 1075; <i>K</i> = 42,7																	
<i>Agrostis canina</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—
<i>Molinia caerulea</i>	1 ⁺	—	10	3 ⁴	+	56 ⁵	88 ²³	—	—	—	—	—	—	—	—	20 ²	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	—	—	—
<i>Carex nigra</i>	—	—	—	—	—	—	18 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	7 ⁺	—
<i>Potentilla erecta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	1 ⁺	—	67 ²	18 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 68)	4	0	1	3	1	9	17	4	0	0	1	0	0	1	8	15	4

Примечание. Типы сообществ: I – ельники: I.1 – зонального ряда, I.2 – высокотравные, I.3 – мезоэвтрофные сфагновые, I.4 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. II – сосняки: II.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные, II.2 – кустарничковые зеленомошные, II.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. III – кустарничковые и овсяницево-пустоши. IV – сероолшаники. V – сырые луга: V.1 – щучковые, V.2 – влажноразнотравные, V.3 – молиниевые, V.4 – мелкоосоковые, V.5 – белоусовые. VI – болота: VI.1 – сфагновые кочки и гряды, VI.2 – сфагновые ковры и мочажины, VI.3 – гипновые болота и мочажины аапа-болот. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). При числе описаний менее 5 постоянство выражено как число регистраций. Для единственного описания даются только покрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0,5% отмечены знаком «+». Прочерк «—» означает отсутствие вида; *n* – число описаний. *GDD* – сумма градусо-дней выше 10°C; *K* – коэффициент континентальности Конрада.

[Note. Community types: I - Norway/Siberian spruce forests: I.1 - zonal, I.2 - tall-herb, I.3 - mesoeutrophic peat-moss, I.4 - mesotrophic and oligotrophic peatmoss. II - Scots pine forests: II.1 - lichen and lichen-feathermoss, II.2 - dwarfshrub feathermoss, II.3 - mesotrophic and oligotrophic peatmoss. III - dwarfshrub heath or dry fescue grasslands. IV - gray alder groves (all types). V - mesic to wet meadows: V.1 - limegrass, V.2 - mesic forb, V.3 - purple moorgrass, V.4 - low sedge, V.5 - matgrass. VI - mires: VI.1 - peatmoss bog ridges and hillocks, VI.2 - peatmoss bog carpets and hollows, VI.3 - brownmoss fens and aapa-mire hollows. Constancy (%) and average cover (% in superscripts) are given for species. Constancy values are represented as numbers of relevés for community types with less than 5 relevés, and only cover values are listed for single relevés. Cover and constancy values are shown in bold for dominants and subdominants. Average species cover less than 0,5% is given as “+”; missed species are marked with “—”; *n* is number of relevés. *GDD* is a sum of growing degree-days above 10°C, and *K* is Conrad continentality index].

Для выявления влияния зональности на ценоотические позиции видов сообщества объединены в следующие широтные ряды. 1) Ряд в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных на бедных песчаных и каменистых почвах. 2) Ряд в сосняках на заболоченных кислых почвах с неглубокой торфяной залежью. 3) Ряд на торфяных грядках и кочках олиготрофных и мезотрофных болот. 4) Ряд на сфагновых ковках и в мочажинах (аналогично). 5–7) Ряды соответственно на щучковых, влажноразнотравных и мелкоосоковых лугах.

Для оценки значимости изменений видовых ПП для каждого из рядов в программе Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) [26] между ПП и характеристиками теплообеспеченности и континентальности климата (см. табл. 1). Теплообеспеченность оценена по среднегодовой сумме градусо-дней выше 10°C (GDD , $^{\circ}\text{C}$) (наибольшему слагаемому суммы эффективных температур) по данным сети многолетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки [27]. Для оценки континентальности на основе сведений из этой сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднесезонных температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту [28]. Значения r_s приводятся в табл. 2. Коэффициент Спирмена избран для расчетов, поскольку выборки описаний неравновелики [3]. Данные по рядам в ельниках на плакорах и в высокотравных ельниках на богатых почвах не внесены в табл. 2: роль видов обсуждаемых свит в лесах этих типов не выражена. Значения r_s для видов на белоусовых лугах близки к таковым для мелкоосоковых лугов.

При анализе четвертичного расселения рассматриваемых видов привлечены данные о растительности более обширных территорий – от Атлантической и Центральной Европы до Сибири. Синхронная периодизация голоцена для всех регионов принята по Н.А. Хотинскому [29].

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову [30], мхов – по М.С. Игнатову с соавт. [31]. Виды, отсутствующие в этих источниках, приведены по чек-листу мировой флоры [32]. Геоботаника требует стабильности таксономической номенклатуры, и мы осознанно придерживаемся консервативного подхода, по возможности следуя таксономическим стандартам советских и постсоветских лет. Это не только упрощает сопоставление геоботанических описаний, списков флор и ценофлор, выполненных разными авторами, но и благоприятствует реконструкции истории ценофлор, так как нередко позволяет оперировать таксонами большего объема. Именно такого подхода придерживался в своих работах классик флорогенетики Р.В. Камелин [33, 34 и др.].

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценоотические позиции видов пустошно-боровой свиты

1.1. Самыми известными сообществами, сформированными видами пустошно-боровой свиты, являются западноевропейские верещатники. На бедных сухих песках плейстоценовых равнин Северо-Западной Германии и Ни-

дерландов господствующему *Calluna vulgaris* сопутствуют *Festuca filiformis* Pourr., *Avenella flexuosa*, *Nardus stricta*, *Sieglingia decumbens*, *Carex pilulifera*, *Cladonia portentosa* (Dufour) Coem. и др. Активизация роли психрофильных видов злаков характерна для регионов с атлантическим климатом [35]. Верещатники перемежаются с овсяницевыми (*Festuca filiformis*) пустошами или белоусниками с господством *Nardus stricta*. На участках с повышенной влагоемкостью почвы к *Calluna vulgaris* примешивается *Erica tetralix* L.

При зарастании дюн по берегам Северного и Балтийского морей верещатникам предшествуют вороничники с густыми шпалерами *Empetrum nigrum* s. str. Они развиты на подвижных песках и сменяются верещатниками после стабилизации дюн. Смены не происходит лишь на островах Северного моря и на побережье Нидерландов, где вороничники устойчивы, хотя после нарушений *Calluna vulgaris* появляется и в них. В сообществах присутствуют также *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv., *Ornithopus perpusillus* L., *Lotus corniculatus* L. s.l. и другие растения западноевропейской дюнной флоры [36].

На почвах большего минерального богатства в материковых районах, как, например, на обширной Люнебургской пустоши южнее г. Гамбурга обилие *Empetrum* снижается. Одновременно к *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* и пустошным видам злаков добавляются *Genista anglica* L., *G. pilosa* L., *Potentilla erecta*, *Polygala serpyllifolia* Hosé, *Galium hercynicum* Weig. [36]. Появление видов *Genista* знаменует первый этап в ряду постепенного перехода от североатлантических верещатников к средиземноморским сообществам ксеро- и термофильных кустарниковых и кустарничковых бобовых [33]. В Германии и Нидерландах нередки и кустарниковые сообщества из *Ulex europaeus* L., *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch и *Rubus plicatus* s.l., представляющие собой одну из первых стадий зарастания верещатников и белоусников лесом [36]. Кроме того, вересковые пустоши часто сочетаются с зарослями древовидного *Juniperus communis* L. по их окраинам.

С другой стороны, очевидно родство атлантических кустарничковых сообществ и сопряженных с ними белоусников с плакорными олиготрофными кустарничковыми тундрами Гипоарктики [35]. В первую очередь это касается вороничников. По берегам Баренцева и Белого морей их формирует уже не *Empetrum nigrum*, но гипоарктомонтанная *E. hermaphroditum* [3].

На сырах экотопах господство от *Calluna vulgaris* переходит к *Erica tetralix*. Последнему сопутствуют *Molinia caerulea*, *Myrica gale*, *Trichophorum cespitosum* (L.) C.Hartm. subsp. *germanicum* (Palla) Brodd., *Agrostis canina*, мох *Hypnum jutlandicum* Holmen et E.Warncke, а в заболоченных понижениях – *Rhynchospora fusca*, *Juncus bulbosus*, *J. squarrosus*, *Drosera intermedia* и (вокруг озерков) *Hydrocotyle vulgaris* L. Часто формируются сфагновые ковры из *Sphagnum papillosum* Lindb. с примесью *S. molle* Sull., по которым растет *Narthecium ossifragum* (L.) Huds.

В промежуточных условиях увлажнения *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix* согосподствуют. Значимого обилия при этом может достигать и *Molinia caerulea*, особенно при эвтрофикации почвы из-за кислотных дождей. Характерны также *Juncus squarrosus* и *Trichophorum cespitosum* subsp. *germanicum*. На востоке верещатники с *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix* (acc. **Genisto-**

Callunetum Tüxen 1937) достигают г. Гданьска в Польше, а вороничники распространены и восточнее [36].

В выраженно океаническом климате Нормандии и Британских островов в ценофлору сырых верещатников включаются *Ulex minor* Roth (с тенденцией к господству), *U. gallii* Planch., *Lobelia urens* L. [37]. В Шотландии описаны циклические сукцессии, обеспечивающие устойчивость верещатников [38, 39] в силу взаимной дополнителности стратегий жизни *Calluna vulgaris* и его спутников. *Erica cinerea* L. может расти в тени *Calluna vulgaris*; *Potentilla erecta* сосуществует с ним благодаря выносу годичных побегов за пределы вересковой куртины; парциальные кусты *Vaccinium vitis-idaea* заполняют прогалины и т.д. [40]. Однако в материковой Европе верещатники устойчивы крайне редко. Обычно они зарастают сосновым лесом или из-за эвтрофикации сменяются молиНИЕвыми лугами, где вереск сохраняется лишь в качестве сукцессионного реликта [36].

В субконтинентальных районах Центральной Европы *Calluna vulgaris* сочетается уже с *Genista germanica* L., а верещатник обогащается кальцефильными луговыми и лесостепными видами (*Helictotrichon pratense* (L.) Bess., *Carex caryophyllea* Latourr. и др.). В то же время на гипсах в Тюрингии ацидофильные *Calluna vulgaris* и *Artemisia campestris* L. обычны на лугах и формируют под своими куртинами кислую подстилку. Верещатники на южных склонах предгорий Альп экологически отличны от северных типов и приближаются к средиземноморским, существующим на фоне выраженных летних засух [36].

По данным спорово-пыльцевого анализа, многие центральноевропейские массивы верещатников возникли еще в конце атлантического периода голоцена 4 600 л. н. Распространению этих сообществ способствовало сочетание океанического климата с хозяйственной деятельностью человека в Средние века, включая вырубку лесов, выпас овец и палы [36]. В то же время развитию верещатников и вороничников Шотландии и Норвегии благоприятствовал собственно прохладный и влажный климат субатлантического периода голоцена [39, 41]. Многие верещатники на балтийских дюнах, видимо, тоже можно считать первичными.

Помимо пустошей, *Calluna vulgaris* обычен и обилен на кочках верховых болот, сформированных *Sphagnum magellanicum* s.l., в омбротрофных, ацидофильных, сравнительно сухих условиях. Здесь под влиянием климата он доминирует независимо от частоты пожаров, нередко вместе с *Empetrum nigrum*, которой, однако, на болотах требуется большее минеральное богатство субстрата, нежели вереску. В горах Гарца *Calluna vulgaris* вместе с *Trichophorum cespitosum* subsp. *germanicum* типичен и для эродированной поверхности осушенных болот. Менее обычен он на переходных болотах. Однако *Erica tetralix* в северо-западных районах Центральной Европы растет и на верховых, и на переходных болотах, как на кочках, так и в межкочьях [36, 42].

