

Научная статья

УДК 581.9 : [581.526.425 + 581.526.426.2](470)

doi: 10.17223/19988591/72/6

Ценоотические позиции континентальных бетулярных и чернево-таежных видов растений в таежной и широколиственно-лесной зонах Европейской России и Урала

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/0000-0002-3409-9745>, atragene@mail.ru

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

Аннотация. Анализируются ценоотические позиции континентальных евро-сибирских бетулярных (высокотравных) и чернево-таежных видов сосудистых растений в различных подзонах и долготных секторах таежной и широколиственно-лесной зон Европейской России и Урала. В основу положена выборка из 6294 геоботанических описаний, выполненных в 1996–2024 гг.; использованы данные по 37 видам. Совместное произрастание бетулярных и чернево-таежных видов характерно для широколиственных пихто-ельников Урала и Заволжья, а в таежной зоне севера Европейской России – для приручейных высокотравных ельников и производных от них березняков. На южных пределах ареалов бетулярные и чернево-таежные виды переходят под полог широколиственных лесов, на северных – чернево-таежные виды останавливаются на границе таежной зоны. Однако многие бетулярные виды встречаются не только в лесотундре, но и в тундровой зоне, в основном в нивальных ивниках. В составе обеих свит преобладают мезоэвтрофные виды, что обусловлено их континентальностью и позволяет им удерживаться на обнажениях карбонатных пород. Несмотря на произрастание в одних и тех же сообществах, бетулярные и чернево-таежные виды расселялись в разное время: первые – во время похолоданий на исходе ледниковых эпох, вторые – во время умеренных потеплений на начальных и завершающих этапах межледниковий. Приуроченность одних и тех же бетулярных видов к разным типам сообществ, как правило, соответствует разным волнам их расселения.

Ключевые слова: березняки, бетулярный флороэлемент, высокотравные луга, Европейская Россия, зона тайги, зона широколиственных лесов, история флоры и растительности, лиственничники, континентальность климата, черневая тайга, чернево-таежный флороэлемент

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.

Благодарности: авторы признательны проф. Я.Л. Паалу (Тартуский университет, Эстония), к. б. н. С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова) и Д.Е. Гимельбранту (БИН РАН) за предоставление неопубликованных описаний, д. б. н., проф. Д.И. Назимовой (ИЛ СО РАН), д. б. н., проф. Н.В. Степанову (СФУ), д. б. н., проф. О.Г. Барановой (БИН РАН) и к. б. н. С.А. Сенатору (ГБС РАН) за ценные консультации при написании статьи.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции континентальных бегулярных и чернево-таежных видов растений в таежной и широколиственно-лесной зонах Европейской России и Урала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 137–181. doi: 10.17223/19988591/72/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/6

Phytocoenotical positions of continental betular and subnemoral dark-coniferous forest plants in boreal- and nemoral-forest zones of European Russia and the Urals

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/0000-0002-3409-9745>, atragene@mail.ru

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

Summary. This study focuses on revealing changes in the phytocoenotic positions of continental Eurosiberian betular (primarily tall-herb) and subnemoral (“chern”) vascular plant species across different subzones and longitudinal sectors of the boreal and nemoral forest zones of European Russia and the Urals. Betular species, belonging to the Braun-Blanquet class *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. 1948, are cold-tolerant plants that grow in subarctic and subalpine mountain birch (*Betula pubescens s.ampl.*) and Siberian larch (*Larix sibirica*) forests, open woodlands, and elfin woodlands, as well as in tall-herb meadows and shrub thickets that border these habitats. In contrast, chern species are shade-tolerant forest sphytes typical for both the field and canopy layers of subnemoral dark-coniferous forests dominated by *Abies sibirica*. These forests form a characteristic altitudinal belt on the windward slopes of low mountains in Southern Siberia and the Southern Urals and occur on permafrost-free, nutrient-rich soils under an ultra-humid climate.

We use the set of 6294 relevés collected between 1996 and 2024, which are grouped into vegetation units based on the dominant-determinant approach to vegetation classification. These units are further organized into zonal series corresponding to analogous habitats across different zones and subzones. We analyze changes in the constancy and cover of 37 species, including 18 betular and 12 subnemoral species, as well as 7 species that belong to multiple historical “corteges” of vegetation – among them *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, and *Larix sibirica* (See Tables 1-3 in Supplement 3). Geographical shifts in species distributions are traced across different units within the established series.

Betular species (*Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Delphinium elatum* s.l. *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum minus* s.l., *Pleuro-*

spermum uralense, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, etc.) form subalpine tall-herb meadows and also grow in riverine elfin birch woodlands from the Northern to the Southern Urals, as well as in the mountains of Southern Siberia. They penetrate beneath the canopy of open herb-fir woodlands along the alpine timberline from the adjacent subalpine meadows and then spread deep into the dark coniferous forest belt along brooks. In the subnemoral forest belt (if present), betular species coincide with subnemoral species (*Diplazium sibiricum*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Ribes spicatum* s.l., *Viola selkirkii*, etc.) and relict nemoral species.

Betular and subnemoral species (the latter including *Schizachne callosa*, *Bupleurum aureum*, *Knautia tatarica*, *Cicerbita uralensis*) commonly grow together in hemiboreal nemoral-herb fir-spruce forests of the Cis-Ural and Trans-Volga regions. These communities likely originated from subnemoral dark-coniferous forests in the past. In the boreal forests of North European Russia, the same species combination is typical of riverine tall-herb spruce forests, as well as birch forests that precede them in successional development. Similar patterns are also observed, to some extent, in aspen forests in the northwest of the Russian Plain and in gray alder riparian thickets. Betular herbs are also common in floodplain meadows. Both betular and subnemoral species occur in broadleaved forests at the southern limits of their distribution. Subnemoral species generally do not cross the arctic timberline in their northward distribution. However, many betular species occur in the forest-tundra and the southern hypoarctic tundra subzone, where they are mostly confined to willow thickets with increased winter snow accumulation.

The continental character of distribution pattern of most examined species is supported by statistically significant positive Spearman rank correlation coefficients (r_s) between species cover and the Conrad continentality index, calculated separately for different zonal series. In contrast, the correlations between species cover and vegetation period warmth supply are generally negative (See Table 1 in Supplement 4), a pattern explained by both species ecology and the history of their late- and post-glacial migration. Mesoeutrophic mesophytes and hygromesophytes dominate in both species groups due to their continental affinity. Many species can survive on limestone outcrops both at the center and at the edges of their distribution areas.

Although betular and subnemoral species coexist in present-day communities, they migrated during different epochs. Species of the first group, including *Larix sibirica*, expanded their ranges during the cold but wet final stages of glaciations. In contrast, subnemoral species migrated during relatively warm periods at the beginnings and ends of interglacials. The presence of the same betular species in different community types typically reflects multiple waves of migration. The dispersal of subnemoral species is dated to the Boreal period of the Holocene in the Upper Pechora River region and to the Atlantic period in the hemiboreal Trans-Volga area. The distinction of the Kama-Pechora-West Ural subprovince within the West Siberian boreal-forest province appears florogenetically justified in the phytogeographical subdivision.

The article contains 1 Figure, 5 Tables, 4 Supplements, 85 References.

Keywords: betular floristical element, birch forests, boreal-forest zone, climate continentality, European Russia, history of flora and vegetation, larch forests, nemoral-forest zone, subnemoral herb-fir forests, subnemoral-forest floristical element, tall-herb meadows

Fundings: the work of I.B. Kucherov 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.

Acknowledgments: the authors are grateful to Prof. Dr. J. Paal (Univ. Tartu, Estonia), Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State University), and D.E. Gimelbrant (Komarov Botanical Institute RAS) for their permissions to use the unpublished relevés and to Prof. Dr. D.I. Nazimova (Forest Institute, Siberian Branch RAS), Prof. Dr. N.V. Stepanov (Siberian Federal University), Prof. Dr. O.G. Baranova (Komarov Botanical Institute RAS), and Dr. S.A. Senator (Central Botanical Garden RAS) for their most valuable consultations in the course of preparing this article.

For citation: Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of continental betular and subnemoral dark-coniferous forest plants in boreal- and nemoral-forest zones of European Russia and the Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:137-181. doi: 10.17223/19988591/72/6

Введение

Статья открывает серию публикаций, посвященных ценотическим позициям континентальных и субконтинентальных видов растений в растительном покрове Европейской России. В большинство периодов позднего плейстоцена и голоцена основную роль при формировании таежной растительности этой территории играл именно восточный миграционный поток. Сравниться с ним по масштабам может лишь атлантическое расселение неморальных видов [1, 2]. Ближе к Уралу заметна и роль доледникового расселения сибирских видов растений из Азии в Европу, особенно в зоне широколиственных лесов и в подтайге [3]. В результате разнообразие и самих континентальных видов, и типов сообществ и свит растительности, в которые они входят, превосходит таковое океанических (в широком смысле) видов и ценотипов. Ниже сосредоточимся на бетулярных и тесно связанных с ними чернево-таежных континентальных видах растений.

К бетулярным принято относить холодостойкие виды, произрастающие в светлых предтундровых и подгольцовых березовых и лиственничных лесах, редколесьях и криволесьях, а также на сопряженных с ними в растительном покрове высокотравных лугах и в зарослях кустарников [4]. Флорэлемент получил свое название от класса *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. 1948 (= *Mulgedio-Aconitetea* Nadač et Klika in Klika et Nadač 1944), объединяющего растительность перечисленных типов и формаций в системе Ж. Браун-Бланке [5]. Вследствие экологической пластичности видов, а также исторической молодости сукцессионных рядов, в которые входят соответствующие сообщества, бетулярный элемент неоднороден и нечетко отграничен от иных флорэлементов. При историческом анализе флоры Алтая Р.В. Камелин [3] выделяет в его составе ряд субэлементов.

1) Светолюбивое (но устойчивое к затенению) мезо- и гигромезофильное высокотравье («первично-бетулярные виды» [4]), представители которого и рассматриваются ниже.

2) Теневыносливые низкие мезофильные травы, цветущие в первой половине вегетационного сезона, типа *Moehringia lateriflora*. Многие (но не все!) подобные виды далее отнесены к чернево-таежным.

3) Бетулярно-боровые и бетулярно-лесостепные мезо- и ксеромезофильные виды типа *Brachypodium pinnatum*, *Carex rhizina* и близкой к ней

C. macroura, *Spiraea media*, *Lupinaster pentaphyllus* и др. Эти растения характерны для плейстоценовой урало-сибирской холодной экспозиционной лесостепи [6], сохранившейся в Восточной Сибири и Северной Монголии [7]. Сюда же отнесем флорогенетически близкие «опушечные виды горно-лесного пояса» типа *Calamagrostis arundinacea* [4]. Все эти виды заслуживают рассмотрения в отдельной публикации.

Дополнительно выделенная группа «вторично-бетулярных» неморальных и бореонеморальных видов типа *Aegopodium podagraria* и *Lathyrus vernus* обсуждалась ранее [4].

К чернево-таежным видам относятся теневыносливые лесные мезофиты, характерные и для травяного, и для древесного яруса субнеморальных темнохвойных (черневых) лесов с господством *Abies sibirica*. Эти леса формируют характерный высотный пояс на наветренных склонах низкогорий Южной Сибири, развиваясь в ультрагумидном климате на богатых почвах без мерзлоты. В сложении древостоя обычно участвует *Populus tremula*, часто также *Pinus sibirica* и/или *Tilia cordata* s.l. В травяном ярусе вместе с бетулярными видами присутствуют реликтовые неморальные (гилиетальные типа *Asarum europaeum*, *Galium odoratum* и др., кверцетальные типа *Aegopodium podagraria* [4]). Характерна синюзия весенних эфемероидов, но нетипичны темнохвойно-таежные кустарнички и эпигейные зеленые мхи [4, 8–10]. В поздне третичное время черневая тайга была распространена шире, чем теперь, и ее дериваты сохранились на Южном Урале [11]. Р.В. Камелин считает производными от черневой тайги большую часть типов подтаежных и южнотаежных темнохвойных лесов не только Южного и Среднего Урала, но и Предуралья и Заволжья [3, 12], чем обусловлено широкое распространение многих чернево-таежных видов в Восточной Европе.

В числе бетулярных видов представлены восточноевропейско-азиатские и восточноевропейско-сибирские, отчасти также евросибирско-горнозападноазиатские виды. Среди чернево-таежных преобладают евразийские и восточноевропейско-азиатские виды; восточноевропейско-сибирских и собственно евросибирских видов несколько меньше. Лишь для трех модельных видов (*Calamagrostis langsdorffii*, *Rosa acicularis* и *Viola selkirkii*) характерны голарктические ареалы с атлантико-европейскими дизъюнкциями, а *Cicerbita uralensis* свойствен эндемичный заволжско-уральский ареал [13, 14].

Статья нацелена на характеристику ценобитических позиций представителей бетулярного высокоотравья и чернево-таежных видов в различных широтных и долготных выделах, выявление зависимостей этих позиций от современного климата и почвенных условий, а также исторических этапов и особенностей расселения видов.

Материалы и методика исследования

В качестве модельных выбраны 37 видов сосудистых растений, из них 18 бетулярных: *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Urtica son-*

denii, *Bistorta major*, *Paeonia anomala*, *Delphinium elatum* s.l. (incl. *D. alpinum*), *Thalictrum kemense*, *Cardamine macrophylla*, *Lathyrus gmelinii*, *Angelica decurrens*, *Pleurospermum uralense*, *Conioselinum tataricum* s.l. (incl. *C. boreale*), *Lamium album*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Lactuca sibirica*, *Crepis sibirica* (перечисление в порядке системы Энглера). Все виды, кроме *Cardamine macrophylla* и *Lamium album*, относятся к высокотравью, упомянутые два – к среднетравью.

Еще 12 видов – чернево-таежные: *Diplazium sibiricum*, *Rhizomatopteris sudetica*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Cerastium pauciflorum*, *Actaea erythrocarpa*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Ribes spicatum* s.l. (incl. *R. hispidulum*), *Viola mauritii*, *V. selkirkii*, *Cicerbita uralensis* [3, 5, 6, 12].

Два вида кустарников, *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l. (incl. *L. altaica*, *L. × subarctica*), а также *Aconitum septentrionale* и *Cortusa matthioli* s.l. (incl. *C. altaica*) можно отнести сразу к обоим свитам. Три лесообразующих вида хвойных деревьев входят не только в бетулярную (*Larix sibirica* s.l.) либо чернево-таежную (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*) [10] свиту, но и в темнохвойно-таежную [15] (вакциниетальную [5]).

В тексте обсуждаются и виды, менее обычные на изучаемой территории, например, бетулярные *Moehringia lateriflora* и *Ranunculus* agg. *monophyllus* (включая *R. ponojensis* и другие микровиды агрегата), чернево-таежный *Thalictrum macrophyllum* и др. [3, 13]. Таксономическая принадлежность видов, упоминаемых в статье, приводится в Приложении 1. Как и в предыдущих работах авторов [4, 16, 17], использована традиционная номенклатура сосудистых растений по С.К. Черепанову [18] и мхов по М.С. Игнатову с соавторами [19].

Анализ ценологических позиций видов основан на выборке из 6294 описаний растительности, выполненных при обследовании 22 эталонных («ключевых»), в основном охраняемых природных территорий Европейской России и Урала (рис. 1 в Приложении 2) от крайнесеверной тайги до зоны широколиственных лесов [20]. Из этих описаний 5033 сделаны первым из авторов лично либо вместе с товарищами по экспедициям 1996–2024 гг. во всех регионах, кроме Полярного Предуралья [21], Костромской области [22, 23] и Башкирии [24, 25]. Описания производились в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных, визуально малонарушенных участков растительности: на лугу – на площади не менее 100 м², в лесу – не менее 400 м² при древостое глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика детально описана ранее [26]. Еще 765 описаний предоставлены авторам их коллегами, из них 527 описаний из Пинежского заповедника и района Костромской таежной станции – С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова), 4 описания с островов Белого моря – Д.Е. Гимельбрантом (БИН РАН). Кроме того, 173 описания из заповедника «Кологривский лес» и района верховий р. Вохмы в Костромской области [22, 23] получено из базы данных ЦЭПЛ РАН [27], 61 описание Я.Л. Паала из заповедника «Кивач» [28] – из архива заповедника. Из литературы [21, 24, 25, 29–36] взято 496 описаний. Все описания хранятся

в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 [37]. Оценки обилия видов, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, трансформированы в проценты ПП [26]. При выборе модельных видов учитывалась их представленность в описаниях.

Как и в других публикациях (см. выше), при распределении описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация растительности в традициях школ В.Н. Сукачева [38] и А.П. Шенникова [39], с рядом уточнений [26]. Для рассмотрения ценоотических позиций видов выделены следующие укрупненные типы сообществ.

1 – ельники (из *Picea abies* s.l.): 1.1 – воронично-черничные (с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus*) и черничные зеленомошные (с *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*); 1.2 – кисличные (с *Oxalis acetosella*) в южной и (экстразональные) в средней тайге, зеленчуково-кисличные (с *Galeobdolon luteum*) в подтайге, волосистоосоковые (с *Carex pilosa*) в зоне широколиственных лесов, травяно-зеленомошные во всех зональных выделах; 1.3 – высокотравные (с *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum* s.l., *Filipendula ulmaria* s.l. или крупными папоротниками) в северной и средней тайге, ширококравные (с *Aegopodium podagraria* и др.) в южной тайге и подтайге. В Двино-Печорском регионе, Заволжье и на Урале также пихто-ельники и пихтарники (из *Abies sibirica*) упомянутых типов. 1.4 – ельники мезоэвтрофные сфагновые со *Sphagnum warnstorffii*; 1.5 – мезотрофные (со *S. girgensohnii*) и олиготрофные (со *S. angustifolium*) сфагновые. **2** – сосняки (из *Pinus sylvestris*): 2.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные (с согосподством кустистых *Cladonia* spp. и *Pleurozium schreberi*); 2.2 – кустарничковые (с *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*) зеленомошные; 2.3 – травяно-зеленомошные (лесноейниковые с *Calamagrostis arundinacea*, орляковые с *Pteridium aquilinum* s.l. и др.) и ширококравные; 2.4 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. **3** – лиственничники (из *Larix sibirica*) травяно-зеленомошные и высокотравные. **4** – незаболоченные березняки из *Betula pendula* и/или *B. pubescens* s.l. (incl. *B. subarctica*): 4.1 – кисличные и травяно-зеленомошные, 4.2 – высоко- и ширококравные. **5** – осинники (из *Populus tremula*) высоко- и ширококравные. **6** – сероольшаники (из *Alnus incana*) всех типов. **7** – липняки (из *Tilia cordata*): 7.1 – волосистоосоковые, лесноейниковые и коротконожковые (с *Brachypodium pinnatum*), 7.2 – ширококравные. **8** – дубравы (из *Quercus robur*): 8.1, 8.2 – аналогично липнякам. **9** – ильмовники (из *Ulmus glabra*) и пойменные вязовники (из *U. laevis*) ширококравные. **10** – черноольшаники и ивняки: 10.1 – пойменные ивняки из *Salix viminalis*, *S. dasyclados*, по берегу Финского залива – из *S. acutifolia*, 10.2 – черноольшаники (из *Alnus glutinosa*). **11** – влажные и сырые луга: 11.1 – влажноразнотравные с господством *Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*, в южной тайге – *G. palustre*, *Succisa pratensis*; 11.2 – урало-сибирские высокотравные с господством *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Crepis sibirica*, *Pleurospermum uralense*, в Сивой Маске – с согосподством *Carex cespitosa*; 11.3 – таволговые из

Filipendula ulmaria s.l.; 11.4 – высоковейниковые из *Calamagrostis purpurea* s.l. 12 – остепненные луга (всех типов).

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 1–3 в Приложении 3. Виды растений и типы сообществ, не вошедшие в таблицы, при необходимости обсуждаются в тексте.

Для оценки влияния зональности и континентальности на ценотические позиции видов сообщества сгруппированы в следующие широтные ряды: 1) плакорный ряд: ельники воронично-черничные в северной тайге – черничные в средней – кисличные в южной – лещиновые в подтайге – дубравы и липняки волосистоосоковые в широколиственно-лесной зоне; 2) ряд на обогащенных почвах подножий склонов: ельники гераниевые и аконитовые – аконитовые – аконитово-снытевые и снытевые – дубравы и липняки снытевые (аналогично); 3) боровой ряд в сосняках травяно-зеленомошных; 4) ряд в березняках кисличных и травяно-зеленомошных; 5) аналогично, в березняках аконитовых, снытевых и иных высоко- и ширококотравных; 6) аналогично, в осинниках высоко- и ширококотравных; 7) на влажно-разнотравных лугах; 8) на таволговых лугах. Ряды в сосняках лишайниково-зеленомошных, зеленомошных, в заболоченных сосняках и ельниках и на сфагновых болотах не рассматривались. В Европейской России роль континентальных видов в этих сообществах мала или вообще не выражена.

Чтобы выявить значимые изменения видовых ПП, для каждого из рядов, как и в предыдущих статьях [4, 16, 17], в программе Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) между ПП и характеристиками теплообеспеченности и континентальности климата (табл. 1–3 в Приложении 3). Теплообеспеченность оценена по среднегодовой сумме эффективных температур выше 10°C (GDD, $^\circ\text{C}$) по данным сети многолетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки [40]. В качестве меры континентальности на основе сведений из этой сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (**К**), учитывающий разность среднесезонных температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту [41]. Значения r_s приводятся в табл. 1 в Приложении 4.

При обзоре ценотических позиций континентальных видов и их неогенового и четвертичного расселения привлечены данные о растительности от Средней Сибири до Центральной и Атлантической Европы. Синхронная периодизация голоцена для всех регионов принята по Н.А. Хотинскому [42].

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценотические позиции бетулярных и чернево-таежных видов в разных регионах

Проследим изменения ценотических позиций континентальных видов в соответствии с вектором их расселения – с востока на запад, из Сибири через Урал в Восточную и далее Среднюю Европу.

1.1. Один из фитоценотических оптимумов бетулярных видов наблюдается на подгольцовых высокотравных лугах Алтая (от юго-западного до

северо-восточного макросклона), Кузнецкого Алатау и Западного Саяна, отчасти также Восточного Саяна и Хамар-Дабана [3, 8]. Здесь обычны и обильны *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum* s.l., сибирские *Saussurea latifolia* и *Heracleum dissectum*, на лугах Кузнецкого Алатау – также *Geranium krylovii*, *Stemmacantha carthamoides*, а при повышенном увлажнении – *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major*. На лугах привершинной части Салаирского кряжа преобладает *Cacalia hastata*, что обусловлено повышенным снегонакоплением [9]. Высокотравье достигает высоты 1–2 м при значительной сомкнутости. Под его пологом развивается ярус низких теневыносливых трав, где гипоарктическая *Viola biflora* сочетается с чернево-таежной *Stellaria bungeana* и подтаежной *Pulmonaria mollis*. На Алтае и Салаире весной хорошо развита и синюзия эфемероидов: *Erythronium sibiricum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis bracteata*. Вместе с тем отсутствуют дерновинные злаки [8, 9, 39]. Благодаря доминированию высокоотравных двудольных основная часть биомассы фитоценоза сосредоточена не под землей (как в степях и на злаковых лугах), а над ней. Это побудило Р.В. Камелина выделить подгольцовое высокоотравье в особый тип растительности [43], к которому можно отнести и таволговые луга из *Filipendula ulmaria* s.l. вдоль рек Восточной и Средней Европы. В горах севера континентальной Сибири высокоотравные луга не развиваются [8].

С подгольцовых лугов виды высоко- и среднетравья проникают в криволесья из *Betula tortuosa* (как *Bistorta major* на Кузнецком Алатау [9]) или редколесья из *Betula lanata*. На Баргузинском хребте в таких редколесьях обычны *Pleurospermum uralense*, *Angelica decurrens*, *Lamium album*, чернево-таежный *Calamagrostis obtusata*, а также *C. langsdorffii*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, *Geranium albiflorum* (здесь и далее перечисление по убыванию постоянства, затем по системе Энглера). Последние пять видов вместе с *Saussurea latifolia* отмечены и в мезохионных ивняках из *Salix krylovii* на выходах известняков вдоль рек [12, 44].

В нижней части подгольцового пояса гор Алтая, Западного Саяна, Баргузинского хребта и северного макросклона Хамар-Дабана бетулярные, а с ними отчасти и чернево-таежные виды формируют густой травяной покров «парковых» редколесий из *Abies sibirica* и/или *Pinus sibirica*. Даже среди подгольцовых зеленомошных пихтовых редиц с *Vaccinium myrtillus* и *Bergenia crassifolia* встречаются пятна *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Thalictrum minus* s.l. Еще более характерны бетулярные виды для пихтарников крупнотравных верхней части горно-лесного пояса. В них согосподствуют *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *C. obtusata*, *Cirsium heterophyllum* s.l., *Trollius asiaticus*. Спутниками этих видов выступают *Geranium albiflorum*, *Veratrum lobelianum*, *Pleurospermum uralense*, *Saussurea latifolia*, *Lilium martagon* s.l.; в подлеске обычны *Lonicera altaica* и *Ribes spicatum* s.l. У ручьев обилён *Cardamine macrophylla* [8, 44, 45].

Вдоль ручьев, берущих начало у верхней границы леса, бетулярные виды спускаются вглубь бореального подпояса горной зеленомошной пихтовой и кедровой тайги и далее в нижележащий субнеморальный подпояс черневой тайги. В приручейных лесах *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* часто

переходят на роль спутников локально доминирующей *Picea obovata*; в травяном ярусе преобладают *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula ulmaria*, *Delphinium elatum*, но встречаются и многие другие бетулярные виды [8]. Навстречу им вверх по склону по берегам ручьев распространяются немногие чернево-таежные травы, проникающие выше границы леса. Расселению видов обеих свит благоприятствуют и участки березняков и осинников в ходе пирогенных сукцессий, предворяющих соответственно кедровники и пихтарники [3, 44, 45]. На южных склонах также формируются разреженные нагорные пихтарники и кедровники с *Calamagrostis obtusata* и/или *Carex macroura* при участии *Poa sibirica*, развитые на маломощных, но богатых, глубоко протаивающих почвах на элювии коренных пород [8].