1.2. Известно, что чем прохладнее и влажнее климат, тем выше уровень минимальной освещенности, необходимой любому виду растений. Теневыносливость *Calluna vulgaris* в субконтинентальных районах много выше,

чем в океанических. В результате он проникает под полог леса, доминируя в березово-дубовых (с *Quercus robur* L. и *Betula pubescens*) лесах на бедных кислых почвах Северной Германии вместе с *Avenella flexuosa*, *Holcus mollis*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* [36, 43]. *Calluna* постоянен и в ацидофитных буковых (из *Fagus sylvatica* L.) лесах, и в субокеанических дубравах с сосной без участия бука. В них он отмечен вместе с *Pyrola chlorantha* Sw., *Moneses uniflora* (L.) A.Gray, *Chimaphila umbellata* (L.) Barton, *Goodyera repens* (L.) R.Br. и опять-таки *Avenella flexuosa*. В Польше вид обычен в сосняках с дубом черничных, но большего обилия достигает в сосняках лишайниково-зеленомошных на песках по покрову *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Aongstr., *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* Sw. и *Cladonia* spp. [36]. В Карпатах *Calluna vulgaris* тоже населяет сосняки с дубом, но и здесь он более типичен для чистых сосняков [43].

В субконтинентальных районах океанические верещатники в какой-то мере замещаются зарослями *Juniperus communis*, развитыми чаще всего по окраинам больших городов от Бранденбурга до Калининграда, но также на золотых песках и прибалтийских альварах [36].

Вороничники из *Empetrum nigrum* встречаются по берегам Балтики вплоть до Финского залива наряду с более обычными здесь вороничными сосняками [11, 44].

1.3. В таежной зоне Норвегии *Calluna vulgaris* характерен как для приморских верещатников и вороничников, зарастающих дюн, кочкарных омбротрофных болот, так и для сосняков разных типов, прежде всего лишайниковых и зеленомошных. Примечательно, что для некоторых типов пустошей в числе сопутствующих видов отмечены не только *Nardus stricta*, *Molinia caerulea*, *Agrostis canina* и *Potentilla erecta*, но также *Carex nigra* и *C. panicea* L. (см. ниже). В горах *Calluna vulgaris* поднимается и в гипоарктокустарничковые тундры [45], но растет лишь там, где зимой укрыт достаточно мощным слоем снега [43]. В зональных тундрах Северной Фенноскандии *C. vulgaris* встречается лишь в их океанических и нейтральных (в отношении континентальности) моховых типах вдоль границы с крайнесеверной тайгой, тоже в мезохийонных условиях [46].

К понижениям с умеренным накоплением снега *Calluna vulgaris* тяготеет и в высокогорьях Альп. В то же время он населяет и теплообеспеченные склоны в нижней части альпийского пояса, где снег стаивает рано. В субальпийском поясе верещатники сменяются сообществами *Rhododendron ferrugineum* L. или *Vaccinium uliginosum* s.l. при более позднем стаивании снега и / или при выпасе, но удерживаются на вершинах низкогорий (1 400–1 600 м над у. м.), где снежный покров не столь значителен. В Судетах к таким верещатникам приурочены находки арктоальпийских гляциальных реликтов: *Hieracium alpinum* L. s.l., *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein., *Juncus trifidus* L., *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal. и др. [36].

Средиземноморские и макаронезийские изоляты *Calluna vulgaris* на Корсике, Сардинии, Азорских о-вах и в горах Атласа [5] приурочены к высотам 1 600–2 100 м над у. м. Здесь влажность воздуха достаточно высока для формирования самых южных горных верещатников. Ниже по склону *C. vulgaris*

встречается редко, в малом обилии, лишь во вторичных сообществах. Находки вида в турецком Лазистане сделаны уже в сосняках [43].

1.4. На Северо-Западе России, включая юг Карелии, *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* совместно произрастают в сосняках на борových песках (брусничных лишайниково-зеленомошных и бруснично-черничных зеленомошных) и по окраинам болот, а также на омбротрофных сфагновых кочках и грядах в центральной части последних (здесь и далее до конца раздела 2 табл. 1). *Calluna vulgaris* особенно характерен для сосняков лишайниковых, где часто доминирует. В таких случаях нередко описывают особый тип леса – ***Pinetum callunosum***. Обилие вереска и в этих лесах, и на болотах зависит от периодичности и интенсивности низовых пожаров [11]. В малом обилии вид может присутствовать и в ельниках зеленомошных, особенно на прогалинах, а также на кочках облесенных молиниевых болот смешанного или ключевого питания. В сосняках сфагново-зеленомошных *Calluna vulgaris* тоже нередко растет по соседству с *Molinia caerulea*.

Моно- или бидоминантные (с участием *Avenella flexuosa*) вересковые пустоши развиваются лишь на горях и имеют кратковременно-производный характер, очень быстро зарастая сосной. Эти сообщества бедны видами сосудистых растений, в том числе и европейскими спутниками вереска. Иногда здесь можно встретить *Nardus stricta* или *Potentilla erecta*, но не *Empetrum nigrum*. В малом обилии *Calluna vulgaris* может также присутствовать на борových пустошах с господством *Festuca ovina* и на белоусовых лугах.

Примечательно, что *Carex panicea* и *Linum catharticum*, спутники вереска и молинии на западноевропейских пустошах на бедных почвах, в Ленинградской обл. и Карелии переходят на сырые мелкоосоковые луга богатых почв и даже на ключевые болота. На пустошах они более не встречаются.

В Карелии и Мурманской обл. *Calluna vulgaris* достигает северных пределов таежной зоны. К списку характерных для него сообществ здесь добавляются сосняки скальные на силикатных породах, прежде всего лишайниковые, где вереск обилен, как и другие эрикоидные кустарнички, но также зеленомошные и сфагново-зеленомошные [11]. На Кольском п-ове вид выходит на Мурманское побережье [48]. Здесь его распространение примерно совпадает с таковым *Nardus stricta* и *Potentilla erecta*, хотя последний вид тяготеет не столько к тундрам и пустошам, сколько к травяным березовым криволесьям [49]. В Хибинах *Calluna vulgaris* растет в примеси к *Betula nana* L. в долинных тундрах лесного пояса и заходит в нижнюю полосу горных тундр [43], а в Лапландском заповеднике приурочен к пустошам северных склонов гор со сниженной верхней границей леса.

Empetrum nigrum может быть очень обильной в сосняках вороничных по берегам Финского залива и Ладожского озера (сами эти сообщества, однако, встречаются не так часто) и особенно на болотах, в том числе в отсутствие *Calluna vulgaris*. А.А. Ниценко [47] на Северо-Западе бывшего СССР относит *Empetrum nigrum* к олиготрофной грядово-болотной эколого-ценотической свите, тогда как *Calluna vulgaris* – к северноборовой, указывая, однако, на связь видов этой свиты не только с сосновыми борами, но и с грядами верховых болот.

В северной тайге Карелии *Empetrum nigrum* уступает свое место *E. hermaphroditum* как в незаболоченных лесах, так и на морском берегу. В малом обилии она сохраняется лишь в сосняках багульниковых (с *Ledum palustre* L.) сфагновых и на верховых болотах. Вдоль Онежского берега Белого моря *E. nigrum* обычна в сосняках на приморских террасах атлантического возраста. Но на больших высотах она встречается редко и тоже лишь на болотах и в заболоченных сосняках, в то время как *E. hermaphroditum* равно обычна при любой степени заболоченности [11]. В Мурманской обл. *E. nigrum* редка, известна в основном по Канда拉克шскому берегу Белого моря, но отмечена также в Ловозерских горах и на Айновых островах [48].

1.5. В Двино-Печорском регионе, а также к югу от него в Поволжье ценоотические позиции *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* становятся различны. В северной тайге до р. Мезень, по которой проходит северо-восточная граница ареала *Calluna vulgaris* [5, 50], вид произрастает и в лишайниковых и брусничных сосняках на песках, и в заболоченных сосняках и на верховых болотах. Он может быть обилен в сообществах всех этих типов (в том числе с ПП 20% на болоте в верховьях р. Кулой), но только на силикатах. На пинежских гипсах вереск отмечен нами лишь однажды на нарушенном отрезке просеки среди ельника.

Calluna vulgaris встречается и на юге п-ова Канин, но только в лесных «островах» и на торфяных болотах, не проникая в тундровые сообщества [51]. Восточнее в тундровой зоне вид также не найден. Распространение *C. vulgaris* на заполярном Северо-Востоке Европейской России отражено и в языке коренного населения региона. Слово *харнипанг*, обозначающее вереск по-ненецки, имеется лишь в канинском говоре этого языка [52], но отсутствует в большеземельском и тем более в ямальских говорах [53].

В средней тайге *C. vulgaris* по соснякам на песках достигает нижнего течения р. Вычегды. На западе Архангельской обл. он был отмечен и на белосовых лугах по берегам озер Кенозерской системы, в том числе на известняках, перекрытых тонким слоем торфа. При этом вид повсюду исчезает с заболоченных экотопов, по крайней мере ненарушенных, о чем писали и ранее [43]. По нашим наблюдениям 2008 г. в низовьях Вычегды, *C. vulgaris* обильно рос на просеке, проложенной через багульниковый сфагновый сосняк, но нигде не проникал на кочки вдоль края просеки. Одновременно с *C. vulgaris* с заболоченных экотопов исчезает и *Juniperus communis*.

При классификации сосняков средней и северной тайги Европейской России *Calluna vulgaris* выступает наиболее значимым видом из числа дифференцирующих западные (карельские и карельско-северодвинские) варианты ассоциаций от восточных (двино-печорских и печорских) [11]. В южной тайге, однако, *C. vulgaris* вновь появляется в заболоченных сосняках Поволжья и Заволжья, но никогда не доминирует в них и не проникает на безлесные болота.

Empetrum nigrum в Двино-Печорском регионе полностью отсутствует в северной тайге и в боровых лесах средней тайги. Указания на нее в данных условиях [50] относятся к *E. hermaphroditum*. Вместе с тем *E. nigrum* редко, но регулярно встречается на грядах верховых болот и на кочках в сфагновых

сосняках средней тайги на восток до Печорского Предуралья. Иначе говоря, ее ценоотические позиции меняются прямо противоположно таковым *Calluna vulgaris*. В южной тайге Поволжья и Заволжья вид в описаниях не отмечен.

1.6. *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* вместе с *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis* и рядом бореально-лесных видов были отмечены на сфагновых болотах в окружении луговых степей под г. Курском. В этом же регионе среди дубрав нередко западины с *Betula pubescens* и *Molinia caerulea* [54], что можно считать фрагментарным дериватом центральноевропейских березово-дубовых лесов [36]. Восточнее в подтайге и тем более лесостепи Поволжья и Заволжья *Calluna vulgaris* исчезает не только с болот и из заболоченных сосняков, но и с боровых пустошей, гарей и вырубок. Самая восточная рубка с вереском описана с р. Большой Кокшаги в Республике Марий Эл [43]. Единственным типом сообществ, населенным *C. vulgaris*, остаются сосновые боры, пусть даже по окраинам болот, но на сухом песке. Именно в составе боровых ценофлор вид произрастает в Мордовии [55], Пензенской [56] и Саратовской [57] областях и достигает Среднего Урала.

На востоке Свердловской обл. *Calluna vulgaris* отмечен в борах на песках по берегам озер или близ полосы контакта с болотами. На Урале он считается редким видом, однако на юге таежной зоны Западной Сибири и в лесостепном Зауралье вновь достигает массовости. Здесь вереск тяготеет к крупным массивам сосновых боров-брусничников в бассейне левых притоков р. Иртыш на юг до г. Кургана. Иногда он встречается и в сосняках на песчаных островах среди болот, но не заселяет сами болота, а также гари и рубки [43, 58]. Реликтовые изоляты *C. vulgaris* отмечены в Хакасии, на юге Красноярского края (в том числе в Западном Саяне) и в борах Казахского мелкосопочника. Близ г. Бердска в Новосибирской обл. вереск исчез лишь в XX в. [58, 59].