Массивы черневой тайги сохранились в низкогорьях Западного, Северного и Северо-Восточного Алтая, Салаирского кряжа, Кузнецкого Алатау, Горной Шории, Западного и Восточного Саяна, северного макросклона Хамар-Дабана, фрагментарно также на Томском кряже [8–10, 45]. В них наблюдается второй фитоценотический оптимум высокотравья, сосуществующего с собственно чернево-таежными и реликтовыми неморальными видами [4, 8]. Тенистые участки с сомкнутым пологом или подростом *Abies sibirica*, с *Oxalis acetosella*, *Stellaria bungeana*, *Cerastium pauciflorum*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Viola selkirkii*, крупными папоротниками, включая *Diplazium sibiricum*, благодаря «оконной» динамике древостоя чередуются с полянами, сходными по набору видов с подгольцовыми лугами. На них обычны *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus* s.l. (incl. *T. macrophyllum*, *T. minus* s.str.), *Pleurospermum uralense*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, *Senecio nemorensis*, *Saussurea latifolia*, *Bupleurum aureum*, *Heracleum dissectum*, *Cirsium heterophyllum* s.l., а вместе с ними и нетипичные для подгольцового пояса *Calamagrostis obtusata* и *Pteridium aquilinum* s.l. Под пологом высокотравья *Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*, *Myosotis krylovii*, *Cruciata krylovii*, *Adoxa moschatellina* сочетаются с неморальными *Asarum europaeum* и *Galium odoratum*. Весной здесь зацветают эфемероиды [3, 8, 9, 46].

Бетулярное высокотравье (*Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Cirsium heterophyllum* s.l., *Lathyrus gmelinii*, *Milium effusum*, *Cacalia hastata*) формирует верхний горизонт травяного яруса и в реликтовых липняках Горной Шории и Салаира. Под ним обильна *Aegopodium podagraria*, а в приземном подъярусе представлены те же теневые виды, что и в черневой тайге. В древостое к *Tilia cordata* s.l. единично примешиваются *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *Populus tremula*. В подлеске в числе прочих видов обычна *Ribes spicatum* s.l. [4, 8, 9].

И на Западном, и на Восточном Саяне известны реликтовые чернево-таежные популяции *Pinus sibirica*, морфологически отличные от темнохвойно-таежных. Однако выявленный уровень молекулярно-генетических различий недостаточен для описания соответствующих растений в качестве особого таксона [10, 47]. На Алтае *P. sibirica* тоже присутствует в черневой тайге [8, 9], но его популяции не относятся к реликтовому типу [10].

В Саянах и особенно на Хамар-Дабане чернево-таежная свита обогащается восточносибирскими (*Arsenjevia baicalensis*, *Cortusa sibirica*, *Aegopodium latifolium*, *Shibateranthis sibirica*) и восточносибирско-восточноазиатскими (*Waldsteinia ternata*) видами [13]. Первые два из них, а также *Milium effusum*, *Ribes spicatum*, *Actaea erythrocarpa* и бетикулярные *Geranium albiflorum*, *Cacalia hastata*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Thalictrum minus* s.l., *Anthriscus sylvestris* s.l. из пихтарников проникают и в пойменные тополевики из *Populus suaveolens* и ивняки из *Salix schwerinii*, причем в тополевиках *Arsenjevia baicalensis* доминирует. В пихтарниках могут господствовать также *Diplazium sibiricum* или *Aconitum septentrionale*, а в кедровниках – *Calamagrostis obtusata*. Одновременно изменяется и существенно обедняется набор неморальных реликтов [3, 4, 8, 45].

Для сосновых, березовых (из *Betula pendula*) и смешанных лесов ниже (подтаежного) высотного пояса гор Южной Сибири характерна примесь *Larix sibirica*. В предгорьях Салаира и Кузнецкого Алатау отмечены и чистые лиственничники. В их травяном ярусе согосподствуют *Calamagrostis obtusata*, *Brachypodium pinnatum* и *Carex macroura*. Бетикулярные *Pleurospermum uralense*, *Thalictrum minus* s.l., *Trollius asiaticus*, *Cimicifuga foetida* входят в число сопутствующих констант. В березняках и лиственничниках обычен *Rosa acicularis*, только в березняках – *Paeonia anomala* [8, 9]. Примесь *Larix sibirica* сохраняется и в сухих среднегорных кедровниках [44].

В сосняках и березняках равнинной подтайги Западно-Сибирской равнины в числе согосподствующих видов травяного яруса *Calamagrostis obtusata* замещается подтаежным *C. arundinacea* при сохранении аналогичной роли *Carex macroura* и *Brachypodium pinnatum*; к ним добавляется также *Pteridium aquilinum* s.l. Доминанты 2-го порядка – бетикулярные *Crepis sibirica* и *Lathyrus gmelinii*. Постоянны *Bupleurum aureum*, *Pleurospermum uralense*, *Heracleum dissectum*, *Trollius asiaticus*, *Lilium pilosiusculum*, *Moehringia lateriflora*, подтаежно-лесостепной *Thalictrum minus* s.str. В подлеске *Caragana arborescens* сочетается с *Rosa acicularis*, отмеченным и в березовых колках лесостепи. На пойменных лугах и в ивняках обычны *Crepis sibirica* и *Thalictrum minus* [3, 9].

В подтайге и лесостепи Зауралья лишь *Ribes spicatum* s.l., *Rosa acicularis*, *Thalictrum minus*, *Lactuca sibirica* и (по долинам рек) *Pleurospermum uralense* обычны вплоть до южной границы березовых колков. Остальные виды не заходят столь далеко на юг. *Abies sibirica*, *Diplazium sibiricum*, *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica* и *Lonicera pallasii* s.l. встречаются только в таежных сосняках и ельниках зеленомошных, а *Actaea erythrocarpa* – в долинных ельниках к северу от 57° с. ш. Южнее известны лишь отдельные находки аконита в березняках. Уже в историческое время из-за рубок и пожаров из сосняков исчезла *Larix sibirica* [14]. *Calamagrostis obtusata*, *Lilium pilosiusculum*, *Moehringia lateriflora*, *Crepis sibirica* приурочены к соснякам и березнякам с сосной, *Calamagrostis langsdorffii* – к сырым ивнякам, *Cacalia hastata* – к берегам ручьев до 56° с. ш. *Viola selkirkii* отмечена в ельниках с осиной и черноольшаниках до широты г. Кургана

(55° 26' с. ш.). *Veratrum lobelianum*, *Urtica sondenii*, *Stellaria bungeana*, *Delphinium elatum* тяготеют к долинным сырým березнякам, *Bistorta major* и *Conioselinum tataricum* – также к пойменным лугам. Южнее эти виды изреживаются и затем исчезают. *Pinus sibirica* и *Angelica decurrens* не найдены южнее Тюменской области, а *Lamium album* становится антропофитом [14].

1.2. В средней и северной тайге равнинной Западной Сибири бетулярные и чернево-таежные виды сосредоточены в долинах рек и ручьев. В приручьевых ельниках и кедровниках таволговых в число доминантов травяного яруса наряду с *Filipendula ulmaria* входят *Veratrum lobelianum* и *Calamagrostis langsdorffii*; последний доминирует также в заболоченных ельниках вейниково-сфагновых. В малом обилии в лесах приручьевого типа присутствуют *Cacalia hastata*, *Stellaria bungeana*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis*, *Aconitum volubile*.

В пихтарниках высокотравных и травяно-кисличных и производных березняках вейниковых согосподствуют *Calamagrostis langsdorffii* и *Aconitum septentrionale*; обилён *Rosa acicularis*. Постоянны *Atragene sibirica*, *Geranium krylovii*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis*, *Stellaria bungeana*, местами *Aconitum volubile*. Реже встречаются *Moehringia lateriflora*, *Actaea erythrocarpa*, *Pleurospermum uralense*.

В кедровниках травяно-кисличных и кустарничково-травяных *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis langsdorffii* присутствуют лишь в умеренном обилии, как и *Atragene sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*. Обычны, но не обильны *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Delphinium elatum*, *Heracleum dissectum*. Редки *Diplazium sibiricum*, *Lilium martagon* s.l., *Geranium krylovii*, *Senecio nemorensis*. И в пихтарниках, и в кедровниках отмечены *Calamagrostis obtusata*, *Cardamine macrophylla*, *Crepis sibirica*, подтаежный *Aconitum baicalense*, а в подлеске – *Lonicera pallasii* s.l., *Ribes spicatum* s.l., *Rosa acicularis*, *Swida alba*. В кедровниках брусничных и линнеевых (с *Linnaea borealis*) почти всегда наблюдается примесь *Larix sibirica*. В сосняках грушанковых зеленомошных с согосподством *Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola rotundifolia* встречаются те же сопутствующие виды трав, что и в кедровниках, но реже и в меньшем обилии [8, 48].

В зеленомошных пихтово-кедровых и елово-пихтово-кедровых лесах таежных водоразделов из высокотравья, как правило, присутствуют лишь малообильные *Aconitum septentrionale* и *Milium effusum*, но в подлеске сравнительно обычны *Ribes spicatum* s.l., *Rosa acicularis* и *Lonicera altaica* [8].

В лесотундре юга п-ова Ямал *Larix sibirica*, *Rosa acicularis* и *Lonicera altaica* из зональных таежных ельников переходят в березовые и лиственничные редины речных террас. Бетулярные *Calamagrostis langsdorffii*, *Conioselinum tataricum*, *Moehringia lateriflora*, *Senecio nemorensis*, *Lactuca sibirica*, в тайге обычные в березняках и лиственничниках высокотравных, произрастают в ивняках из *Salix lanata* и *S. glauca* и на разнотравных лугах у подножия склонов коренных берегов Оби. В сообществах обоих типов встречается *Lamium album*, лишь на лугах – *Angelica decurrens*, только в ивняках – *Veratrum lobelianum* и *Ranunculus ponojensis*. Последние два ви-

да – индикаторы повышенного снегонакопления, при котором развиваются ивняки. По ним и по нивальным луговинам эти виды, как и *Calamagrostis langsdorffii*, достигают северной границы типичных тундр. В то же время *Cardamine macrophylla*, *Geranium krylovii* и *Angelica decurrens* отмечены в долинных моховых ивняках подзоны южных тундр, но не проникают севернее. К прогреваемым разнотравно-кустарничковым тундрам южных склонов тяготеет *Rosa acicularis*. Чернево-таежных видов, в отличие от бетулярных, нет даже в лесотундре [49].

В редкостойных лиственничниках из *Larix gmelinii* и на приречных сырых лугах гор северной части таежной Сибири обычен бетулярный *Hedysarum alpinum*. На Дальнем Востоке он встречается также в долинных ельниках из *Picea obovata* и достигает севера Китая и Кореи [50]. В Западной Сибири по заболоченным лесам и берегам ручьев вид проникает до южной границы подтайги Зауралья, но в этом регионе он редок [14].

1.3. Высотное распределение бетулярных видов на Среднем и в южной части Северного Урала напоминает таковое в горах Южной Сибири. Представители высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Pleurospermum uralense*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum* s.l.) согосподствуют на подгольцовых злаково-разнотравных лугах, сочетаясь также с *Aconogonon alpinum*, *Phalaroides arundinacea* и *Calamagrostis langsdorffii*. Обилен бывает и *C. obtusata*. Реже наблюдаются монодоминантные аконитовые, высоковейниковые, горцовые и т.д. луга, отчасти различные по экологическим условиям. В числе видов-спутников – *Paeonia anomala*, *Delphinium elatum* s.l., *Thalictrum kemense*, *Lathyrus gmelinii*, *Angelica decurrens*, *Conioselinum tataricum*, *Valeriana wolgensis*, *Senecio nemorensis*, *Poa sibirica* и *P. insignis*, близ верхней границы пояса – *Elymus mutabilis*, под пологом высокотравья – *Stellaria bungeana* и *Lamium album* вместе с *Asarum europaeum*, *Pulmonaria mollis* и *Ajuga reptans*. Большая часть видов обычна и в березняках из *Betula pubescens* аконитовых и таволговых вдоль ручьев среди луга. Здесь к ним добавляются *Rosa acicularis*, *Cicerbita uralensis* (нередко обильная), *Hieracium* agg. *preanthoides* (*H. pseudirectum*) и agg. *aestivum* (*H. krylovii*, *H. vischerae*). Однако в крупнопапоротниковых березняках с *Dryopteris expansa* постоянны лишь *Bistorta major* и *Stellaria bungeana*; прочие виды редки или отсутствуют (табл. 1, Приложение 3) [51, 52]. В нижней части пояса в ивняках из *Salix myrsinifolia* встречаются *Urtica sondenii* и *Cerastium davuricum*, а на таволговых лугах – *Cardamine macrophylla*.

На подгольцовых и послелесных лугах Южного Урала список бетулярных видов пополняют *Calamagrostis arundinacea*, *Vupleurum aureum*, *Adephora liliifolia*. В сообществах почти всех типов обилен *Bistorta major*, находящийся здесь близ своего экологического оптимума [16]. От Северного до Южного Урала он проникает и в тундры гольцового пояса, на Южном вместе с *Aconogonon alpinum*, *Veratrum lobelianum*, *Ranunculus subborealis*, стлаником *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* [12, 52, 53].