Empetrum nigrum приводилась К.Ф. Ледебуром для окрестностей г. Пензы [56]. Восточнее она очень редка на верховых и переходных болотах в центральной части Удмуртии [60]. На верховых болотах вид известен и на Среднем Урале, а также в подзоне южной тайги Западной Сибири севернее г. Тобольска, где он вновь становится обычным [58]. Однако указания *E. nigrum* s.str. для заполярного севера Сибири [61] следует относить к иному таксону – *E. stenopetalum* V.Vassil., а на Дальнем Востоке – также к *E. sibiricum* V.Vassil. [62].

2. Ценоотические позиции видов мезотрофно-влажнолуговой свиты

2.1. Источниками для формирования мезотрофно-влажнолуговой свиты субокеанических видов служат ценофлоры осоково-сфагновых мезотрофных болот, белоусников и молиниевых лугов на бедных почвах.

По всей Центральной Европе от равнин до альпийского пояса гор обычны осоково-сфагновые болота с *Carex nigra*, *C. echinata*, *C. canescens* L. и *C. paupercula* Michx. по ковру *Sphagnum fallax*, *S. girgensohnii*, *S. molle* и других видов сфагновых мхов. Такие болота часто развиваются по окраинам

массивов олиготрофных торфяников. Как правило, на них доминируют *Carex nigra* и *C. canescens*. Первый из видов участвует и в формировании черноосоково-ситниковых сфагновых топяных болот и (вместе с *C. trinervis* Degl. и *Salix repens* L.) мезотрофных болот междюнных понижений. В то же время он вместе с *Carex panicea* проникает на сырые щучковые (с *Deschampsia cespitosa*) луга. Выше верхней границы леса в Альпах *Carex nigra* сопутствует арктоальпийской *Eriophorum scheuchzeri* Норре на болотах вокруг горных озер.

Для осоково-сфагновых ковров характерны также *Agrostis canina* и *Viola palustris*, индикаторы неглубокого залегания минеральной почвы. Кроме них на равнинных болотах почти всегда присутствуют луговые виды, включая *Molinia caerulea* и *Succisa pratensis*. Названные виды доминируют при снижении уровня грунтовых вод и тем маркируют переход от болот к лугам. *Molinia caerulea* постоянна и на мезотрофных болотах в Гарце на высоте 800 м над у. м. [36]. В океаническом климате Уэльса и Южной Англии описаны как бедные видами, переходные к пустошам, так и многовидовые ключевые молиниевые болота. Последним свойственна и *Carex flava* [37], в горах Центральной Европы более типичная для мелкоосоковых болот на известняках [36].

2.2. И на равнине, и особенно в лесном поясе гор Центральной Европы черноосоковые болота регулярно сочетаются с белоусниками. Для последних в примеси к господствующему *Nardus stricta* характерны *Avenella flexuosa*, *Festuca rubra* L., *Sieglingia decumbens*, *Holcus lanatus*, *Potentilla erecta*, *Galium hercynicum*, *Succisa pratensis*, на равнине *Festuca filiformis*. Постоянны также *Calluna vulgaris*, *Genista anglica* и *G. pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Pleurozium schreberi*, что указывает на тесную связь ценофлор белоусников и верещатников. И те, и другие часто произрастают на месте сведенных буковых лесов, т.е. предшествуют им в качестве пионерной стадии вторичной сукцессии. Распространению белоусников способствует выпас скота, особенно в условиях дождливого климата. Однако доминирование *Nardus stricta* возможно и в силу естественных причин, например, в понижениях с регулярным чередованием периодов недостаточного и избыточного увлажнения. Примечательна ассоциация атлантических белоусников **Gentiano-Nardetum** Preising 1950. В числе ее диагностических видов *Erica tetralix* сочетается с субконтинентальной *Gentiana pneumonanthe* L., широко распространенной в подтаежной и лесостепной зонах Европейской России и Сибири, и в то же время с неморальным атлантико- и центральноевропейским *Cirsium dissectum* (L.) Hill. В субатлантических белоусниках встречается и *Agrostis canina*, а для подтопленных участков с обилием *Juncus squarrosus* характерны также *Carex nigra* и *Molinia caerulea*.

С белоусниками сопряжены и луга из *M. caerulea* на сырых кислых почвах, входящие в ряды демутации заболоченных березовых и влажных березово-дубовых лесов. На этих лугах обычны *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis*, общие с белоусниками, а кроме того – *Juncus conglomeratus* вместе с аль-

нетальным *J. effusus* L. Иногда сюда проникают и пустошные злаки – *Sieglingia decumbens* и собственно *Nardus stricta*. Под влиянием длительного выпаса молиниевый луг может и сам смениться белоусником.

Белоусники альпийского пояса от равнинных и низкогорных отличают *Anthoxanthum alpinum* A. et D.Löve, *Leucorchis albida* (L.) E.Мey. и другие гипоарктомонтанные виды [36]. Некоторые из них проникают и в краевую часть сообществ горных болот из *Eriophorum scheuchzeri* и *Carex nigra* (см. выше).

2.3. В Норвегии, как и в Центральной Европе, рассматриваемые виды тяготеют к ценофлорам мезотрофных болот и белоусников (*Agrostis canina*, *Molinia caerulea*, *Carex echinata*, *C. nigra*, *Viola palustris*) или только к последним (*Nardus stricta*, *Juncus conglomeratus*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*). Мезотрофно-болотные виды и *Potentilla erecta* характерны и для осоково-сфагновых сосняков по краю болот [45]. В этих сообществах они наблюдаются и в Восточной Фенноскандии вплоть до Карельского перешейка. Помимо этого, *Viola palustris* и *Succisa pratensis* вместе с *Potentilla erecta* иррадиируют в незаболоченные типы сосновых, березовых и даже широколиственных лесов, а первые два вида и *Carex nigra* проникают на влажно-разнотравные и таволговые (с *Filipendula ulmaria*) луга. *Viola palustris* характерна и для гипоарктокустарничковых горных тундр с господством *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*. *Carex flava* произрастает на ключевых болотах и на молиниевых лугах на богатых почвах [45].

2.4. Взаимное обогащение ценофлор черноосоковых болот, белоусников и молиниевых лугов, наблюдающееся в лесном поясе гор, приводит к тому, что в умеренно континентальном климате востока Центральной Европы происходит интеграция этих ценофлор с образованием новых типов горно-луговых сообществ. Как мезотрофно-болотными, так и пустошными видами обогащаются и влажноразнотравные луга. Так, на кислых почвах в Богемском массиве и Судетах описана луговая ассоциация *Angelico sylvestris-Cirsietum palustris* Darimont ex Balátová-Tulácková 1973. В ней наряду с *Caltha palustris* L. доминируют *Carex nigra* и *Juncus filiformis* L. В числе диагностических видов отмечены *Carex echinata*, *C. panicea*, *Nardus stricta*, *Agrostis canina*, *Holcus lanatus*, *Juncus conglomeratus*, *Potentilla erecta* и *Viola palustris*. Разлит ковер из мезотрофных видов мхов [63]. Очевидна близость лугов данного типа к мелкоосоковым лугам Восточной Европы с господством *Carex nigra*.

К. Лейшнер и Г. Элленберг [36] считают, что мелкоосоковым лугам, как и белоусникам, свойствен лишь антропогенный генезис. Однако наблюдение этих сообществ на заповедных территориях России убеждает в ином. Ценофлоры мелкоосоковых лугов и белоусников сформировались под влиянием естественных причин, хотя практика землепользования в последнее тысячелетие, безусловно, многократно увеличила площади, занятые этими сообществами. В Европейской России белоусники и мелкоосоковые луга выступают стадиями возобновления березняков и / или сосняков на влажных почвах мезотрофного ряда независимо от причины, приведшей к началу вторичной смены. Видимо, это справедливо и для Центральной Европы, а также Западной Фенноскандии, судя по обычности *Potentilla erecta* в березовых, сосновых

и широколиственных лесах [36, 45] (см. выше). Для Подмосковья аналогичные выводы были сделаны С.М. Разумовским [64], и, вероятно, следует с ними согласиться. Как реликт вторичной сукцессии можно рассматривать и *Succisa pratensis* в березняках, осинниках и далее ельниках. Вместе с тем возможна и новейшая экспансия этого вида, обусловленная увеличением количества осадков, как в лесах заказника «Лисинский» в Ленинградской обл. Сложнее случай с *Molinia caerulea*. Она столь обычна в центральноевропейских ацидофитных дубовых, буковых и хвойных лесах, что ее можно рассматривать не как реликт сукцессии, но как вид, изначально свойственный этим лесам [36].

2.5. В Ленинградской и Новгородской областях и в Южной Карелии наблюдаются уже типичные мелкоосоковые луга с господством *Carex nigra* и *Juncus filiformis* по ковру *Sphagnum* spp. и других мезогигрофильных видов мхов. На этих лугах обычны *Potentilla erecta*, *Viola palustris*, *Agrostis canina*, в подзоне южной тайги – *Juncus conglomeratus* и *Succisa pratensis*. Встречаются и *Nardus stricta* и *Carex echinata*. Последняя, однако, более типична для сфагновых сосняков и ельников по краю болот, где она сопутствует господствующим *C. nigra* и *Eriophorum vaginatum* L. Как уже говорилось, *Carex panicea* переходит на луга на почвах большего минерального богатства. Вместо нее в ценофлору мелкоосоковых лугов из состава болотно-ключевой ценофлоры интегрируются *C. flava* и более редкая *Eriophorum latifolium* Норре, а из пойменно-луговой ценофлоры – *Ptarmica vulgaris*. *Molinia caerulea* в Южной Карелии все еще формирует изредка встречающиеся молиниевые луга на кислых почвах, а также заходит под полог сероольшаников, которыми зарастают эти луга. В Ленинградской обл., однако, *M. caerulea* произрастает уже не на подобных лугах, а под пологом хвойных лесов сфагново-зеленомошного типа.

Формирующиеся по соседству с мелкоосоковыми сырые белоусовые луга обогащены *Carex nigra* и *C. flava*, а *Potentilla erecta* и *Viola palustris* становятся на них доминантами наравне с *Nardus stricta*. Впрочем, в последние десятилетия на этих лугах наблюдается снижение обилия *Nardus* и замещение его на *Festuca rubra*. *Potentilla erecta* и (в южной тайге) *Succisa pratensis* обильны и на лугах с господством *Deschampsia cespitosa*.

Согласно А.А. Ниценко [47], *Nardus stricta*, *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* относятся к белоусовой свите, связанной с лугами на бедных оподзоленных почвах, тогда как *Carex nigra*, *Agrostis canina* и *Viola palustris* – к торфянисто-луговой, ассоциированной с оторфованными кислыми оглееными почвами, а *Carex flava* – к лугово-болотной. Этот же автор [65] указывает на проникновение многих из рассматриваемых нами видов под полог вторичных мелколиственных лесов. На месте ельников сфагново-зеленомошных формируются долгомошно-мелкоосоковые и долгомошно-молиниевые березняки, осинники и сероольшаники с *Carex nigra* и *Molinia caerulea*. Для лесов перечисленных формаций на психрофильных местообитаниях, особенно при выпасе и сенокосении, характерны *Nardus stricta*, *Succisa pratensis* и (чаще всего) *Potentilla erecta*. Последний вид встречается и в березняках на месте ельников черничных на почвах среднего увлажнения.

В северной тайге Карелии *Juncus conglomeratus*, *Succisa pratensis* и *Ptarmica vulgaris* исчезают. *Carex echinata* и *Agrostis canina* изреживаются в ее типичной (южной) полосе, где вновь приурочены к болотам, и не заходят в край-несеверную тайгу Мурманской обл. [48]. *Carex nigra* еще доминирует на мелкоосоковых лугах в Керетском Беломорье, и именно на них нами был отмечен *Chrysaspis spadicea*. Но далее к северу исчезает и она. По берегам озер в Лапландском заповеднике наблюдаются лишь луга из *Molinia caerulea* с обильной *Carex flava*. *Viola palustris* при этом нередко по всему побережью Кольского п-ова и более обычна, чем в северной тайге Карелии [48]. Это напоминает о произрастании вида в горных тундрах Норвегии (см. выше).

2.6. На юго-западе Архангельской обл. еще встречаются молиниевые луга с *Nardus stricta*, *Potentilla erecta* и *Calluna vulgaris*. Однако восточная граница ареала *Molinia caerulea* проходит по р. Онеге (см. выше). У *Chrysaspis spadicea* аналогичная граница идет по рекам Кулою и Пинеге, а у *Ptarmica vulgaris* – по Мезени. К востоку и северо-востоку области изреживаются *Agrostis canina*, *Carex echinata*, *C. flava*, *Potentilla erecta* [50], а *Viola palustris* хотя и достигает Урала, но тоже становится редкой. *Nardus stricta* на юге Архангельской обл. тяготеет к тропам и просекам в заболоченных хвойных лесах и лишь в Предуралье вновь доминирует на лугах, а на Северном Урале – на пустошах и в горных тундрах. Примечательно, что в равнинной части Двино-Печорского региона этот вид не доходит до северной границы леса [3, 5]. Лишь *Carex nigra* остается обычным влажнолуговым видом и тоже отмечена в Печорском Предуралье. Возможно, однако, что за нее часто принимаются дерновинные формы евросибирской бореальной *C. juncella* (E.Fr.) T.Fr., более обычной в континентальных условиях.

2.7. В Среднем Поволжье и Заволжье ценотическая приуроченность изучаемых видов аналогична таковой на Северо-Западе России, но сами виды более редки. Исключение вновь составляют *Carex nigra*, обычная и часто массовая [55, 56, 60], и *Molinia caerulea*. Последняя обильна на сырых лугах, особенно в подвергавшейся оледенению западной части региона [55, 56]. Еще более примечательны постоянство и ПП молинии в сосняках, березняках и (отчасти) ельниках сфагново-зеленомошных по краю болот на западе Мордовии. Они сопоставимы с аналогичными показателями в лесах Центральной Европы и даже превышают их. При неглубоком залегании грунтовых вод *M. caerulea* встречается и в сосняках травяно-зеленомошных с *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. и *Convallaria majalis* L. на древней террасе Приволжской возвышенности. В этих лесах обычна и *Potentilla erecta* [66]. И травяно-, и сфагново-зеленомошные сосняки с молинией типичны и для южнотаежного Приветлужья. Однако в Прикамье изредка встречаются лишь вторые [60]. Белоусовые луга и пустоши, равно сухие и сырые, известны в Пензенской [56] и Ульяновской [66] областях, сухие также по опушкам сосновых боров в Удмуртии [60]. На таких пустошах *Nardus stricta*, вероятно, является перигляциальным реликтом [3]. Этот вид обычен и в горных тундрах от Приполярного до Среднего Урала, в том числе на его восточном макросклоне [3, 5]. Но в Южной Сибири, включая окрестности г. Кемерово и горные луга Хамар-Дабана [67], он, скорее всего, заносный.

На Среднем Урале нет *Carex flava*, а *C. echinata* редка. *Agrostis canina* обычна, но уже в Зауралье замещается родственными сибирскими таксонами [5]. Прочие рассматриваемые виды представлены и на сырых лугах Зауралья, но в той или иной мере редки и по большей части находятся на восточном пределе своего распространения. Лишь ареал *Carex nigra* иррадирует на восток вплоть до Алтая и бассейна р. Ангары [58], а *Molinia caerulea* – до центрального сектора Западной Сибири [68], а также на юг, в Арало-Каспийский регион. При этом не только в нем, но еще в Башкирском Зауралье [69] заметно тяготение молинии к засоленным почвам. Ареалы *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* тоже достигают Алтая. Первый из видов приурочен здесь не столько к лугам, сколько к разреженным лесам подтайги – сосновым либо березовым из *Betula pendula* Roth.

3. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценоотические позиции видов

3.1. Статистически значимые негативные зависимости ПП большинства модельных видов от **K** (табл. 2) подтверждают характеристику этих видов как субокеанических. Для *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* зависимости подтверждаются в сосняках на бедных почвах и / или на болотах, для *Carex echinata* – в заболоченных сосняках, для прочих видов осок, *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* – на лугах различных типов, для *Carex nigra* и *Juncus conglomeratus* – на сфагновых коврах и в мочажинах болот. Неожиданно позитивная связь ПП *Carex nigra* с **K** на мелкоосоковых лугах, видимо, объясняется ошибками идентификации вида в Пинежье и Предуралье, где за него была принята континентальная *C. juncella* (см. выше). Аналогичные зависимости для ПП *Nardus stricta* обоснованы ранее [3]. В то же время для *Viola palustris*, *Agrostis canina*, *Chrysopsis spadicea* и *Ptarmica vulgaris* (последние три вида не внесены в табл. 2) связи оказались незначимы. В число таких видов вошла и *Molinia caerulea*, чей субокеанический ареал служит хрестоматийным примером в географии растений. Причиной тому являются изменения ее ценоотической приуроченности в разных частях ареала [70], о чем будет сказано ниже.

Заметим, что шкалы Элленберга [9] характеризуют все названные виды, включая и нейтральные по данным нашей выборки, как субокеанические, несмотря на произрастание их в Восточной Европе.

Таблица 2 [Table 2]

Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена r_s между проективными покрытиями видов и величинами метеопараметров
[Coefficients of Spearman correlation r_s between species cover and climate parameter values]

Виды [Species]	PhIe		Ряды зональных сравнений [Series of zonal comparisons]													
			Im		PB		R		H		L		MF		LS	
	T _E	K _E	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K
<i>Molinia caerulea</i>	×	3	0,4	0,3	0,4	-0,4	-0,4	-0,3	-0,1	-0,2	-0,3	-0,2	-0,4	-0,4	-0,5	-0,2
<i>Carex echinata</i>	×	3	×	×	0,04	-0,5*	-0,1	-0,1	0,2	-0,4	0,02	-0,4	×	×	0,1	-0,2
<i>C. flava</i>	×	2	×	×	×	×	-0,4	-0,3	-0,5*	-0,3	0,2	-0,5	-0,3	-0,6*	0,2	-0,8*
<i>C. nigra</i>	×	3	-0,3	-0,3	0,4	-0,4	0,05	-0,5*	0,7*	-0,3	-0,2	-0,6*	0,2	-0,6*	-0,4	0,7*
<i>Juncus conglomeratus</i>	5	3	×	×	0,1	-0,4	×	×	0,4	-0,5*	0,4	-0,6*	×	×	0,5	-0,2

Виды [Species]	PhI _E		Ряды зональных сравнений [Series of zonal comparisons]													
			Im		PB		R		H		L		MF		LS	
	T _E	K _E	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K
<i>Potentilla erecta</i>	×	3	×	×	0,6*	-0,3	×	×	0,3	-0,4	-0,03	-0,5	0,2	-0,8*	-0,1	-0,6
<i>Empetrum nigrum</i>	×	3	-0,2	-0,4	-0,1	-0,4	0,2	-0,5*	0,1	-0,5*	0,2	-0,2	×	×	0,3	-0,2
<i>Viola palustris</i>	×	3	×	×	0,5*	-0,2	×	×	0,4	-0,3	-0,3	-0,4	0,3	-0,4	-0,3	0,3
<i>Calluna vulgaris</i>	×	3	0,2	-0,5*	0,1	-0,5	-0,2	-0,7*	-0,5*	-0,6*	×	×	-0,4	-0,4	×	×
<i>Succisa pratensis</i>	5	3	-0,04	-0,2	0,1	-0,3	-0,1	-0,1	×	×	0,4	-0,6*	0,5	-0,5	0,5	-0,7*

Примечание. PhI_E – значения фитоиндикационных индексов видов по шкалам Г. Элленберга [9] для Центральной Европы: T_E – теплообеспеченность, K_E – континентальность. Зональные ряды: Im – обедненный на песках, PB – сосняки на заболоченных кислых почвах, R – гряды и кочки на сфагновых болотах, H – мочажины и ковры (аналогично), L – щучковые, MF – влажноразнотравные, LS – мелкоосоковые луга. Значения r_s, подтвержденные на уровне значимости α = 0,05, выделены полужирным шрифтом и помечены звездочкой (*). × – индекс / коэффициент не определен. Прочее как в табл. 1.

[Note. PhI_E are phytoidication indices for Central Europe according to H. Ellenberg et al. [9]: T_E is warmth supply, and K_E is continentality. Zonal series: Im - species-poor pine forests on sand, PB - pine forests on bogged acidic soil, R - bog ridges and hillocks, H - bog moss carpets and hollows, L - limegrass meadows, MF - mesic forb meadows, LS - low sedge meadows. The r_s values, confirmed at the significance level α = 0.05, are shown in bold and marked by the asterisk (*). "×" means lacking definition of index or coefficient. For other notes, see Table 1].

В средней и северной тайге Европейской России при расчете коэффициентов корреляции Пирсона *r* негативные зависимости ПП от *K* наблюдались у *Calluna vulgaris* в общей выборке сосняков (r^2 0,5*) и в ельниках черничных, а также у *Molinia caerulea* в сосняках болотно-ключевых (r^2 0,6*). Последний вид встречается в Карелии при *K* ≤ 36 и исчезает в Двино-Печорском регионе при дальнейшем росте значений *K* [11].

Не меньшее влияние, чем перепады температур, на океанические виды оказывает режим влажности. Основная часть верещатников и белоусников Атлантической и Центральной Европы развивается во влажном и мягком климате с обильными осадками [35, 36]. Для существования верещатника необходимо не менее 115 дождливых дней в году [39]; при этом значения *K* не превышают 12–15 [11]. От влажности приземного слоя воздуха зависима и *Empetrum nigrum* в прибалтийских сосняках вороничных [44]. Внутри куртин *E. nigrum* и *Calluna vulgaris* формируется собственный микроклимат с повышенной влажностью и сглаженной амплитудой колебаний температур [36]. Ареалы океанических видов мхов тоже лимитированы частотой и интенсивностью осадков [10].

3.2. Позитивные связи ПП с *GDD* выявлены только у *Viola palustris* и *Potentilla erecta* в заболоченных сосняках и у *Carex nigra* на коврах мезотрофных болот, где *C. flava*, напротив, демонстрирует негативные зависимости. В основном же модельные субокеанические виды нейтральны в отношении факторов теплообеспеченности (см. табл. 2), что закономерно. Этим они отличаются от альпентальных с выраженными позитивными связями ПП и *GDD*, как, например, у *Juncus effusus* (*r_s* 0,6 в заболоченных сосняках и 0,8 на щучковых лугах).

В сосняках средней и северной тайги Европейской России ПП *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* с ростом *GDD* даже снижалось (r^2 0,5–0,8*) [11]. Однако расчеты велись без учета южной тайги и подтайги, что сказалось на

результатах. *Calluna vulgaris* требуется сравнительно теплый и продолжительный период вегетации. Его почки раскрываются лишь при температуре воздуха 7,2°C [36]. В целом, однако, ареалы океанических видов сосудистых растений лимитированы не теплообеспеченностью вегетации, но зимними морозами. Э. Даль [10] относит *Nartheicum ossifragum* и *Erica tetralix* к скандинавско-атлантическому субэлементу: их ареалы ограничены изотермами зимних температур –4°C. Почки *E. tetralix* и *Calluna vulgaris* фактически лишены покровных чешуй, что указывает на южное происхождение видов. В Альпах и горах Шотландии часто наблюдается морозное побурение побегов *C. vulgaris* из-за обезвоживания. Этого не происходит, если растения укрыты снегом или растут под пологом леса. *Empetrum nigrum* менее чувствительна к морозам, чем *Calluna vulgaris* [10, 36].