Подгольцовые луга могут смыкаться с горно-лесными или (как в верховьях р. Вишеры на Северном Урале) пойменными [51, 53], что способству-

ет расселению видов высокотравья. Одновременно эти виды проникают под полог пихто-ельников книзу от границы леса, а оттуда вдоль водотоков – вглубь горно-лесного пояса. Вдоль лесных ручьев на Среднем Урале развиты пихто-ельники аконитово-вейниковые с согосподством *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis obtusata* и постоянством *C. langsdorffii*, *Diplazium sibiricum*, *Stellaria bungeana*, *Ribes spicatum* s.l., *Valeriana wolgensis*, *Crepis sibirica*. Реже встречаются *Bistorta major*, *Ranunculus subborealis*, *Cacalia hastata*. Отступая от ручьев преобладают пихто-ельники папоротниковые с господством *Dryopteris expansa* при участии *D. filix-mas*, *Athyrium filix-femina* и *Diplazium sibiricum*, где постоянны оба вида *Calamagrostis*, *Aconitum septentrionale* и *Ribes spicatum* s.l. В их приземном подъярусе среди *Oxalis acetosella* обычны *Stellaria bungeana*, *Ajuga reptans*, реже *Asarum europaeum*. На полянах обильны *Aconitum septentrionale* и *Cacalia hastata*; встречается *Aegopodium podagraria*. По своему видовому составу пихто-ельники сходны с обедненными вариантами черневой тайги, что подтверждает гипотезу чернево-таежного рефугиума в плейстоцене Среднего Урала [12, 51]. В пихто-ельниках травяно-сфагновых у подножия склонов обычны *Calamagrostis obtusata* и *Veratrum lobelianum*, а по краю болот – примесь *Pinus sibirica* в древостое (табл. 1, Приложение 3).

В среднегорьях Южного Урала в пихто-ельниках высокотравно-зеленомошных *Dryopteris expansa* и другие папоротники разделяют господство с *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Bistorta major*, *Aconogonon alpinum*. В числе констант – *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Cacalia hastata*, *Valeriana wolgensis*, *Senecio nemorensis*, *Veratrum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum*, *Milium effusum*. Ниже по склону, на богатых почвах сохранились чернево-таежные пихто-ельники с *Tilia cordata* и многовидовым травяным ярусом с сочетанием *Crepis sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Dryopteris expansa* и неморальных *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*. Постоянны *Cerastium pauciflorum*, *Cicerbita uralensis*, *Vupleurum aureum* и другие чернево-таежные и бетулярные виды. *Pleurospermum uralense* и *Lilium martagon* s.l. характерны и для остепненных дубрав южных склонов, а *Carex macroura*, *Hieracium albocostatum* и подрост *Abies sibirica* – для сосняков с *Aegopodium podagraria* при их основании. В сосняках вейниковых (с *Calamagrostis arundinacea*) и вейниково-снытевых по склонам и дну межгорных котловин кроме подроста пихты отмечены *Vupleurum aureum*, *Lathyrus gmelinii*, *Crepis sibirica*, реже *Cerastium pauciflorum* и *Ranunculus subborealis* [11].

В западных низкогорьях Южного Урала в пихто-ельниках широколиственных постоянны, но не обильны *Carex macroura*, *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum minus*, *Pleurospermum uralense*, *Valeriana wolgensis*, *Adenophora liliifolia*, *Cacalia hastata* и другие бетулярные виды, а из чернево-таежных – *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria bungeana*, *Atragene sibirica*, *Viola selkirkii*. В дубравах, липняках и ильмовниках наибольшим постоянством среди видов обеих свит отличаются *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Lamium album*, в ряде типов леса также *Stellaria bungeana* и (на тяжелых почвах) *Cacalia hastata* и *Cicerbita uralensis*. В березняках широколиственных аконит

становится одним из доминантов. Бетулярные виды разнообразны и в сосняках вейниковых и снытевых, но здесь постоянны лишь *Aconitum septentrionale* и *Crepis sibirica*. Вместе с тем для пойменных сосняков снытевых характерен урало-сибирский неморальный вид *Carex arnellii* [24], тяготеющий к чернево-таежной свите. На высокоотравных лугах доминирует *Crepis sibirica*, а *Bistorta major* обычен на таволговых и одновременно входит в число доминантов остепненных лугов [25].

Виды обеих свит характерны и для пойменных и логовых сероольшаников. Из чернево-таежных видов обычны *Stellaria bungeana* и *Cicerbita uralensis*, из бетулярных – *Aconitum septentrionale*, *Conioselinum tataricum*, *Lamium album*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, в среднегорьях также *Delphinium elatum* и *Lathyrus gmelinii*. Реже встречаются *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Cerastium davuricum* [11, 24] (табл. 3, Приложение 3). По набору видов южноуральские ольшаники близки к черемушникам (из *Padus avium*) Южной Сибири [45].

В нижней части и при основании восточного макросклона Южного Урала светлые сосняки и березняки (из *Betula pendula*) южносибирского типа сочетаются с подтаежными и остепненными лиственничниками из *Larix sibirica* [20]. В числе бетулярных и чернево-таежных реликтов азиатского происхождения в этих лесах отмечены *Cerastium pauciflorum*, *Lathyrus gmelinii*, *Primula cortusoides*, *Saussurea parviflora* [54].

Водоразделы западных предгорий Северного Урала покрыты полидоминантной темнохвойной тайгой западносибирского типа из *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Наиболее обычны кислично-крупнопоротниковые пихто-ельники с *Dryopteris expansa*. Но основная часть бетулярных и чернево-таежных видов сосредоточена в пихто-ельниках аконитовых в пойме и на известняках по склонам долины Верхней Печоры. В них согосподствуют *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis langsdorffii*. Постоянны *C. obtusata*, *Veratrum lobelianum*, *Stellaria bungeana*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Thalictrum kemense*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, в подлеске – *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l. В древостое единично присутствует *Pinus sibirica*. В производных березняках и осинниках снижены ПП *Calamagrostis langsdorffii*, постоянство *Veratrum lobelianum* и *Valeriana wolgensis*, но возрастает ПП *Crepis sibirica*. В склоновых пихтарниках и березняках кисличных отмечена *Viola mauritii*, в пихтарниках аконитовых – *V. selkirkii*, а в зеленомошных – *Cypripedium guttatum* и *Saussurea* cf. *parviflora*, особенно при залеживании снега на северных склонах. Все эти виды тяготеют к свите *Abies sibirica*. *Larix sibirica* встречается реже, лишь при основании макросклона.

На каменистых шлейфах под известняковыми скалами обильны *Diplazium sibiricum* и *Cortusa altaica*, особенно характерная для входов в гроты. Петрофильная ниша *C. altaica* сходна с таковой в горах Южной Сибири [9, 46], но на Урале вид нередок и в пихто-ельниках аконитовых, замещая отсутствующую здесь *C. sibirica*.

На пойменных лугах согосподствуют *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Calamagrostis langsdorffii* и *Crepis sibirica*; постоянны *Veratrum*

lobelianum, *Stellaria bungeana*, *Conioselinum tataricum*, *Valeriana wolgensis* и проникшая из подгольцового пояса *Alchemilla crassicaulis*. Здесь встречается и *Paeonia anomala*, а на таволговых лугах – *Lamium album* и *Cerastium davuricum*. В ивняках из *Salix dasyclados* и *S. viminalis* доминирует *Calamagrostis langsдорффи*, нередко *Senecio nemorensis*, *Cardamine macrophylla* и *Thalictrum macrophyllum*. На песчаных береговых откосах часто разрастается *Hedysarum alpinum*.

В целом набор бетулярных и чернево-таежных видов на Верхней Печоре достаточно богат, но многие виды, характерные для Среднего и тем более Южного Урала, сюда не доходят. Другие же замещаются близкими видами, например, *Angelica decurrens* – амфиатлантическим *A. archangelica* [13].

В Печорском Предуралье *Larix sibirica* и *Pinus sibirica* постоянны в примеси к *P. sylvestris* в сосняках боровых террас. *Abies sibirica* сопутствует *Picea obovata* в ельниках кисличных в нижней части склонов и высокотравных вдоль ручьев. В них постоянны *Rosa acicularis*, *Atragene sibirica*, в лесах второго типа также *Lonicera pallasii* s.l., *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Cacalia hastata*, *Valeriana wolgensis*, *Stellaria bungeana*, *Pleurospermum uralense* и обильный *Diplazium sibiricum*. Реже встречаются *Ribes spicatum* s.l., *Actaea erythrocarpa*, *Delphinium elatum*, *Cortusa matthioli* s.l. *Veratrum lobelianum* и *Ranunculus subborealis* константны и в заболоченных высокотравно-сфагновых ельниках. Второй по значимости тип сообществ с высоким разнообразием бетулярных и чернево-таежных видов – высокотравные березняки из *Betula pubescens*, где обильны *Calamagrostis langsдорффи* и *Rosa acicularis* и возрастает встречаемость *Conioselinum tataricum* и *Senecio nemorensis*. В аналогичных осинниках господство переходит к *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum* и *Stellaria bungeana*, а в лиственничниках травяно-зеленомошных по кромке береговых обрывов – к *Calamagrostis obtusata*. В приречных сероольшаниках обычен *Lactuca sibirica*. Многие бетулярные виды заходят и в пойменные ивняки, но более типичны для лугов. На них, кроме *Calamagrostis langsдорффи*, обилён *Thalictrum kemense*, но редка *Crepis sibirica*. В целом по сравнению с предгорьями набор видов обеднен: нет *Paeonia anomala*, *Cardamine macrophylla*, *Cerastium davuricum*. Однако именно здесь в надпойменном пихтарнике сохранился реликтовый сибирско-восточноазиатский вид *Schizachne callosa* (табл. 1, Приложение 3).

Севернее, в Полярном Предуралье, *Abies sibirica* отсутствует, как и большинство чернево-таежных видов. Не развиваются и сами ельники высокотравные. Рефугиумами бетулярных видов здесь служат высокотравные березняки и пойменные высокотравно-осоковые луга. В сообществах обоих типов обилён *Calamagrostis langsдорффи*, константны *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Aconitum septentrionale*, *Ranunculus subborealis*. Только в березняках обычны *Rosa acicularis*, *Trisetum sibiricum*, встречаются *Delphinium elatum*, *Angelica decurrens*. Только на лугах отмечены *Thalictrum kemense*, *Valeriana wolgensis* и *Senecio nemorensis*. В ельниках зеленомошных постоянен лишь *Rosa acicularis*, а в сфагновых – *Bistorta major* (табл. 1, Приложение 3). В лесотундре *B. major* характерен для условий по-

вышенной нивальности – еловых сфагновых реди, ивняков из *Salix lanata* или (реже) *S. glauca*, травяных ерников (из *Betula nana*), зеленомошных, мелкотравно- и высокотравно-сфагновых ерниковых тундр. В сообществах последнего типа встречается и *Veratrum lobelianum*, тогда как *Calamagrostis langsdorffii* нередок в ивняках и ерниках, но не проникает в тундры [21].

В Большеземельской тундре [55] многие урало-сибирские виды продвигаются далее на запад, чем в более южных регионах Предуралья, но не заходят далеко на север. Виды, отмеченные только в разнотравных ивняках из *Salix phylicifolia* и *S. lanata* в поймах крупных рек, не выходят за пределы лесотундры. Это *Cardamine macrophylla*, *Angelica decurrens*, *Lonicera altaica*, *Atragene sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Lamium album*, *Senecio nemorensis*. Другие бетулярные виды распространены и в подзоне южных тундр. Здесь они встречаются или на лугах южных склонов и в ивняках (*Veratrum lobelianum*, *Thalictrum kemense*, *Conioselinum tataricum*, *Angelica archangelica*, *Geranium krylovii*), или в ивняковых и ерниковых моховых тундрах (*Calamagrostis langsdorffii*, *Rosa acicularis*). Лишь *Bistorta major*, *Delphinium elatum* и *Ranunculus cf. subborealis* произрастают в сообществах всех упомянутых типов. Они проникают и в подзону типичных тундр, но в ней первый приурочен лишь к пойменным лугам, второй – к южным скальным склонам, а *Ranunculus cf. subborealis* вместе с *Veratrum lobelianum* – к нивальным луговинам.

1.4. При переходе с Урала на Русскую равнину наблюдается не столько обеднение видового состава рассматриваемых свит, сколько уменьшение разнообразия сообществ, которые эти виды населяют [3]. В незаболоченных сосняках отмечена лишь примесь *Larix sibirica* (в Предуралье также *Pinus sibirica*) в древостое и *Rosa acicularis* в подлеске, иногда также *Carex macroura* или *Poa sibirica* в травяном ярусе [51, 56, 57]. Лишь в специфичных типах сосняков травяно-зеленомошных на известняках и гипсах появляются *Atragene sibirica* и *Thalictrum kemense* [26]. Для «горных» боров и обнажений по берегам Камы, Чусовой, Косьвы и Вишеры характерны *Conioselinum tataricum*, *Vupleurum aureum*, *Cortusa matthioli* s.l., *Saussurea controversa*, *Viola mauritii*, обильная *Rosa acicularis* [51]. Одновременно с сосняками уменьшается число видов обеих свит в пойменных ивняках из *Salix viminalis* и *S. dasyclados* (табл. 1 и 2, Приложение 3), а в ивняках широколиственно-лесной зоны из *Salix alba* и *S. fragilis* подобные виды отсутствуют вовсе. Нехарактерны они и для мезотрофных и олиготрофных сосняков, ельников и березняков сфагновых, слабо представлены в ельниках зеленомошных и черноольшаниках. Основное число видов сосредоточено в ельниках или пихто-ельниках высоко- и широколиственных, в производных от них березняках и осинниках, в широколиственных лесах, приречных сероольшаниках, на пойменных и суходольных лугах.

На севере и юге лесистой части равнины ценоотические позиции многих видов, прежде всего *Abies sibirica*, различны.

В южно- и подтаежных районах Прикамья и Заволжья, избежавших плейстоценовых оледенений, сохранились бидоминантные пихтово-еловые леса, протянувшиеся узкой полосой от Среднего Урала через Пермский

край, Удмуртию, север Татарстана, Марий Эл и юг Кировской области на запад до Нижегородской области. При районировании европейской части бывшего СССР область развития таких лесов, включая также бассейн Верхней и правобережной Средней Печоры и западный макросклон Северного Урала, была отнесена к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Западносибирской таежной провинции в противовес лежащим западнее и северо-западнее выделам Североευропейской провинции [20]. К сожалению, впоследствии от данной схемы районирования отказались [58], что представляется ошибочным.

Для древостоя подтаежных пихто-ельников характерна примесь *Tilia cordata*, в подлеске – участие *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* s.l., *Lonicera pallasii* s.l. В составе чернево-таежной свиты широко распространенные виды (*Diplazium sibiricum*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Actaea erythrocarpa*, *Viola selkirkii*) сочетаются с региональными индикаторами подтайги (*Schizachne callosa*, *Bupleurum aureum*) и интеграторами чернево-таежной и широколиственно-лесной ценофлор. *Cicerbita uralensis* и *Knautia tatarica* можно в равной мере отнести к чернево-таежным и к неморальным видам [12, 54]. Видимо, то же справедливо и для *Carex arnellii* и *Lilium martagon* s.l. Реже встречаются *Rhizomatopteris sudetica*, *Anemonoides altaica*, *Atragene sibirica*, *Myosotis sylvatica*. Из видов высокотравья обычны *Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*; присутствуют и неморальные *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Galium odoratum* [51, 56, 57]. Подтаежные пихто-ельники высокотравные обычны по склонам увалов, но встречаются и на водоразделах. Видовой состав и экологическое сходство с черневой тайгой Южного Урала побуждают считать их дериватами последней [12, 51]. Это сходство выражено и у южнотаежных пихто-ельников на водоразделах и пологих склонах. В них неморальные виды разделяют господство с *Aconitum septentrionale*, *Diplazium sibiricum* и *Veratrum lobelianum*. Постоянны *Stellaria bungeana*, *Viola selkirkii* [51].

В березняках и осинниках высокотравных обычных *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Valeriana wolgensis*, *Stellaria bungeana*, в подлеске – *Ribes spicatum* s.l. и в поймах – *Swida alba*. Реже встречаются *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l., *Veratrum lobelianum*, *Urtica sondenii*, *Cerastium davuricum*, *Moehringia lateriflora*, *Actaea erythrocarpa*, *Cardamine macrophylla*, *Viola selkirkii*, *Conioselinum tataricum*, *Lamium album*, *Adenophora liliifolia*, *Cacalia hastata*, *Lactuca sibirica*, очень редко – *Calamagrostis langsdorffii*. В остепненных березняках Кунгурской лесостепи нередки *Bupleurum aureum*, *Adenophora liliifolia*, *Lilium pilosiusculum* вместе с *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis obtusata* [51, 56, 57].

В южнотаежных сероольшаниках по Каме и ее притокам часто согосподствуют *Veratrum lobelianum* и *Aconitum septentrionale*. Постоянны *Lonicera pallasii* s.l., *Atragene sibirica*, *Crepis sibirica*, редки *Paeonia anomala* и *Actaea erythrocarpa*. В аналогичных сообществах подтайги обычны *Cerastium davuricum* (также в крупнозлаковых пойменных ивняках) и *Lamium album*, в обеих подзонах – *Ribes spicatum* s.l., *Cacalia hastata*, *Delphinium*

elatum [51, 56]. О значимой роли высокотравья в «мезофильных сероольшаниках богатых почв» на востоке Европейской России, особенно в Башкирии [24] и Пермском крае [51], писал еще А.А. Ниценко [59]. Однако уже в Удмуртии [56] позиции ряда видов меняются. *Lamium album* произрастает не только в поймах, но и на нарушенных экотопах. Западнее вид известен лишь как антропофит, вновь появляясь в поймах только на Кавказе. Отчасти переходит на сорные места и *Lactuca sibirica*. В сероольшаниках Марий Эл [57] обычны *Aconitum septentrionale*, *Cicerbita uralensis*, *Valeriana wolgensis* (также в ивняках), *Cacalia hastata*, в подлеске – *Ribes spicatum* s.l. и *Swida alba*, как в березняках. Редки *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Stellaria bungeana* (в ивняках – аналогично).

На влажноразнотравных лугах с господством *Trollius europaeus* при освоении склонов увалов в равнинной части Пермского края обычны *Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*, *Thalictrum minus* и виды рода *Alchemilla*, в том числе уральская *A. leiophylla*, а на пойменных лугах в северной (среднетаежной) части края – *Conioselinum tataricum* и *Valeriana wolgensis*. Южнее после строительства Камского и Воткинского водохранилищ пойменные луга затоплены, и последние два вида, а также *Delphinium elatum* встречаются по опушкам пойменных лесов [51]. Такая же приуроченность этих видов наблюдается и в Удмуртии, но здесь их постоянство ниже, чем в Пермском крае. Собственно на пойменных лугах Удмуртии сравнительно постоянны лишь *Veratrum lobelianum*, на Средней Каме – *Adenophora liliifolia*, а в северной части республики – *Bistorta major*. *Stellaria bungeana* и *Cerastium davuricum* заходят на луга скорее случайно, а *Ranunculus ponojensis* и *R. monophyllum* s.str. представлены лишь единичными местонахождениями [56]. В южной части Удмуртии *Bistorta major* произрастает лишь в мезотрофных сфагновых сосняках. К таким сообществам здесь приурочены и *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Cirsium heterophyllum*. На болоте, облесенном елью, в нетипичном для этого вида местообитании найдена *Saussurea parviflora*, а в заболоченном березняке – *Hedysarum alpinum*. На суходольных лугах иногда встречается *Alchemilla lindbergiana*, по сухим опушкам – *Hieracium krylovii*, а на лесных полянах – *Vupleurum aureum*, *Crepis sibirica* и практически исчезнувший за последние 50 лет *Primula macrocalyx* [56]. На пойменных лугах Марий Эл вновь повсеместны *Bistorta major*, *Thalictrum minus* и *Valeriana wolgensis*. Реже встречаются *Delphinium elatum*, *Conioselinum tataricum*, *Adenophora liliifolia* и особенно *Veratrum lobelianum*, у которой вдобавок полностью утрачивается лесная ниша. На суходольных лугах к *Alchemilla lindbergiana* вновь, как и в Пермском крае, добавляется *A. leiophylla*; отмечен *Poa sibirica*. На лесных полянах обычен *Cirsium heterophyllum*, встречается *Vupleurum aureum* [57].

Липнякам юга Пермского края с примесью *Picea obovata*, *Abies sibirica* и участием в древостое *Ulmus glabra*, *Acer platanoides* и *Quercus robur* свойственны *Aconitum septentrionale* и *Pleurospermum uralense* вместе с *Knautia tatarica*, *Vupleurum aureum*, *Paeonia anomala*. Последние два вида характерны и для дубрав на вершинах и южных склонах увалов. В клено-

вых лесах из *Acer platanoides* с примесью *Abies sibirica* отмечено сочетание *Knautia tatarica* и *Bupleurum aureum* с *Delphinium elatum* [51]. В липняках Марий Эл [57] обычны *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum aureum*, *Cacalia hastata*, *Moehringia lateriflora*, *Myosotis sylvatica*, в подлеске – *Ribes spicatum*. Редки *Carex arnellii*, *Lilium martagon* s.l., *Conioselinum tataricum*, *Adenophora liliifolia*.

Южнее, в подзоне луговых степей Заволжья, ни один из видов обеих свит не доминирует и не верен какому-либо из типов сообществ. Однако видовое богатство свит все еще велико, особенно в дубравах и липняках. В лесах обеих формаций отмечены *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum aureum*, *Lilium martagon* s.l., только в дубравах – *Delphinium* cf *elatum*, *Pleurospermum uralense*, *Adenophora liliifolia*, только в липняках – *Diplazium sibiricum*, *Anemonoides altaica*, а также *Carex arnellii* и *Knautia tatarica*, найденные и в кленовых лесах. Только в последних отмечена *Ribes spicatum*. В лесах всех трех формаций встречаются *Aconitum septentrionale*, *Moehringia lateriflora* и *Milium effusum*. Большинство видов, нередких в дубравах и липняках, произрастает и в травяных березняках из *Betula pendula* (где добавляются *Cacalia hastata*, в пределах ареала ели – *Rosa acicularis*, а в коротконожковых березняках – *Carex macroura*) и на суходольных лугах. На последних вдобавок отмечены *Thalictrum minus*, *T.* cf *kemense* и *Bistorta major*. Здесь больше бетулярных видов, чем на пойменных лугах, где, кроме обоих видов *Thalictrum*, найдены лишь *Calamagrostis langsdorffii*, *Conioselinum tataricum* и *Adenophora liliifolia*. По берегам водоемов к последним добавляются *Valeriana wolgensis*, *Lactuca sibirica* и *Veratrum lobelianum*, отмеченная также в сероольшаниках (вместе с *Cacalia hastata*) и черноольшаниках снытево-крапивных с *Urtica dioica* s.str. [60]. Здесь наблюдается первый этап расхождения видов бетулярной свиты близ южных пределов их ареалов, когда *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum* и *Conioselinum tataricum* оказываются приурочены к сообществам иных типов, чем остальные виды высокотравья.

В луговых степях Пензенской области [61] и широколиственных лесах Мордовии (табл. 3, Приложение 3) [62] свиты обедняются, но оставшиеся виды могут быть постоянны и даже доминировать. Так, в травянистых понижениях среди степи обильны *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major*; последний вид встречается и под пологом осиновых «кустов» [16, 63]. В Мордовском заповеднике *Veratrum lobelianum* отмечена на остепненных лугах высокой поймы. *Aconitum septentrionale* и *Crepis sibirica* в Мордовии обычны в дубравах и липняках снытевых (в заповеднике первый вид изредка, второй редко) и в сырых ельниках. В числе спутников в дубравах отмечены *Carex arnellii*, *Lilium martagon* s.l., *Bupleurum aureum*, в ельниках – *Diplazium sibiricum*, *Cypripedium guttatum*, *Ribes spicatum*, *Viola selkirkii*. В Пензенской области в дубравах добавляется *Anemonoides altaica*, а *Ribes spicatum* и *Viola selkirkii* переходят в сырые березняки, где встречаются также *Veratrum lobelianum*, *Trisetum sibiricum*, *Conioselinum tataricum*. В березняках среднего увлажнения представлены *Pleurospermum uralense*, *Bupleurum aureum*, *Cypripedium guttatum*, *Lilium pilosiusculum*, *Moehringia*

lateriflora, *Aconitum septentrionale*, *Rosa acicularis*, *Primula macrocalyx*. Последние пять видов найдены и на суходольных лугах, где к ним добавляются *Crepis sibirica*, *Thalictrum minus*, *Bistorta major*, *Alchemilla hians*, *A. leiophylla*, *A. lindbergiana*, *Valeriana wolgensis*, *Adenophora liliifolia*. В Мордовии суходольные луга беднее бетулярными видами. Зато в черноольшаниках нередок *Aconitum septentrionale*; ему иногда сопутствует *Viola selkirkii*, а в пойменные ивняки заходит *Conioselinum tataricum*.

Севернее и западнее обеднение обеих свит продолжается. Так, в Керженском заповеднике представлены только *Aconitum septentrionale* и *Viola selkirkii* в липняках и ельниках с липой на выходах карбонатных пород по долине р. Керженец и *Conioselinum tataricum* в ивняках. Для окружающего флювиогляциального ландшафта типичны сосновые боры, где этих видов нет совсем [64]. Почти все бетулярные виды флоры заповедника «Калужские засеки» (*Thalictrum minus*, *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*) найдены на лугах, и лишь *Conioselinum tataricum* – в липняках (табл. 3, Приложение 3). Чернево-таежные виды представлены изолятами *Diplazium sibiricum* и *Cortusa matthioli* на выходах известняков в средней полосе Европейской России [13]. *Aconitum septentrionale* замещается восточноевропейским неморальным *A. lasiostomum*. Однако в луговых степях Курской области вновь появляется *Bistorta major*, приуроченный уже не к низинам, а к северным степным склонам [16].