На Урале *C. vulgaris* тяготеет к более прогреваемым, быстро протаивающим почвам и не заселяет гари и вырубки из-за резких колебаний температур на открытых экотопах [43]. Потребность вида в прогреваемых почвах объясняет его исчезновение с болот в Двино-Печорском регионе, Поволжье и Западной Сибири.

Ареал *Molinia caerulea* в Северной Европе ограничен изотермой января –11°C [10]. Из-за суровости зим, а еще более из-за ранних заморозков этот вид с поздним началом вегетации встречается лишь к югу от Двино-Печорского региона. В то же время *Nardus stricta* в Европе отнесен к «широко распространенному бореальному элементу», чей ареал лимитирован не зимними, но максимальными летними температурами +33°C [10].

3.3. Все рассматриваемые виды тяготеют к умеренно или сильно кислым почвам с низкой насыщенностью основаниями и недостатком азота и фосфора. В ряде горных районов Центральной Европы *Calluna vulgaris* произрастает и на известняках, но отличается при этом низкой конкурентоспособностью.

Верещатники и белоусники откладывают грубый гумус, закисляющий почву до $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} < 5$. *Molinia caerulea* на сырых лугах и болотах откладывает мезотрофный торф, но способствует разложению грубого гумуса верещатников, так как в ее ризосфере быстрее минерализуются органические соединения азота. Ее корни очень чувствительны к гипоксии, что объясняет зависимость вида от близкого залегания грунтовых вод.

Calluna vulgaris хорошо растет при питании аммиачным азотом или смесью $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$, но не чистым нитратным азотом: в его корнях почти не идет синтез нитратредуктазы. *Nardus stricta* и *Avenella flexuosa* тоже предпочитают аммиачный азот, но усваивают и нитратный. Это еще более характерно для *Molinia caerulea*. Ее ПП на болотах возрастает из-за их эвтрофикации вследствие кислотных дождей. Арбускулярная микориза *M. caerulea* повышает ее конкурентоспособность при низком содержании фосфора, что отмечено и у *Nardus stricta* [36].

Пожары создают благоприятные условия для прорастания семян *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix*, особенно на бедных почвах [39]. Они косвенно благоприятствуют и *Molinia*, чьи грубые основания стеблей, служащие органами запасаания, способны после пожара быстро давать новые побеги [36].

4. Феномен изменчивости ценотических позиций *Molinia caerulea*

У *Molinia caerulea* в разных частях ареала наблюдаются контрастные типы ценотической приуроченности.

В Северной Фенноскандии, включая Мурманскую обл., северную тайгу Карелии и северо-запад Архангельской обл. до р. Онеги, *Molinia caerulea* приурочена к коврам и мочажинам аапа-болот и к соснякам по окраинам последних, а также к сфагновым соснякам ключевого питания, т.е. к сообществам с повышенным уровнем богатства почв. При этом вид отсутствует на бедных почвах и очень редок на лугах. Исключением служат лишь молиниевые луга на выщелоченном делювии известняка по берегам озер Кенозерской системы.

В то же время в Белоруссии, на южнотаежном Северо-Западе России, в Верхнем и Среднем Поволжье и Заволжье *M. caerulea* встречается и зачастую доминирует лишь на бедных почвах, преимущественно в сосняках и ельниках сфагново-зеленомошной и сфагновой групп типов по окраинам верховых и переходных болот, на западе территории также на самих болотах. Реже вид проникает в незаболоченные сосняки зеленомошные и травяно-зеленомошные на песках при неглубоком залегании грунтовых вод. На богатых экотопах он более не встречается, разве что случайно заходит на нарушенные вторичные луга [70].

Переходная полоса, где *M. caerulea* произрастает на почвах обоих типов богатства, в Европейской России охватывает лишь среднюю тайгу Южной Карелии и северо-востока Карельского перешейка. Это, по сути, восточная граница атлантико- и центральноевропейской части ареала вида, в пределах которой он равно характерен как для дубрав, сосняков, верещатников и белоусников на бедных кислых почвах, так и для ключевых болот и богатых видами лугов на известняках и мраморах. При этом представлены и молиниевые луга на бедных почвах. Их диагностическими видами служат *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*, *Carex pilulifera* и др., тогда как у лугов на известняках – *Selinum carvifolia* (L.) L., *Serratula tinctoria* L., *Cirsium tuberosum* (L.) All., *Sanguisorba officinalis* L., *Silaum silaus* Schinz et Thell. На лугах обоих типов постоянны *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*, *Deschampsia cespitosa*, *Sieglingia decumbens*, *Holcus lanatus*, в меньшей степени *Carex panicea*, *Linum catharticum*, *Ptarmica vulgaris*, *Gentiana pneumonanthe* [36, 37, 71–73]. Крайним восточным форпостом молиниевых лугов на известняках выступает луговой массив с согосподством *Molinia caerulea* и *Sesleria uliginosa* Opiz в пойме р. Ижоры близ д. Пудость в Ленинградской обл. Для лугов на известняках Кенозерья типичны уже *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta* и другие растения кислых почв.

На Кавказе *Molinia caerulea* в среднегорьях тяготеет к лугам на богатых почвах (например, на г. Бештау) и мезотрофным болотам, но в низкогорьях и предгорьях – вновь к дубравам на бедных почвах [70].

В Южном Зауралье и Западной Сибири *M. caerulea* опять приурочена к богатым, вдобавок засоленным почвам, в Казахстане вплоть до мокрых солончаков. В Челябинской обл. она встречается на мезоэвтрофных болотах, а в лесостепном Зауралье Башкортостана характерна для засоленных лугов, где произрастает вместе с *Cirsium canum* (L.) All., *C. esculentum* (Siev.) С.А. Mey., *Serratula coronata* L., *Inula aspera* Poir. и *Sanguisorba officinalis* [69]. В лесостепи Тобол-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий по

краю болот развиты флористически близкие слабозасоленные луга на полу-гидроморфных почвах. Здесь *Molinia caerulea* сопутствует более обычным *Cirsium canum*, *Serratula coronata* и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth [68].

Западноевропейские ботаники привыкли считать *Molinia caerulea* видом с бимодальным распределением по градиенту богатства почвы, не задаваясь вопросом, чем обусловлено такое распределение. Однако на остальной части ареала районы с различными типами ценотической приуроченности вида разобщены географически. У *M. caerulea* выявлено несколько цитотипов, но география их распространения не соответствует таковой типов ценотической приуроченности. И на бедных, и на богатых почвах преобладает тетраплоидный цитотип с $2n = 36$ [70]. Различия могли бы объясняться тем, что в рамках комплекса *M. caerulea* существуют разные криптовиды – «эвтрофный» и «олиготрофный». Однако по результатам секвенирования ДНК (ITS) эта гипотеза не подтвердилась, т.е. в пределах Европейской России и Зауралья все популяции *M. caerulea* генетически однородны [N.N. Nosov, pers. comm.]. Причину различий остается искать лишь в области экологии и экофизиологии вида.

5. Распределение океанических видов по экоценотическим и ценогенетическим элементам

5.1. Наиболее древними типами сообществ океанических видов из числа рассматриваемых нами представляются вороничники и верещатники, существовавшие на приморских пустошах и дюнах вдоль берегов Атлантики еще в олигоцен-миоценовое время одновременно со становлением тургайской флоры.

Б.А. Юрцев [35] предполагает атлантический пустошный генезис рода *Empetrum* L. и его происхождение от какого-либо из двух более южных родов борových кустарников – амфиатлантического *Corema* D.Don или восточноамериканского *Ceratiola* Michx. Молекулярно-таксономическая реконструкция (nrDNA ITS, matK [74]) подтверждает атлантический генезис рода, однако последний представляет собой сестринскую кладу относительно двух других родов Empetraceae. Наиболее примитивны в роде *Empetrum* двудомные красноплодные диплоидные ($2n = 26$ [75]) виды родства *E. rubrum* L., сохранившиеся в субантарктической Южной Америке, ранее же, видимо, распространенные биполярно. Однако *E. rubrum* теснее связан не с североамериканским красноплодным *E. eamesii* Fern. et Wieg., а именно с европейским черноплодным *E. nigrum* s.l., тоже двудомным и диплоидным. Это отодвигает время формирования комплекса *E. nigrum* s.l. в олигоцен, когда Европа еще соединялась с Гренландией, если не в эоцен – эпоху моста суши между Европой и Северной Америкой.

В раннем плиоцене из вида, предкового по отношению к *E. nigrum* s.str., выделился однодомный тетраплоид ($2n = 52$ [75]) *E. hermaphroditum*, видимо, тоже на приморских пустошах. Он оказался не производным от *E. nigrum* s.str., как мы считали ранее [3], а сестринским по отношению к нему. Между тем атлантический предок *E. nigrum* расселился вдоль северного побережья Евразии на восток, навстречу *Vaccinium uliginosum* s.str. и

другим видам эрикоидных кустарничков, мигрировавшим с востока на запад [4, 42]. К началу плейстоцена произошла его дивергенция на европейский *Empetrum nigrum* s.str. с короткожелезистым опушением годичных побегов, палеосибирский *E. sibiricum* с шерстистым опушением из прямых волосков и переходный сибирский *E. stenopetalum*. Плейстоценовая континентализация последнего вида привела к смещению времени его цветения с ранней весны на середину лета [62]. Это позволило ему произрастать в зональных кустарничковых тундрах, подняться на гольцы и наряду с тетраплоидным *E. subholarcticum* V.Vassil., выделившимся уже из *E. sibiricum*, сформировать гипоарктомонтанный континентальный ареал.

Видимо, вороничники исторически моложе верещатников, так как сукцессионно предшествуют им при зарастании дюн. Выше говорилось о связи атлантических верещатников с формациями средиземноморских кустарничковых и кустарниковых Fabaceae. Очевидна и их связь с сообществами древесных видов *Erica* [33]. Пыльца *Calluna vulgaris* известна из третичных отложений Европы [42]. *Potentilla erecta* также присутствует в Европе издавна, учитывая вероятный древнесредиземноморский генезис этого вида.

Ценофлоры атлантических ключевых болот, в основе своей неморальные, видимо, тоже начали формироваться еще в тургайское время и окончательно сложились при утрате третичными лесными болотами древесного яруса в позднем плиоцене [76]. Атлантическим и позднетретичным представляется и генезис первых белоусников [3, 35]. Однако ценофлоры современных белоусников сравнительно молоды, так как сложены разными стадийными элементами. Это видно на примере упомянутой выше ассоциации *Gentiano-Nardetum*. *Nardus stricta* расселялся в составе комплексов перигляциальной растительности, хотя и не в криоксеротические максимумы оледенений, а в гигротические фазы деградации ледниковых щитов. *Gentiana pneumonanthe* – наследие евросибирской плейстоценовой лесостепи, по данным палинологических реконструкций достигавшей Атлантической Европы в максимум валдайского оледенения [77] и тем более в среднем плейстоцене. В то же время *Erica tetralix* и *Cirsium dissectum* могли расселяться лишь во влажные и теплые интервалы межледниковий и послеледниковья.

Учитывая амфиатлантический ареал *Carex nigra* и североамериканский центр разнообразия родственных ей видов из секции *Phacocystis* Dumort., она либо ее предок должны были проникнуть из Америки в Европу еще во время существования атлантического моста суши. Остатки мешочков *C. cf nigra* известны из плиоцена Среднего Поволжья [78]. В Англии достоверная *C. nigra* обнаруживается уже в кромерских слоях миндель-рисского (лихвинского) межледниковья. К этому же времени относят формирование четвертичных типов европейских осоковых болот с ярусом сфагновых мхов [42]. Более молоды влажнолуговые ценофлоры, особенно вторичные щучковые луга, сложенные видами с разнотипными ареалами и формировавшиеся уже под влиянием человека [33, 36]. Однако молиниевые луга на кислых почвах древнее щучковых. Их ценофлора более однородна хронологически, да и экологически, хотя ее возраст все же вряд ли превышает миккулинский.