1.6. К северу от Заволжья, в ельниках средней тайги бассейна Северной Двины и левобережья Средней Печоры (табл. 1, Приложение 3), *Abies sibirica* растет в примеси к *Picea obovata* или *P. × fennica*. Лишь на юге и юго-востоке Архангельской области вдоль рек и ручьев встречаются массивы пихто-ельников кисличных или аконитовых. В северной тайге пихта малообильна или отсутствует. *Pinus sibirica* еще в конце XVIII в. был распространен на запад до верховьев Мезени и нижнего течения Вычегды, сопровождая ель в лесах зеленомошных и сфагновых типов. К началу XX в. в результате выборочных рубок сохранились лишь островные местонахождения кедра, разделенные сотнями километров [65]. Ареал *Larix sibirica* в регионе дизъюнктивен и считается реликтовым. Лиственничники развиты по высоким берегам рек и на обнажениях известняков и гипсов. Кроме того, лиственница сопутствует сосне или ели в лесах зеленомошной и травяно-зеленомошной групп типов, чаще в северной тайге [26]. Бетулярные и особенно чернево-таежные виды травяного яруса не так разнообразны, как в пихто-ельниках подтайги, но многие из них постоянны и обильны. В ельниках приручейных могут доминировать *Aconitum septentrionale* и/или *Diplazium sibiricum*, в мезоэвтрофных травяно-сфагновых – *Calamagrostis langsdorffii*. В числе доминантов 2-го порядка – *Atragene sibirica*, *Geranium sylvaticum* и *G. krylovii*, реже *Calamagrostis obtusata* или (в бассейне Печоры) *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major*. Постоянны *Thalictrum kemense*, *Stellaria bungeana*, *Ranunculus subborealis*, *Valeriana wolgensis*, в подлеске – *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l., *Ribes spicatum* s.l. В пойменных лесах обычны также *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, в средней тайге северо-запада Пермского края – *Urtica sondenii*

[51]. Реже встречаются *Actaea erythrocarpa*, *Delphinium elatum*, *Cortusa matthioli* s.l., *Conioselinum tataricum*, *Rhizomatopteris sudetica*; на известняках и гипсах появляются *Crepis sibirica* и *Pleurospermum uralense*. В аконитовых пихто-ельниках по р. Лупье (юго-восток Архангельской области) дважды найдена обильная *Schizachne callosa*, которой сопутствовал *Elymus mutabilis*.

Во вторичных березняках из *Betula pubescens* с пихтой высокотравных могут господствовать *Calamagrostis langsdorffii* или *Aconitum septentrionale*, иногда в сочетании со *Stellaria bungeana* или *S. nemorum*. Ближе к Печоре в число доминантов входит *Bistorta major*. Постоянны *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l., *Atragene sibirica*, *Thalictrum kemense*, *Veratrum lobelianum*, в отдельных регионах – *Calamagrostis obtusata* или *Ranunculus subborealis*. По сравнению с ельниками, повышается постоянство *Delphinium elatum* и *Crepis sibirica*, но исчезает *Diplazium sibiricum*. В березняках аконитовых в пойме р. Кулой отмечена *Moehringia lateriflora*.

Atragene sibirica, *Thalictrum kemense* и *Crepis sibirica* постоянны в листовенничниках с согосподством *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus saxatilis* на склонах пинежских карстовых логов. Нередок и *Paeonia anomala*, найдены *Viola mauritii* и *Hedysarum alpinum* (последний вид также на щербнистых осыпях). В листовенничниках у подножия склонов доминирует *Aconitum septentrionale* [26].

Лишь изредка и в малом обилии, много реже, чем в Предуралье и Заволжье, бетулярные и чернево-таежные виды встречаются в пойменных ивняках (*Valeriana wolgensis*, *Conioselinum tataricum*, *Thalictrum macrophyllum*) и сероольшаниках (*Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* s.l., *Cacalia hastata*, *Pleurospermum uralense*, *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Veratrum lobelianum*). При этом бетулярные виды по-прежнему доминируют на пойменных лугах. Помимо последних трех видов это *Calamagrostis langsdorffii*, на Средней Печоре также *Pleurospermum uralense*. Нередко на лугах обилеи и *Rosa acicularis*. Постоянны *Bistorta major* и *Crepis sibirica*.

В южной тайге Кировской области [66] в высокотравных ельниках по-прежнему согосподствуют *Aconitum septentrionale* и *Diplazium sibiricum*, обычны *Cacalia hastata* и *Atragene sibirica*. Однако многие сопутствующие виды изреживаются и снижают обилие (*Calamagrostis langsdorffii*, *Thalictrum kemense*, *Ranunculus subborealis*, *Crepis sibirica*) либо полностью исчезают. Сходная картина наблюдается и во всех типах сообществ Костромской области. Здесь в числе постоянных спутников *Abies sibirica* и *Aconitum septentrionale* в ельниках остается лишь *Ribes spicatum*, в березняках также *Atragene sibirica* (табл. 2, Приложение 3). При этом здесь еще не появляются заволжско-уральские чернево-таежные виды, и южная тайга Заволжья для рассматриваемых свит оказывается своеобразным «поясом флористической бедности» между средней тайгой и подтайгой.

На севере Двино-Печорского региона, в Малоземельской и Тиманской тундрах [67] *Ranunculus subborealis* замещается гипоарктическим *R. glabriusculus*, а *Bistorta major* – *B. elliptica*, проникающим в различные типы южных тундр. Как и в иных долготных секторах тундровой зоны, бетулярные виды сосредоточены в травяных ивняках (из *Salix phylicifolia* и

S. lanata), березовых (из *Betula czerepanovii*) криволесьях и еловых реди-
нах, на влажноразнотравных лугах. В ивняках и криволесьях доминируют
Calamagrostis langsdorffii и *Ranunculus glabriusculus*, на лугах – только вто-
рой вид. Всюду постоянны *Trisetum sibiricum* и *Thalictrum kemense*, захо-
дящие и на пойменные луга с *Bromopsis inermis*, второй вид также на пу-
стоши с *Festuca ovina* s.l. Реже встречаются *Delphinium elatum* и *Veratrum*
lobelianum. Только на лугах обычен *Conioselinum tataricum* s.l., только в
еловых редианах – *Atragene sibirica*, *Ribes hispidulum* и *Rosa acicularis*, так-
же в криволесьях – *Lonicera pallasii* s.l., *Aconitum septentrionale*, *Stellaria*
bungeana. В ивняках найдены редкие в регионе *Cortusa matthioli* и *Lactuca*
sibirica. В лиственничных редколесьях нет ни одного бетулярного вида,
кроме самой *Larix sibirica*. В ерниковых зеленомошных тундрах постоянна
Veratrum lobelianum. В устье Печоры на береговых обрывах обилен *Hedy-*
sarum alpinum.

В типичных тундрах Ненецкого заповедника в приречьях моховых
ивняках из *Salix glauca* и *S. lanata* отмечена *Veratrum lobelianum*, а в пой-
менных травяных – *Calamagrostis langsdorffii*, *Delphinium elatum*, *Lamium*
album, *Thalictrum kemense*, *Valeriana wolgensis* [68]. Но на п-ове Канин
лишь *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Ranunculus subborealis* и *Coni-*
oselinum tataricum встречаются в кустарниковых и луговинных южных
тундрах, а *Thalictrum kemense* – в тундровых ивняках. Прочие виды при-
урочены к еловым и лиственничным редианам (*Atragene sibirica*), ивнякам и
высокотравным лугам (*Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense*,
Lonicera pallasii s.l., *Valeriana wolgensis*, *Senecio nemorensis*, *Crepis sibirica*)
в пределах лесотундры [69].

1.7. На западе Архангельской и Вологодской областей (здесь и до конца
раздела 1 табл. 1, 2, Приложение 3) в ельниках и производных от них осин-
никах аконитовых из рассматриваемых видов, кроме доминирующего *Aco-*
nitum septentrionale, постоянны лишь *Atragene sibirica*, *Rosa acicularis* и
Ribes spicatum. Изредка, в основном в осинниках и сероольшаниках, попа-
дается *Viola selkirkii*, очень редко, только в Архангельской области, – *Ac-*
taea erythrocarpa, *Calamagrostis langsdorffii*, *Diplazium sibiricum* и *Ranunculus*
subborealis. Виды агрегата *R. monophyllus* отмечены по опушкам березня-
ков. В целом, однако, березняки уступают роль рефугиумов бетулярных
видов осинникам. Это связано с прошлым вовлечением лесных массивов
в кругооборот подсечно-огневого, а затем и пахотного земледелия, что
привело к уплотнению, утяжелению и обогащению почв. *Crepis sibirica*
встречается на лугах вдоль рек и озер среди *Aconitum septentrionale* или
Brachypodium pinnatum. Северо-восточнее, близ г. Плесеца, она обычна и
в ельниках аконитово-коротконожковых на известняках, иногда вместе
с *Thalictrum kemense*. *Bistorta major* отмечен на лугах и в сфагновых ельни-
ках с ключевым подтоком, но чаще сопровождает *Menyanthes trifoliata*
в ключевых сосняках. По берегам рек и озер в Архангельской области ино-
гда встречаются лиственничники. Крайняя юго-западная точка ареала *Larix*
sibirica отмечена на северо-западе Вологодской области [26]. К приречным
сероольшаникам и ивнякам приурочено большинство находок *Lactuca*

sibirica. Прочие виды, включая и *Abies sibirica*, останавливаются восточнее, в бассейне Северной Двины.

В средней тайге Карелии тоже нередки аконитовые ельники и осинники, но в них *Aconitum septentrionale* разделяет господство с *Aegopodium podagraria* и *Convallaria majalis*. В числе немногих сопровождающих его чернево-таежных видов изредка встречаются *Actaea erythrocarpa*, *Viola selkirkii* и *Diplazium sibiricum*, как и на западе Архангельской области. *Ribes spicatum* наиболее характерна для осинников, *Lonicera pallasii* s.l. – также для мезозвтрофных сфагновых ельников. У *Rosa acicularis* более широкий ценоспектр, он встречается в лесах многих типов и формаций. *Lactuca sibirica* найден в приречных осинниках и на таволговых лугах, а *Conioselinum tataricum* – в сероольшаниках. *Bistorta major* редок на лугах, чаще встречаясь в заболоченных ельниках с ключевым подтоком. *Atragene sibirica* очень редок и расселяется вдоль рек независимо от других видов своей свиты. *Larix sibirica* и *Delphinium elatum* известны лишь к востоку от Онежского озера [70].

В Ленинградской области аконитовые ельники и осинники распространены лишь у ее восточных границ, но *Aconitum septentrionale* встречается и западнее, в том числе на северо-востоке Карельского перешейка [1]. *Lactuca sibirica* и *Ribes spicatum* отмечены вдоль северного берега Финского залива – первый вид в приморских черноольшаниках и куртинах *Salix acutifolia*, второй в сероольшаниках вдоль рек, впадающих в залив, и в приручейных крупнопоротниковых ельниках литориновой террасы.

На Валдае *Aconitum septentrionale*, *Ribes spicatum* и *Viola selkirkii* более характерны для осинников и особенно сероольшаников по залежи, чем для ельников. Вместе с тем на пойменных лугах вместе с *Bistorta major* вновь доминирует *Calamagrostis langsdorffii*, а в дубравах с елью найдена *Lilium martagon* s.l. В подтайге Центрально-Лесного заповедника опять появляются аконитовые ельники, но *Aconitum septentrionale* в них сопровождают не бегулярные, а неморальные виды, прежде всего *Mercurialis perennis*. В малом обилии *Aconitum septentrionale* и (редко) *Ribes spicatum* проникают и в ельники сложные (лещиновые и особенно ильмовые) – восточноевропейский аналог черневой тайги [8] с позиций типологии В.Н. Сукачева [38].

1.8. В Северной Карелии и Мурманской области континентальные бегулярные виды тяготеют к берегам морей, как *Aconitum septentrionale* в березняках по Терскому, а *Thalictrum kemense* – по Карельскому берегу Белого моря. *Veratrum lobelianum* встречается не только в приручейных березняках из *Betula pubescens* s.l. и на суходольных лугах Карельского берега, но и на влажноразнотравных лугах вдоль Мурманского побережья Баренцева моря [70] вплоть до Финнмарка. Лишь в последнем регионе на зарастающих песчаных дюнах отмечен и *Thalictrum kemense* [13, 71]. *Conioselinum tataricum* s.l. постоянен на супралиторальных луговинах из *Leymus arenarius* по берегам морей, изредка заходит также на тонкополевицевые (из *Agrostis tenuis*), красноовсяницевые (из *Festuca rubra* s.l.) и иные приморские луга. Вдали от моря в скальных приручейных ельниках Северной Карелии, Финляндии и Швеции [13] изредка встречается *Actaea erythrocarpa*. В ма-

териковых приручейных ельниках запада Мурманской области отмечен лишь *Ranunculus ponojensis*. Единичная находка *Larix sibirica* известна из тундровой восточной части Кольского п-ова [26].