5.2. Во флоре Северо-Запада бывшего СССР *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.str., а также *Erica tetralix*, *Corynephorus canescens*, *Sieginglingia decumbens*, *Rhynchospora fusca*, *Carex pilulifera*, *Juncus squarrosus*, *Drosera intermedia* и другие растения верещатников, белоусников и молиниевых лугов отнесены Н.А. Миняевым [7–8] к неморальному океаническому (атлантическому) миграционно-генетическому элементу. *Molinia caerulea* и *Linum catharticum* отнесены к неморальному субокеаническому элементу, а *Carex nigra*, *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis* – на наш взгляд, ошибочно к геминеморальному субконтинентальному.

Плейстоценовые волны расселения океанических и субокеанических видов с запада на восток происходили в периоды повышенной влажности климата, преимущественно (хотя и не всегда) во время потеплений. Судя по реликтовым изолятам *Juncus squarrosus* в бассейне Дона и *Drosera intermedia* в среднем течении Днепра [5], распространение видов, характерных для сырых верещатников, имело место в лихвинское межледниковье [7–8]. Затем в перигляциале Поволжья и Прикамья на завершающих этапах среднеледстоценового оледенения, т.е. на исходе похолодания, расселялся уже *Nardus stricta* [3, 60]. Основная же волна расселения атлантических и субатлантических видов на восток связана с наступившим вслед за этим микулинским межледниковьем.

В первую половину межледниковья шла миграция субсредиземноморских кверцетальных видов с юго-запада на северо-восток в полосе современной лесостепи. Затем по мере увеличения влажности климата ее сменила миграция центральноевропейских фагетальных и тилиетальных видов с запада на восток и северо-восток в зоне широколиственных лесов и в подтайге, но отчасти и в южной тайге, поскольку климат был теплее современного. Обе волны расселения в силу их широтной локализации были приурочены к тяжелым, в том числе карбонатным почвам [79]. Расселению фагетальных видов сопутствовала миграция *Potentilla erecta* и *Succisa pratensis*, а также мезотрофно-болотных видов синузии *Carex nigra*, причем упомянутый вид успел достичь юга Средней Сибири. В это же время в Западную Сибирь и Казахстан распространилась *Molinia caerulea*, ассоциированная с богатыми, в том числе засоленными почвами (если только в Казахстане этот вид не относится к более древним реликтам древнесредиземноморской природы).

Calluna vulgaris и другие растения верещатников и тесно связанной с ними дюнной флоры могли расселяться как со второй, так отчасти и с первой волной микулинских мигрантов. Именно реликтами микулинского времени следует считать находки этих видов параллельно линии, маркирующей край материкового льда максимальной стадии ранневалдайского (калининского) оледенения. Это *Corynephorus canescens* на боровых песках по Днестру, Оке и в верховьях Ловати, *Sieginglingia decumbens* в верхнем течении Днепра и на западе Верхне-Волжского региона, аналогичные находки *Juncus squarrosus*, *Drosera intermedia* и других океанических видов. К последним можно отнести и водную *Lobelia dortmanna* L. в верховьях Днепра. Однако основная часть ареала этого вида на Северо-Западе России сформировалась лишь в «половецкое потепление» пребореального периода голоцена [5, 8].

Видимо, микулинским является и реликтовый изолят *Calluna vulgaris* в Саратовской обл., хотя Д.И. Литвинов [66] и И.И. Спрыгин [57] считают этот вид (как и другие растения зеленомошных сосняков) свойственным еще поволжским «горным соснякам» позднего плиоцена. Вряд ли, однако, вереск, не выносящий морозов, бесснежья, сухости воздуха и промерзания почвы, да и сами «горные сосняки» могли пережить криоксеротический интервал среднего плейстоцена на свойственных им ныне экотопах.

Проникновение *C. vulgaris* на юг Западной Сибири и его находки на Западном Саяне, на наш взгляд, тоже следует датировать микулинской эпохой. Временем миграции объясняется и массовость *C. vulgaris* и *Molinia caerulea* в пределах сравнительно узкой подтаежно-лесостепной полосы их расселения в Зауралье. Последовавшие за межледниковьем зырянское, а затем и сартанское оледенения севера Западной Сибири не были столь суровы, как валдайское оледенение в Европе [58]. Это подтверждают и палинологические данные, указывающие на существование 16 000 л. н. в Зауралье на широте современных подтайги и лесостепи комплексов таежно-лесной растительности [77], т.е. условий, в которых местные популяции *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* могли благополучно дожить до послеледниковья. К западу от Урала климат этому не благоприятствовал.

Следует учесть, однако, что Р.В. Камелин, исходя из находок *Calluna vulgaris* в Кокчетавской обл. Казахстана, отодвигает его расселение на юге Западной Сибири в плювиальный период среднего плейстоцена, соответствующий максимуму днепровского оледенения. В это время могла существовать полоса сосновых боров от Урала и Мугоджар до Южного Алтая, обеспечившая виду миграционный коридор [34].

5.3. Новая волна распространения растений атлантических вересковых пустошей реконструируется для соминского интергляциала валдайского оледенения на фоне повышенной влажности климата и экспансии широколиственных видов деревьев в северо-западном секторе Восточноевропейской равнины. В числе этих пустошных видов *Corynephorus canescens*, *Sieglingia decumbens*, *Drosera intermedia*, в западной части региона также *Rhynchospora fusca*. Начальные этапы отступления поздневалдайского (осташковского) ледникового щита маркированы расселением *Juncus squarrosus* [8]. Более поздние осцилляции ареала *Nardus stricta* в позднеледниковье Северо-Западного региона документированы для среднего и верхнего дриаса [3]. При этом в межледниковых отложениях бёллинга и аллерёда Карелии обнаруживаются уже *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.l., а также водная амфиокеаническая *Myriophyllum alterniflorum* DC. [48].

В середине пребореального периода голоцена («половецкое потепление») расселение *Juncus bulbosus*, *Drosera intermedia* и особенно *Myrica gale* прослеживается в Восточной Прибалтике по берегам Иольдиевого моря. Видимо, вместе с этими видами распространялись также *Carex pilulifera* и *C. hostiana* DC. [8].

Новый импульс к расселению океанические виды получают в атлантическом периоде. В это время миграция видов проходила севернее, чем микулинская, по территории современной таежной зоны, на бескарбонатных лес-

ных почвах, в том числе легкого гранулометрического состава [79], что благоприятствовало растениям верещатников. Вдоль побережий Литоринового моря на восток продвинулись *Erica tetralix*, *Corynephorus canescens*, *Siegligia decumbens*, *Rhynchospora fusca*, *Juncus squarrosus*, *Salix repens*, *Myrica gale* и другие растения пустошей и сообществ, ассоциированных с ними, а также *Galium hercynicum* [7–8]. Одновременно *Calluna vulgaris* массово прослеживается в атлантических торфах Карелии [48] и достигает Мезени и юга п-ова Канин [51], а *Empetrum nigrum* s.str. – Карельского и Онежского берегов Белого моря [11]. Атлантические изоляты *Festuca filiformis* выявлены на Верхней и Средней Волге [80]. В Поволжье с запада проникает и *Molinia caerulea*, на этот раз ассоциированная с олиготрофными почвами. В поволжских сосновых лесах этот вид достигает массовости. Одновременно по мезозвтрофным экотопам аапа-болот Фенноскандии *M. caerulea* расселяется на север до Мурманского берега Кольского п-ова и на северо-восток до Кенозерья и кряжа Ветреный Пояс.

Calluna vulgaris по сосновым борам южной тайги и подтайги достиг Среднего Урала [43]. Независимо от него по верховым болотам вплоть до Урала расселилась и *Empetrum nigrum* [58]. Как известно [29, 42, 48], площадь верховых болот возросла к концу атлантического периода; одновременно с этим по мере нарастания мощности торфяных залежей снизилась их трофность.

Многие субокеанические виды мезотрофно-влажнотрофной свиты проникли и в Зауралье. Однако здесь их позиции оказались достаточно слабы, и, в отличие от микулинских мигрантов, эти виды не распространились далее на восток [58]. Объяснение этому кроется в асинхронности термических оптимумов, а также гигротических фаз в голоцене Европейской России и Сибири. Сибирский термический оптимум наступил еще в первой половине бореального периода. К началу атлантического периода он уже завершился. Влажная климатическая фаза продолжалась еще до середины периода, но затем климат стал засушливым [29]. Во время сибирского бореального оптимума европейские океанические мигранты еще не расселялись на восток. Но в атлантическом периоде они уже не могли распространяться по Сибири из-за неблагоприятного для них климата, отличного от европейского, и остановились вблизи Урала. Исключением служит лишь *Empetrum nigrum*, проникшая на верховые болота Западной Сибири из аналогичных сообществ Среднего Урала, именно в подзоне южной тайги. В более южных зональных выделах Зауралья этот вид, видимо, отсутствует.

5.4. К западу от Урала гигротическая фаза продолжилась и после похолодания климата в суббореальном периоде [29]. В суббореале происходило расселение ряда атлантических видов, включая *Myrica gale*, по литориновой террасе Финского залива, а также внедрение этого вида в сфагновые сосняки. В субатлантическом периоде во время Малой ледниковой эпохи вдоль берегов залива расселялась и *Empetrum nigrum* [8, 11]. Вплоть до XX в. увеличение занятых площадей наблюдалось и у всех приморских типов верещатников, хотя в наши дни в странах Центральной Европы их относят к сообществам, находящимся под угрозой исчезновения [36].

Основных волн расселения океанических видов в Европейской России, однако, все же было только две – микулинская и атлантическая.

Выводы

1. Субокеанические доминанты безлесных атлантических и центральноевропейских кустарничковых пустошей *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum* s.str. в Восточной Европе переходят под полог сосновых боров на песках и / или на кочки и гряды верховых болот в зависимости от климатических особенностей региона и экологических требований видов.

2. Восточноевропейская ценофлора мелкоосоковых лугов с господством *Carex nigra* сформировалась в результате слияния ценофлор мезотрофных осоково-сфагновых болот и белоусовых пустошей в лесном поясе гор Центральной Европы.

3. Статистически значимое снижение проективного покрытия большинства рассматриваемых видов с увеличением континентальности климата сочетается с нейтральностью этих видов по отношению к факторам теплообеспеченности вегетации.

4. Контрастные изменения приуроченности *Molinia coerulea* к сообществам с различным уровнем минерального богатства почв в разных частях ее ареала не имеют под собой генетической обусловленности и должны объясняться исходя из неучтенных пока экологических особенностей вида.

5. Ареалы *Calluna vulgaris* и *Molinia coerulea* в Западной Сибири сформировались во время микулинского межледниковья, тогда как аналогичный ареал *Empetrum nigrum* – в атлантическом периоде голоцена.

Список источников

1. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // Turczaninowia. 2021. Т. 24, № 3. С. 89–110. doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
2. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // Turczaninowia. 2022. Т. 25, № 3. С. 129–152. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 45–87. doi: 10.17223/19988591/61/3
4. Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценоотические позиции гипоаркто-бореальных видов растений и лишайников в сообществах тундры и тайги Европейской России // Разнообразие растительного мира. 2024. № 1. С. 4–45. doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45
5. Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein : Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
6. Шенников А.П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Тр. БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. 1941. Т. 4. С. 35–46.
7. Миняев Н.А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. : Ленинградский государственный университет, 1966. 38 с.

8. Миняев Н.А. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры северо-запада европейской части СССР в связи с ее охраной. Л., 1985. 53 с. (Рукопись на кафедре ботаники СПбГУ.)
9. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. 1992. Bd 18. S. 1–258.
10. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
11. Кучеров И.Б. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлхвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
12. Самбук Ф.В. Печорские леса // Тр. Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
13. Благовещенский Г.А. Эволюция растительного покрова болотного массива «1007 км» у ст. Лоухи (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. 1936. Т. 3. С. 141–232.
14. Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Т. 1. С. 7–176.
15. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Тр. Печорско-Ыльчского заповедника. 1940. Т. 2. С. 5–415.
16. Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч. I: Неморальные и травяно-болотные ельники. М. : Деп. ВИНТИ № 4083-B88, 1988. 72 с. (Рукопись.)
17. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
18. Морозова О.В., Коротков В.Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. 1999. Т. 5. С. 56–78.
19. Галанина О.В., Андреева Е.Н., Кузьмина Е.О. Растительный покров охраняемой части Кудровского болота (Ленинградская область) // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 11. С. 109–121.
20. Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А. Классификация борельных лесов севера Европейской России. I: Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82. doi: 10.31111/vegus/2008.13.61
21. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3–26. doi: 10.31111/vegus/2009.15.3
22. Шевченко Н.Е. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Ильчский биосферный заповедник, Собинский участок) // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5, № 3. С. 142–152. doi: 10.12737/14162
23. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
24. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.
25. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
26. Spearman C. The proof and measurement of association between two things // Am. J. Psychol. 1904. Vol. 15, № 1. PP. 72–101. doi: 10.2307/1412159
27. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (дата обращения: 15.11.2021).
28. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. 1980. Vol. 67. PP. 1–105.
29. Хотинский Н.А. Голосен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
30. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья–95, 1995. 991 с.
31. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa: Бриологический журнал. 2006. Т. 15. С. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
32. The World Flora Online. 2024. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (дата обращения: 13.02.2024).

33. Камелин Р.В. География растений. СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2018. 306 с.
34. Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь : Изд-во Пермского университета, 1999. 83 с.
35. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М. ; Л. : Наука, 1966. 94 с.
36. Leuschner C., Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. Cham : Springer, 2017. Vol. I: Ecology of Central European forests. 971 p. doi: 10.1007/978-3-319-43042-3; Vol. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p. doi: 10.1007/978-3-319-43048-5
37. Rodwell J.S. (ed.) British Plant Communities. Vol. 2. Mires and heaths. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1992. 628 p. doi: 10.1017/9780521391658
38. Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. Vol. 35. PP. 1–22.
39. Gimingham C.H. Ecology of heathlands. London : Chapman & Hall, 1972. 266 p.
40. Gimingham C.H. *Calluna* and its associated species: some aspects of co-existence in communities // Vegetatio. 1978. Vol. 36, № 3. PP. 179–186.
41. Prösch-Danielsen L., Øvstedal D.O. Vegetation history of *Molinia* heaths in Tysvær, Rogaland, western Norway // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. PP. 557–568. doi: 10.1111/j.1756-1051.1994.tb00651.x
42. Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425–468.
43. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. С. 1–286.
44. Heinken T., Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (*Dicrano-Pinion*) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung // Tuexenia. 1999. Bd 19. S. 55–106.
45. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. 1997. T. 12. S. 1–279.
46. Naapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fenn. 1988. Vol. 135. PP. 1–219.
47. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1013.
48. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
49. Юрцев Б.А. Род *Potentilla* L. – Лапчатка // Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1984. Т. 9, вып. 1: Droseraceae–Rosaceae. С. 137–234.
50. Шмидт В.М. Флора Архангельской области. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2005. 346 с.
51. Сергиенко В.Г. Флора полуострова Канин. Л. : Наука, 1986. 147 с.
52. Бармич М.Я. Словарь языка канинских ненцев. С кратким грамматическим очерком канинского говора ненецкого языка. СПб. : РГПУ им. А.И. Герцена, 2018. 464 с.
53. Буркова С.И., Кошкарева Н.Б., Лаптандер Р.И., Янгасова Н.М. Диалектологический словарь ненецкого языка. Екатеринбург : Баско, 2010. 352 с.
54. Алехин В.В. Растительность Курской губернии. Курск : Советская деревня, 1926. 122 с.
55. Силаева Т.Б. (ред.). Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск : Изд-во Мордовского университета, 2010. 352 с.
56. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Тольятти : Анна, 2020. 220 с.
57. Спрыгин И.И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. : Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 293–314.
58. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курганского университета, 2008. 512 с.
59. Малышев Л.И. Семейство Ericaceae – Вересковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука; Сибирская издательская фирма РАН, 1997. Т. 11: Rubiaceae – Lamiaceae (Labiales). С. 14–29.

60. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения). Москва ; Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
61. Цвелев Н.Н. Сем. Empetraceae S.F.Gray – Шикшевые // Арктическая флора СССР. М. : Наука, 1980. Т. 8, ч. 1: Geraniaceae–Scrophulariaceae. С. 20–28.
62. Цвелев Н.Н. Сем. Шикшевые – Empetraceae Lindl. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. : Наука, 1991. С. 166–170.
63. Chytrý M. (ed.). Vegetace České republiky. 1. Travninná a keříčková vegetace. Praha : Academia, 2010. 527 s.
64. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М. : Наука, 1982. 232 с.
65. Ниценко А.А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1972. 140 с.
66. Благовещенский В.В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск : Изд-во Ульяновского университета, 2005. 715 с.
67. Бубнова С.В. *Nardus* L. – Белоус // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2: Роасеae (Gramineae). С. 219–220.
68. Королук А.Ю., Тищенко М.П. Новая ассоциация низинных лугов Западной Сибири *Cirsio cani – Calamagrostietum epigeii* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 3 (27). С. 84–100. doi: 10.17223/19988591/27/6
69. Григорьев И.Н., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И. Влажные луга Республики Башкортостан: Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа : Гилем, 2002. 157 с.
70. Кучеров И.Б. Изменчивость эколого-ценотической приуроченности *Molinia caerulea* (Роасеae) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 11. С. 1475–1503. doi: 10.1134/S0006813617110011
71. Сабардина Г.С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига : Изд-во АН Латвийской ССР, 1957. 304 с.
72. Grynia M. Łąki trzęslicowe Wielkopolski // Prace komisji nauk rolniczych i komisji nauk leśnych PTPN. 1962. Т. 13, N 2. 127 s.
73. Сцепановіч І.М. Эколага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск : Камтат, 2000. 140 с.
74. Li J., Alexander J., Ward T., Del Tredici P., Nicholson R. Phylogenetic relationships of Empetraceae inferred from sequences of chloroplast gene matK and nuclear ribosomal DNA ITS region // Molecular phylogenetics and evolution. 2002. Vol. 25. PP. 306–315. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00241-5
75. IPCN Chromosome Reports. 2023. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/11900005?projectId=9> (дата обращения: 25.12.2023).
76. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081–1092.
77. Prentice I.C., Jolly D., BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 3. PP. 507–519. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00425.x
78. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : СПбГХФА ; Сент-Луис : Миссурийский ботанический сад, 1999. 772 с.
79. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
80. Цвелев Н.Н. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР // Ботанический журнал. 1972. Т. 57, № 2. С. 161–172.

References

1. Kuchеров IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities. *Turczaninowia*. 2021;24(3):89-110. In Russian, English Summary doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8

2. Kuchеров IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninowia*. 2022;25(3):129-152. In Russian, English Summary doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Kuchеров IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:45-87. doi: 10.17223/19988591/61/3 In Russian, English Summary
4. Kuchеров IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic-boreal plant and lichen species in tundra and taiga zone communities of European Russia. *Raznoobraziye rastitelnogo mira = Diversity of plant world*. 2024;1:4-45. doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45 In Russian, English Summary
5. Hultén E, Fries M. *Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer*: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ.; 1986. 1172 p. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
6. Shennikov AP. K botanicheskoy geografii lesnogo severo-vostoka evropeyskoy chasti SSSR [On the botanical geography of the forest North-East of the European part of the USSR]. *Trudy Botanicheskogo Instituta AN SSSR. Seriya 3: Geobotanika [Proc. Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]*. 1941;4:35-46. In Russian
7. Minyaev NA. *Istoriya razvitiya flory severo-zapada Evropeyskoy chasti SSSR s kontsa pleistotsena [History of flora formation of the North-West of the European part of the USSR since the end of the Pleistocene]: Abstr. Doct. Sci. Thesis*. Leningrad: Leningrad State University; 1966. 38 p. In Russian
8. Minyaev NA. *Razrabotka voprosov istorii formirovaniya i struktury sovremennoy flory Severo-Zapada Evropeyskoy chasti SSSR v svyazi s yeyo okhranoy [Elaboration of problems of formation history and structure of the contemporary flora of the North-West of the European part of the USSR in connection with its conservation]*. Leningrad; 1985. 53 p. (Manuscript stored at the Botany Dept. of the St.Petersburg University.) In Russian
9. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258. In German, English Summary.
10. Dahl E. *The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas)*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. 297 p.
11. Kuchеров IB. *Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobraziye svetlokhvoynnykh lesov sredney i severnoy taygi Evropeyskoy Rossii [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]*. St.Petersburg: Marathon; 2019. 568 p. In Russian, English Summary
12. Sambuk FV. Pechorskiye lesa [Forests of the Pechora River reaches]. *Trudy Botanicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]*. 1932;24:63-245. In Russian, German Summary.
13. Blagoveshchenskiy GA. Evolyutsiya rastitelnogo pokrova bolotnogo massiva “1007 km” u st. Loukhi (Kareliya) [Plant cover evolution of the “1007th km” mire massif near Loukhi station (Karelia)]. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3: Geobotanika [Proc. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]*. 1936;3:141-232. In Russian
14. Nekrasova TP. Rastitelnost alpiyskogo i subalpiyskogo pojasov Chuna-tundry [Vegetation of the alpine and subalpine belts of the Chuna-Tundra]. *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika [Proc. Lapland State Nature Reserve]*. Moscow; 1938;1:7-176. In Russian
15. Korchagin AA. Rastitelnost severnoy poloviny Pechorsko-Ylychskogo zapovednika [Vegetation of the northern part of the Pechora-Ilych Strict Nature Reserve]. *Trudy Pechorsko-Ylychskogo zapovednika [Proc. Pechora-Ilych Nature Reserve]*. 1940;2:5-415. In Russian
16. Shaposhnikov YeS, Korotkov KO, Minaeva TYu. *K sintaksonomii yelovykh lesov Tsentralno-Lesnogo zapovednika. Ch. I. Nemoralnye i travyano-bolotnye yelniki [On the*