После разрыва в ареале *Aconitum septentrionale* вновь появляется в горах Норвегии, входя в число доминантов в высокотравных и крупнопоропотноковых ельниках и березняках, сероольшаниках, подгольцовых еловых редилах, на высокотравных лугах и нивальных луговинах. В лесах его сопровождает *Viola selkirkii*, распространенная по всей Фенноскандии, кроме севера. В ельниках и березняках отмечены также *Ribes spicatum* и *Rosa acicularis* (юг Финляндии и Швеции), *Urtica sondenii* (вся Финляндия и Швеция, горы Норвегии), *Diplazium sibiricum* (Восточная Финляндия, Финнмарк, изолят в горной Норвегии). Только из норвежских изолятов здесь известен *Rhizomatopteris sudetica* [13, 71]. Считалось, что также распространен *Atragene sibirica* [1, 2], но он был найден и в Финляндии, в том числе вдоль Ботнического залива. *Lactuca sibirica* встречается на западе Финляндии, севере Швеции и в материковой Норвегии в сырых пойменных лесах и на высокотравных лугах [13, 71].

Conioselinum tataricum, *Crepis sibirica* и *Lactuca sibirica* отмечены вдоль берега моря в Эстонии и Латвии, *Calamagrostis langsdorffii* также на о-ве Готланд. Южнее первый вид, *Bistorta major*, *Delphinium elatum* и *Cortusa matthioli* встречаются в горах Средней Европы, *Crepis sibirica* и *Rhizomatopteris sudetica* также на Кавказе [1, 13]. В целом, однако, среди бетулярных видов Средней Европы преобладают широко распространенные, нейтральные в отношении континентальности (*Milium effusum*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria* s.l., *Angelica sylvestris*, *Cirsium heterophyllum*), а также европейские и европейско-кавказские (*Adenostyles alliariae*, *Prenanthes purpurea*). *Atragene sibirica* замещается на *A. alpina*, *Pleurospermum uralense* – на *P. austriacum*, *Vupleurum aureum* – на *B. longifolium*, *Cimicifuga foetida* – на *C. europaea*, *Senecio nemorensis* – на *S. jacquinianus* и *S. ovatus*, *Lonicera pallasii* – на *L. baltica*, *Larix sibirica* – на *L. decidua* и *L. × polonica*, *Pinus sibirica* – на *P. cembra* [5, 7, 13, 43, 72].

Таким образом, постоянство и ПП бетулярных и чернево-таежных видов в таежной зоне Европейской России наиболее высоки в высокотравных ельниках и пихто-ельниках и в производных от них березняках или осинниках, а также на пойменных лугах. Рефугиумами видов служат обнажения карбонатных пород. На южных пределах ареалов многие виды переходят под полог широколиственных лесов. В тундровой зоне бетулярные виды тяготеют к ивнякам, развитым в условиях повышенной нивальности, чернево-таежные – останавливаются на ее границе.

2. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценобитические позиции видов

2.1. Континентальность модельных видов подтверждена не только простираем их ареалов, но и статистически значимыми зависимостями ПП этих видов от К (здесь и до конца раздела табл. 1, Приложение 4).

Самые сильные связи ($r_s = 0,7-0,9$) отмечены для *Calamagrostis langsdorffii*, *Stellaria bungeana*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Crepis sibirica* в ряду ельников и широколиственных лесов на богатых почвах, *Pleurospermum uralense* в высокотравных осинниках и *Veratrum lobelianum* на таволговых лугах. Большинство оставшихся видов демонстрирует зависимости средней силы ($r_s = 0,5-0,6$). В лесах обогащенного ряда это *Diplazium sibiricum*, *Abies sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Bistorta major*, *Delphinium elatum*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Thalictrum kemense*, *Cardamine macrophylla*, *Lathyrus gmelinii*, *Lamium album*, *Lonicera pallasii* s.l., *Cicerbita uralensis*, в березняках высокотравных также *Conioselinum tataricum*, а на таволговых лугах – эндемик Урала *Poa insignis*. Лишь слабые связи ($r_s = 0,4$) подтверждаются у *Aconitum septentrionale* в березняках, хотя в другой выборке, включавшей тундровые, северо- и среднетаежные сообщества [17], этот же вид проявлял сильные зависимости ПП от **К** в лесах обогащенного ряда и связи умеренной силы – в ивняках из *Salix phylicifolia*. Видимо, это означает, что в южной части ареала имели место более древние волны расселения вида, чем на севере, в результате чего он и занял столь обширную территорию.

Только в качестве тенденции (уровень значимости $\alpha = 0,10$) подтверждена континентальность *Pinus sibirica*, что связано с антропогенной редукцией ареала (см. выше). То же справедливо для видов, в Европейской России повсеместно редких (*Rhizomatopteris sudetica*, *Lilium martagon* s.l., *Paeonia anomala*, *Cortusa matthioli* s.l.) или находящихся на краю ареала (*Cerastium pauciflorum*, *Angelica decurrens*, также *Carex arnellii*, *C. macroura*, *Saussurea parviflora*). Однако в эту же группу попадают и *Urtica sondenii*, *Lactuca sibirica*, *Actaea erythrocarpa*, *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* s.l. Последним трем видам, как и *Aconitum septentrionale*, свойственны ареалы бóльшей долготной протяженности, чем у видов, континентальность которых выражена сильнее. Это предполагает наличие у этих видов нескольких миграционных волн и/или бóльшую древность последних.

Не подтвердилась зависимость ПП от **К** у *Larix sibirica*, *Viola mauritii* и *V. selkirkii*. Современный ареал *Larix sibirica* в Европе обусловлен теплообеспеченностью, эдафическими факторами, но не континентальностью [26]. Находок второго вида слишком мало. Третий, видимо, подчиняется тем же закономерностям, что и *Aconitum septentrionale*, судя по их сопряженности на западных пределах распространения. Нейтральность в отношении **К** выявлена и у *Cinna latifolia*, в Центральном-Лесном заповеднике столь постоянной в ельниках аконитовых, что встает вопрос об ее вовлеченности в ту же свиту, что и *Aconitum septentrionale* [1, 2]. Как чернотаежный вид она охарактеризована и Р.В. Камелиным [12], однако по распространению и ценотической приуроченности в Сибири ближе к неморальным [46]. Возможно, *Cinna latifolia* с ее почти циркумполярным ареалом (как, впрочем, и у *Viola selkirkii*) относится к более древнему (тургайскому) элементу флоры, чем *Aconitum septentrionale*.

2.2. Многие евросибирские бетулярные виды обычны в средней тайге, но истреживаются в южной (см. выше), в результате чего наблюдаются не-

гативные связи их ПП с GDD как мерой теплообеспеченности вегетации. Сильные зависимости такого рода подтверждены для *Veratrum lobelianum* и *Rosa acicularis* в ряду на обогащенных почвах, *Lonicera pallasii* s.l. в борах, *Calamagrostis langsdorffii* в березняках и осинниках, *Aconitum septentrionale* и *Valeriana wolgensis* на влажноразнотравных лугах. Аналогичные связи средней силы значимы для *Larix sibirica*, *Bistorta major*, *Actaea erythrocarpa*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Thalictrum kemense*, *Conioselinum tataricum* и *Lactuca sibirica* в ряду на обогащенных почвах, *Pinus sibirica* в борах, *Paeonia anomala* и *Delphinium elatum* на таволговых лугах. У *Diplazium sibiricum* и *Senecio nemorensis* отмечены лишь слабые связи, у *Abies sibirica*, *Urtica sondenii*, *Ribes spicatum* s.l., *Cortusa matthioli* s.l., *Saussurea parviflora* – связи на уровне тенденций. С этим контрастируют позитивные связи ПП с GDD у *Ribes spicatum* s.l. и *Aconitum septentrionale* в плакорном ряду, что предполагает расселение последнего вида с юга на север на каком-то из исторических этапов. В случае *Ribes spicatum* s.l. картина сложнее из-за частичного взаимопоглощения родственных *R. spicatum* и *R. glabellum* в северной тайге с образованием гибридной *R. × scandicum*.

Двудольное высокотравье неустойчиво к заморозкам и прерывает вегетацию раньше злаков и даже неморальных двудольных типа *Aegopodium podagraria* [4, 52]. Но при низких положительных температурах бетулярные виды успешно вегетируют, притом выносят их резкие перепады – в достаточной мере, чтобы при повышенной влажности, свойственной подгольцовому поясу, успешно конкурировать с древесными видами [53]. Вдобавок высокотравье не страдает от снеголома, тормозящего развитие подроста хвойных деревьев в горах. В очерке ботанической географии Северной Европы как *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*, так и *Actaea erythrocarpa*, *Delphinium elatum* и *Lactuca sibirica* отнесены к сибирскому бореальному субэлементу, а *Diplazium sibiricum* и *Aconitum septentrionale* – к скандинавскому бореальному. Ареалы видов первого субэлемента ограничены изотермами средних температур воздуха самого холодного месяца от –6 до –12°C, второго – от –3 до –9°C [73]. Поэтому нельзя считать упомянутые выше корреляции ПП видов и GDD ложными, обусловленными лишь историей расселения видов. Отчасти они объясняются и их экологией.

На северных пределах ареалов некоторые бетулярные виды выступают как гипоаркто-бореальные, в равной мере обычные и обильные и в крайне-северной тайге, и в подзоне южных тундр. Таковы *Geranium sylvaticum* и *G. krylovii*, *Cardamine macrophylla*, *Angelica archangelica*, но не *Aconitum septentrionale* [17].

Южносибирским и уральским массивам черневой тайги свойственны значительные (сравнительно с зональной тайгой) суммы эффективных температур (GDD = (730) 1200–1800°C), более высокие среднегодовые температуры воздуха (от –0,2 до 2°C), непромерзающие почвы [4, 8, 10, 40]. Чернево-таежные виды ожидаемо теплолюбивее бетулярных, что подтверждается отсутствием большинства из них в тундрах и выше границы леса.

2.3. И подгольцовые луга, и черневая тайга развиваются в ультрагумидном климате наветренных склонов гор. Им свойственны большое (800–

1500 мм/год) количество осадков, высокая влажность воздуха и мощный снежный покров зимой [4, 8, 10, 52, 53]. Это объясняет тяготение видов обеих свит к местообитаниям с повышенным снегонакоплением, будь то долины рек и ручьев, основания склонов и карстовые лога в зоне тайги или (в случае бетулярного высокотравья) тундровые ивняки и нивальные луговины. Аккумуляция и последующее сезонное таяние снега усиливают отложение склонового делювия и ускоряют обогащение почвы элементами минерального питания. Вдоль водотоков этому способствуют и аллювиальные процессы.

Если океанические и субокеанические виды расселяются на восток, тяготея к кислым опесчаненным или торфянистым почвам [74], то континентальные бетулярные и чернево-таежные предпочитают богатые слабокислые или близкие к нейтральным почвы утяжеленного гранулометрического состава от бурых лесных [10] до горно-луговых [53]. Маломощные почвы на элювии коренных пород под нагорными пихтарниками и кедровниками южных склонов гор Сибири тоже отличаются богатством и глубоким протаиванием [8, 44]. Согласно фитоиндикационным шкалам Л.Г. Раменского [75] для средней полосы Европейской России и И.А. Цаценкина [76] для таежной зоны Сибири, рассматриваемые виды в основном относятся к мезоэвтрофным мезофитам или гигромезофитам. Многие из них являются факультативными нитрофилами [26], и тяготение *Aconitum septentrionale* к сероольшаникам во многом обусловлено азотфиксирующими симбионтами на корнях *Alnus incana*. Кальций-толерантные виды, подобные *Larix sibirica* и *Diplazium sibiricum*, закономерно сочетаются с кальцефитами типа *Delphinium elatum* и *Cortusa matthioli*. И те, и другие на западных границах ареалов удерживаются на обнажениях известняков. Интенсивность выщелачивания почвы пропорциональна количеству осадков, то есть зависит от близости к морю. Поэтому среди континентальных видов всегда преобладают факультативные кальцефиты, а среди океанических – ацидофиты [77].

3. Расселение бетулярных и чернево-таежных видов и формирование сообществ с их участием

3.1. Согласно Ю.Д. Клеопову [5], бетулярный флороэлемент сформировался либо севернее и северо-восточнее тургайского (прабореального), в более высоких широтах Сибири и тихоокеанской Северной Америки, либо в вышележащих горных поясах. В верхнем плиоцене бетулярные виды (вместе с березняками и лиственничниками, в состав которых они входили) проникли из Сибири через Урал в Европу. В дальнейшем вторичное расселение этих видов могло происходить также с Кавказа и из гор Средней Европы [4]. Под пологом поздне третичных широколиственных лесов бетулярные виды частично замещали неморальные, но в основном сосуществовали с ними. Расселение чернево-таежных видов Ю.Д. Клеопов [5] не обсуждает.