- syntaxonomy of spruce forests in the Tsentralno-Lesnoy Nature Reserve. Pt I. Nemoral-herb and swampy grass spruce forests*. Moscow: Deposited at VINITI, N 4083-B88; 1988. 72 p. (Manuscript.) In Russian
17. Korotkov KO. *Les Valdaya* [Forests of Valday]. Moscow: Nauka; 1991. 160 p. In Russian
 18. Morozova OV, Korotkov VN. Klassifikatsiya lesnoy rastitelnosti Kostomukshskogo zapovednika [Classification of forest vegetation of the Kostomuksha Nature Reserve]. *Zapovednoye delo* [Nature reserve management]. 1999;5:56-78. In Russian
 19. Galanina OV, Andreyeva EN, Kuzmina EO. Rastitelnyy pokrov okhranyaemoy chasti Kudrovskogo bolota (Leningradskaya oblast) [Vegetation cover of the protected part of Kudrovskoye mire (Leningrad Region)]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2001;86(11):109-121. In Russian, English Summary
 20. Morozova OV, Zaugolnova LB, Isayeva LV, Kostina VA. Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitelnost Rossii* [Vegetation of Russia]. 2008;13: 61-82. In Russian, English Summary doi: 10.31111/vegus/2008.13.61
 21. Zaugolnova LB, Smirnova OV, Braslavskaya TYu, Dyogteva SV, Prokazina TS, Lugovaya DL. Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia. *Rastitelnost Rossii* [Vegetation of Russia]. 2009;15:3-26. In Russian, English Summary doi: 10.31111/vegus/2009.15.3
 22. Shevchenko NE. Pine-fir forests in the Pechora R. upper reaches (Pechora-Ilych biosphere reserve, Sobinsky area). *Lesotekhnicheskiy Zhurnal = Forest-Technical Journal*. 2015;5(3):142-152. In Russian, English Summary doi: 10.12737/14162
 23. Zverev AA. *Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitelnogo pokrova* [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press; 2007. 304 p. In Russian
 24. Sukachev VN. *Rastitelnye soobshchestva (Vvedeniye v fitosotsiologiyu)* [Plant communities (Introduction to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga; 1928. 232 p. In Russian
 25. Isachenko TI, Lavrenko EM. Phytogeographical subdivision. *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the european part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1980. P. 10-22. In Russian
 26. Spearman C. The proof and measurement of association between two things. *Am. J. Psychol*. 1904;15(1):72-101. doi: 10.2307/1412159
 27. *NASA prediction of worldwide energy resources*. 2018. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> Accessed on November 15, 2021.
 28. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec*. 1980;67:1-105.
 29. Khotinskiy NA. *Golotsen Severnoy Evrazii* [Holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka; 1977. 200 p. In Russian
 30. Cherepanov SK. *Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitaneorum (in limicis URSS olim)*. St.Petersburg: Mir i semya-95; 1995. 991 p. In Russian and Latin.
 31. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa: A Journal of Bryology*. 2006;15:1-130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
 32. *The World Flora Online*. 2024. <http://www.worldfloraonline.org> Accessed on March 13, 2024.
 33. Kamelin RV. *Geografiya rasteniy* [Plant geography]. St.Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2018. 306 p. In Russian
 34. Kamelin RV, Ovesnov SA, Shilova SI. *Nemoralnye elementy vo florakh Urala i Sibiri* [Nemoral elements in the floras of Urals and Siberia]. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta; 1999. 83 p. In Russian
 35. Yurtsev BA. *Gipoarkticheskiy botaniko-geograficheskiy po yas i proiskhozhdeniye yego flory* [Hypoarctic phytogeographical belt and the origins of its flora]. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. 94 p. In Russian

36. Leuschner C, Ellenberg H. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cham: Springer; 2017. Vol. I: *Ecology of Central European forests*. 971 p. doi: 10.1007/978-3-319-43042-3 – Vol. II: *Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats*. 1093 p. doi: 10.1007/978-3-319-43048-5
37. Rodwell JS. (Ed.) *British Plant Communities. Vol. 2. Mires and heaths*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1992. 628 p. doi: 10.1017/9780521391658
38. Watt AS. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 1947;35:1-22.
39. Gimingham CH. *Ecology of heathlands*. London: Chapman & Hall; 1972. 266 p.
40. Gimingham CH. *Calluna* and its associated species: some aspects of co-existence in communities. *Vegetatio*. 1978;36(3):179-186.
41. Prøsch-Danielsen L, Øvstedal DO. Vegetation history of *Molinia* heaths in Tysvær, Rogaland, western Norway. *Nord. J. Bot.* 1994;14:557-568. doi: 10.1111/j.1756-1051.1994.tb00651.x
42. Bogdanowskaya-Guihéneuf YD. O proiskhozhdenii flory borealnykh bolot Evrazii [On the origin of the boreal Eurasian swamp and bog flora]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]*. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1946. Vol. 2. P. 425-468. In Russian
43. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala [Main problems of historical biogeography of the Urals]. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR [Proc. Institute of Plant and Animal Ecology of the Uralian Branch of the USSR Academy of Sciences]*. Sverdlovsk; 1969;66:1-286. In Russian
44. Heinken T, Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (*Dicrano-Pinion*) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung. *Tuexenia*. 1999;19:55-106. In German.
45. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. *NINA Temahefte*. 1997;12:1-279. In Norwegian, English Prodomus.
46. Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta Bot. Fenn.* 1988;135:1-219.
47. Nitsenko AA. Ob izuchenii ekologicheskoy struktury rastitelnogo pokrova [On the studies of ecological structure of the plant cover]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1969;54(7):1002-1013. In Russian, English Summary
48. Ramenskaya ML. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii* [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka; 1983. 203 p. In Russian
49. Yurtsev BA. Rod [Genus] *Potentilla* L. – Lapchatka [Cinquefoil]. *Arkticheskaya flora SSSR [Arctic flora of the USSR]*. Leningrad: Nauka; 1984. Vol. 9. Pt 1: *Droseraceae–Rosaceae*. P. 137-234. In Russian
50. Schmidt VM. *Flora Arkhangel'skoy oblasti [Flora of the Arkhangelsk Region]*. St.Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2005. 346 p. In Russian
51. Sergienko VG. *Flora poluostrova Kanin [Flora of the Kanin Peninsula]*. Leningrad: Nauka; 1986. 147 p. In Russian
52. Barmich MYa. *Slovar yazyka kaninskikh nentsev. S kratkim grammaticheskim ocherkom kaninskogo govora nenetskogo yazyka [Kanin Nenets language dictionary. With a brief grammatical synopsis of the Kanin dialect of the Nenets language]*. St.Petersburg: Herzen Russian State Pedagogical University; 2018. 464 p. In Russian
53. Burkova SI, Koshkaryova NB, Laptander RI, Yangasova NM. *Dialektologicheskii slovar nenetskogo yazyka [Dialectological dictionary of the Nenets language]*. Ekaterinburg: Basko; 2010. 352 p. In Russian
54. Alekhin VV. *Rastitelnost Kurskoy gubernii [Vegetation of the Kursk Governorate]*. Kursk: Sovetskaya Derevnaya; 1926. 122 p. In Russian
55. Silayeva TB. (Ed.) *Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory) [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]*. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo universiteta; 2010. 352 p. In Russian
56. Vasyukov VM, Saksonov SV. *Konspekt flory Penzenskoy oblasti [Conspectus of flora of the Penza Region]*. Togliatti: Anna; 2020. 220 p. In Russian

57. Sprygin II. Reliktovye rasteniya Povolzhya [The relicts of the Volga provinces]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1941. Vol. 1. P. 293-314. In Russian
58. Naumenko NI. *Flora i rastitelnost Yuzhnogo Zauralya* [Flora and vegetation of Southern Trans-Urals]. Kurgan: Izdatelstvo Kurganskogo universiteta; 2008. 512 p. In Russian
59. Malyshev LI. Semeystvo [Family] Ericaceae – Vereskovye [Heather]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka; Sibirskaia izdatelskaya firma RAN; 1997. Vol. 11: Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae). P. 14-29. In Russian
60. Baranova OG, Puzyryov AN. *Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistye rasteniya)* [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk: Institut komputernykh issledovaniy; 2012. 212 p. In Russian
61. Tzelev NN. Sem. [Family] Empetraceae S.F.Gray – Shiksheve [Crowberry]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Moscow: Nauka; 1980. Vol. 8. Pt 1: Geraniaceae–Scrophulariaceae. P. 20-28. In Russian
62. Tzelev NN. Sem. Shiksheve [Crowberry family] – Empetraceae Lindl. *Sosudistye rasteniya sovetского Dalnego Vostoka* [Vascular plants of the soviet Far East]. St.Petersburg: Nauka; 1991. Vol. 5. P. 166-170. In Russian
63. Chytrý M. (Ed.) *Vegetace České republiky. 1. Travná a keříčková vegetace*. Praha: Academia; 2010. 527 s. In Czech.
64. Razumovskiy SM. *Zakonomernosti dinamiki biotsenozov* [Regularities of dynamics of biocoenoses]. Moscow: Nauka; 1982. 232 p. In Russian
65. Nitsenko AA. *Tipologiya melkolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR* [Typology of small-leaved forests of the European part of the USSR]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta; 1972. 140 p. In Russian
66. Blagoveshchenskiy VV. *Rastitelnost Privolzhskoy vozvysheynosti v svyazi s yeyo istoriyey i ratsionalnym ispolzovaniyem* [Vegetation of the Cis-Volga Upland in connection with its history and rational use]. Ulyanovsk: Izdatelstvo Ulyanovskogo universiteta; 2005. 715 p. In Russian
67. Bubnova SV. *Nardus L. – Belous* [Matgrass]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1990. Vol. 2: Poaceae (Gramineae). P. 219-220. In Russian
68. Korolyuk AY, Tishchenko MP. New association of the West Siberian lowland meadows – *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeei*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):84-100. In Russian, English Summary doi: 10.17223/19988591/27/6
69. Grigoryev IN, Solomeshch AI, Alimbekova LM, Onishchenko LI. *Vlazhnye luga Respubliki Bashkortostan: Sintaksonomiya i voprosy okhrany* [Moist meadows of the Bashkortostan Republic: Syntaxonomy and problems of conservation]. Ufa: Ghilem; 2002. 157 p. In Russian
70. Kucherov IB. *Izmenchivost ekologo-tsenoticheskoy priurochennosti* [Shifts in ecological and phytocoenotical behavior of] *Molinia caerulea* (Poaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2017;102(11):1475-1503. In Russian, English Summary doi: 10.1134/S0006813617110011
71. Sabardina GS. *Lugovaya rastitelnost Latviyskoy SSR* [Meadow vegetation of the Latvian SSR]. Riga: Izdatelstvo Akademii nauk Latviyskoy SSR; 1957. 304 p. In Russian
72. Grynia M. Łąki trzęślicowe Wielkopolski. *Prace komisji nauk rolniczych i komisji nauk leśnych PTPN*. 1962;13(2):1-127. In Polish.
73. Stepanovich IM. *Ekologa-flarystychny diyagnaz sintaksonav pryrodnay travyanistay raslinnastsy Belarusi* [Ecological-floristical diagnoses of natural herb vegetation syntaxa of Belarus]. Minsk: Kamtat; 2000. 140 p. In Belorussian.
74. Li J, Alexander J, Ward T, Del Tredici P, Nicholson R. Phylogenetic relationships of Empetraceae inferred from sequences of chloroplast gene matK and nuclear ribosomal DNA ITS region. *Molecular phylogenetics and evolution*. 2002;25:306-315. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00241-5

75. *IPCN Chromosome Reports*. 2023. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/11900005?projectid=9> Accessed on December 25, 2023.
76. Zozulin GM. Istoricheskiye svity rastitelnosti Evropeyskoy chasti SSSR [Historical “suites of vegetation” of the European part of the USSR]. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 1973;58(8):1081-1092. In Russian, English Summary
77. Prentice IC, Jolly D, BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *J. Biogeogr.* 2000;27(3): 507-519. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00425.x
78. Egorova TV. *The sedges (Carex L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR)*. St.Petersburg: St.Petersburg State Chemical-Pharmaceutical Academy; Saint Louis: Missouri Botanical Garden; 1999. 772 p. In Russian and English.
79. Kleopov YuD. Osnovnye cherty razvitiya flory shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Main features of formation of broad-leaved forest flora in the European part of the USSR]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]*. Moscow, Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1941. Vol. 1. P. 183-256. In Russian
80. Tzvelev NN. K sistematike i filogenii ovsyaniits (*Festuca* L.) flory SSSR [On the taxonomy and phylogeny of fescues (*Festuca* L.) of the USSR flora]. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 1972;57(2):161-172. In Russian, English Summary

Информация об авторах:

Кучеров Илья Борисович, д-р биол. наук, с.н.с., лаборатория общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

Зверев Андрей Анатольевич, канд. биол. наук, доцент, кафедра ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: ibiss@rambler.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ilya B Kucherov, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Dept. General Geobotany, V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

E-mail: atragene@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

Andrei A Zverev, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Botany Chair, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: ibiss@rambler.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 25.01.2024;
одобрена после рецензирования 01.02.2024; принята к публикации 14.06.2024.

The article was submitted 25.01.2024;
approved after reviewing 01.02.2024; accepted for publication 14.06.2024.