По мнению Р.В. Камелина [3, 12], предковые таксоны чернево-таежных видов входили в ценофлору прабореальных хвойно-широколиственных

лесов. Бетулярные и горно-луговые виды в основном произошли уже от чернево-таежных. И черневая тайга, и березняки и лиственничники стали формироваться в ходе (или после) распада прабореальных лесов при похолодании климата в позднем миоцене Сибири [8, 72]. Сообщества с бетулярными видами с самого начала развивались в тесном контакте с черневой тайгой, особенно на равнинах севернее Алтая и Кузнецкого Алатау и на Енисейском кряже. Активное расселение комплексов этих видов в Западной Сибири шло по долинам Оби и Иртыша. Проникать через Урал в Европу виды могли не только на исходе, но и в более ранние гигротические интервалы плиоцена. К тому времени в среднегорьях Урала и в бореальной полосе Западной Сибири уже была развита темнойвойная тайга с участием *Abies sibirica*. Ниже или южнее как минимум с позднего плиоцена существовала и черневая тайга с преобладанием *A. sibirica* над *Picea obovata*, присутствием *Tilia cordata* s.l. и неморальным травяным ярусом [12, 14, 51]. В периоды сухого климата чернь уступала место экспозиционной сосново-лиственнично-березовой лесостепи [3], сходной с реконструируемой И.М. Крашенинниковым [6] для плейстоцена. Возможно, однако, что лесостепные и черневые сообщества в горах формировали соседствующие высотные пояса, как это и сегодня наблюдается в Южной Сибири, а в ландшафтах увалистых равнин – экспозиционные мозаики [51]. Уральские горы в плиоцене были преодолимы для расселения растений не только на юге, но и по отрогам Косьвинского и Конжаковского камней на границе Северного и Среднего Урала, а также в низкогорьях Полярного Урала [3].

Следуя любой из двух гипотез, к началу плейстоцена в Восточной, Северной и (видимо) Средней Европе уже должны были присутствовать виды и ценоэлементы сибирского генезиса. Сказанное подтверждается наличием хорошо известных викарных пар центральноевропейских и восточноевропейско-сибирских бетулярных (*Larix decidua* – *L. sibirica*, *Lathyrus laevigatus* – *L. gmelinii*) и чернево-таежных (*Pinus cembra* – *P. sibirica*, *Atragene alpina* – *A. sibirica*) видов. Дизъюнкции в ареалах предковых таксонов сформировались в течение плиоцена (позже аналогичных миоценовых европейско-восточноазиатских дизъюнкций неморальных видов), а окончательное расхождение современных таксонов имело место уже в плейстоцене [3, 5, 7, 72].

Встает вопрос и о плиоценовых реликтах в составе бетулярной и чернево-таежной свит. Подобные виды, помимо Южного и Среднего Урала, георетически могли сохраниться и в долинных рефугиумах за пределами перигляциальной зоны максимального оледенения среднего плейстоцена. На роль таких рефугиумов могут претендовать Самарская Лука на Средней Волге [78] и долина Средней и Нижней Камы [79]. Для последней с опорой на палинологические данные и по аналогии с современным югом п-ова Ямал [49] и Западно- и Среднесибирской Гипоарктикой в целом реконструируется лиственнично-еловая пойменная лесотундра в окружении тундр на водоразделах [79]. В наиболее суровые криоксеротические интервалы среднего и позднего плейстоцена могли сохраняться лишь небольшие островки лесотундры. В основном же она замещалась ивняками, подобными

современным тундровым. Даже в таких сообществах способны выжить виды таежного мелкотравья типа *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis*, которые удерживаются в тундровых ивниках и в современную эпоху, но не *Maianthemum bifolium* или иные квазибореальные виды [17]. Из бетулярных видов пережить оледенение в подобных условиях могли лишь самые холодостойкие, далее других заходящие на север (типа *Delphinium elatum* s.l.), а из чернево-таежных – видимо, никто. Более вероятно, что плиоценовыми реликтами окажутся широко распространенные бетулярные виды, нейтральные в отношении континентальности, более экологически пластичные и в то же время холодостойкие, способные расти неподалеку от края ледника: *Geranium sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica archangelica*, *Cirsium heterophyllum* s.l., возможно, также *Trollius europaeus*.

3.2. В плейстоцене бетулярные и чернево-таежные виды расселялись в значительной мере независимо друг от друга, притом в разные климатические интервалы. Расселение *Larix sibirica* и многих видов бетулярного высокоотравья происходило в гляциальные периоды в составе сообществ холодной экспозиционной лесостепи [6] и даже перигляциальных группировок. На вхождение в состав последних указывают многообразие ценологических ниш и высокое обилие *Bistorta major* в высокогорной части Урала [51, 52, 54]. Современные находки этого вида, часто вместе с *Aconogonon alpinum*, в курских и орловских луговых степях объяснимы лишь расселением обоих видов в перигляциале максимума нижнеплейстоценового (донского) оледенения [2, 16]. Аналогично, в перигляциальной зоне максимума ранневалдайского (калининского) оледенения в Верхнем Поволжье сохранились участки остепненных лугов с *Bistorta major*, *Thalictrum minus* s.str. и *Amoria montana* [2]. Возможно, в это же время в ценофлору остепненных лугов современной широколиственно-лесной зоны Мордовии вошла *Veratrum lobelianum* (табл. 3, Приложение 3). *Larix sibirica* и ее спутники (*Spiraea media*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Vupleurum aureum*) во время валдайского оледенения достигали Карпат, где в результате гибридизации с *Larix decidua* возникла *L. × polonica*. Валдаем датируется и возникновение таких викарных видовых пар, как *Cimicifuga europaea* – *C. foetida*, *Pleurospermum austriacum* – *P. uralense*, *Vupleurum longifolium* – *V. aureum*. В межледниковья плейстоцена, а затем и в теплые периоды голоцена ареалы листовенников сокращались, они уступали место широколиственным лесам [7, 72] или черновой тайге [51].

В какие-то из периодов похолодания, когда редколесья существовали значительно ниже современных высотных отметок, сформировались и высокоотравные луга как типы сообществ [53]. Учитывая влаголюбие высокоотравья, вряд ли это происходило во время криоксеротических максимумов, скорее в гигротические интервалы в начале и на исходе гляциалов. Устойчивое сочетание лугов с криволесьями и редколесьями подгольцового пояса на Урале сложилось значительно позже, уже в голоцене [11, 51].

Чернево-таежные виды, включая и *Abies sibirica*, пережили наиболее холодные стадии плейстоцена в Среднеуральском и Южноуральском лесных рефугиумах, где сообщества пихтовой тайги сочетались с лесостеп-

ными и (на Южном Урале) неморально-лесными [12, 43, 54]. В периоды с влажным и сравнительно холодным климатом, на начальных и завершающих этапах гляциалов чернево-таежные сообщества расширяли свой ареал, вытесняя как лиственничную или сосново-лиственничную лесостепь, так и широколиственные леса, но в термические оптимумы интергляциалов сами уступали место последним [51]. Распространение видов и сообществ черневой тайги (либо широколиственных лесов с пихтой) подтверждено находками *Rhizomatopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum* и *Atragene sibirica* параллельно фронтальной границе московского оледенения на севере средней полосы Европейской России. Эти виды произрастали здесь в одинцовское межледниковье [1, 2].

В начале микулинского межледниковья («нижний максимум ели») *Abies sibirica* и *Pinus cf sibirica* сопутствовали *Picea obovata* в темнохвойных лесах по всему северу Русской равнины. Вместе с этими лесами распространились и травянистые чернево-таежные виды. Многим из них в современную эпоху свойственны фронтальные рубежи реликтовых микулинских ареалов в 200–300 км от края ледника максимальной стадии ранневалдайского (калининского) оледенения в Приднепровье и Верхнем Поволжье. Таковы *Rhizomatopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum*, *Actaea erythrocarpa*, *Lonicera pallasii*, из бетулярных видов – *Veratrum lobelianum*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus* s.l., *Crepis sibirica*. Видимо, все эти виды произрастали под пологом лесных «островов» в ландшафтах лесотундрового или холодно-лесостепного типа [1, 2].

В пыльцевых спектрах соминского интерстадиала (40–32 тыс. л. н.) Валдайской возвышенности и Валдайско-Онежской гряды выражены три максимума пыльцы *Picea cf obovata*, которым соответствуют предельные линии ареалов *Atragene sibirica*, *Actaea erythrocarpa*, *Rhizomatopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum* и *Delphinium elatum* параллельно краю ледникового щита в поздневалдайское (осташковское) оледенение [1, 2]. Чуть позднее, в молодого-шекснинский интерстадиал (29–25 тыс. л. н.) в широколиственно-сосновых лесах Уфимского плато обилен *Pinus cf sibirica*. В это же время на местных лугах больше всего разнотравья [11, 51].

В Западной Сибири в оптимум казанцевского (синхронного микулинскому) межледниковья *Pinus sibirica* в составе редкостойных хвойных лесов достигал широты современной подзоны типичных тундр Ямала. Проследить виды, сопровождавшие его в ту эпоху, затруднительно. В каргинское (синхронное соминскому) межледниковье на север полуострова до 71°–72° с. ш. проникают бореальные виды болотной свиты, но не бетулярные и тем более не чернево-таежные [17, 49].

Следует учесть, что на юге, в горах Средней Азии, чернево-таежные виды и сообщества распространялись в пльовиальные периоды, соответствовавшие не межледниковьям, а напротив – максимумам оледенений [80].

3.3. Первые леса в позднем плейстоцене Русской равнины были с покровом из бетулярных видов [5]. Континентальные флористические комплексы преобладают и в позднеледниковье Северо-Западного региона бывшего СССР. Большинство бетулярных и чернево-таежных видов, достиг-

ших этой территории, отнесены к сибирскому таежному миграционно-генетическому элементу флоры, но *Veratrum lobelianum*, *Lilium martagon*, *Bistorta major*, *Thalictrum minus* s.str., *Conioselinum tataricum*, *Adenophora liliifolia*, *Crepis sibirica* – к евросибирскому подтаежному, а *Valeriana wolgensis* – к субконтинентальному сарматскому подтаежному [2]. Основная часть евросибирских подтаежных видов достигает гор Центральной Европы, но это свойственно и для ряда представителей сибирского таежного элемента, например, *Rhizomatopteris sudetica* [13].

В середине плюсокского интерстадиала происходит расселение *Bistorta major* с востока в бассейнах р. Волхов и оз. Ильмень, а также с востока современной Ленинградской области [2]. Возможно, именно в это время происходит и внедрение *Bistorta major* в гигромезофильные сообщества понижений в пензенских луговых степях [16].

В позднеледниковье бассейна Печоры начинает формироваться современная ценофлора приручейных высокотравных ельников. В бёллинге ее «ядро» формируют светолюбивые бетулярные виды, произрастающие в северотаежных сосняках и березняках [81]. Сходные леса, вдобавок с участием *Larix sibirica*, были развиты и на севере Удмуртии [79]. Одновременно происходила волна миграции континентальных бетулярных видов, в том числе *Aconitum septentrionale*, *Bistorta major*, *Crepis sibirica*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l. Первые три вида шире других распространились в Северо-Западном регионе; два из них достигли Центральной Европы [1, 2]. Похолодание в среднем дриасе 12 000–11 800 л. н. вызывает регрессию ареалов части видов. Однако именно из среднего дриаса Северной Карелии известны бетулярные *Bistorta major* и *Geranium sylvaticum* [17, 49]. В аллерёде все упомянутые бетулярные виды расселялись повторно; к ним добавились темнохвойно-таежные и чернево-таежные [81]. В их числе *Diplazium sibiricum*, *Viola selkirkii*, *Rhizomatopteris sudetica* (достигший северо-востока Эстонии к концу интерстадиала), *Actaea erythrocarpa* и *Conioselinum tataricum*. Последние два вида вместе с *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l. по мере обсыхания приледниковых озер мигрировали на север Карелии и Кольский п-ов [1, 2]. С аллерёда в гольцовом поясе Сальных тундр в виде стланика сохранилась *Picea obovata*; при этом ельники горно-лесного пояса сложены *P. × fennica*, гибридом атлантического возраста [26].

3.4. В пыльцевых спектрах пребореального периода Среднего Урала выражено преобладает *Larix sibirica*. Данный регион считается одним из основных центров расселения вида в древнем голоцене [82]. Со второй половины пребореала спектры отражают сочетание лиственничников с пихто-ельниками [42, 51]. *Larix sibirica* появляется и на Тиманском кряже, откуда не исчезает вплоть до наших дней [83]. На Верхней Печоре в пребореальном периоде уже развиты еловые леса [82]. В половецкое потепление первой половины пребореала быстрый переход от лесотундровой растительности к лесной происходит и в бассейнах Вычегды и Северной Двины, где формируются сосняки с примесью ели и березы. В переяславское похолодание второй половины периода облесенность территории уменьшается, но леса не исчезают полностью [81].

В Северо-Западном регионе России в это время сохраняют господство континентальные флористические комплексы сибирских таежных и евро-сибирских подтаежных видов, сохранившихся с аллерёда [1, 2]. В Восточной Фенноскандии волна расселения бетулярных видов на север приходится на «березовое время» половецкого потепления с преобладанием сообществ, аналогичных современным лапландским. Прежде всего, это были березовые криволесья из *Betula pubescens* s.ampl. – не только кустарничковые, но и приручейные и субнивальные травяные с *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*. Южнее криволесья сменялись редколесьями и далее высокоствольными березняками. Начиная с 10200 л. н. в криволесьях и редколесьях на территории современных заповедника «Пасвик» (запад Мурманской области), национального парка «Паанаярви» (северо-запад Карелии) и п-ова Заонежье (юг Карелии) встречаются *Bistorta major*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica* spp. в сочетании с вакциниетальными и гипоарктическими видами. В дальнейшем эти бетулярные виды уже не исчезают из состава флор [17, 84]. Флористическая свита таежных березняков формировалась из более мезофильных видов, чем континентальные виды экспозиционной лесостепи [85], что в дальнейшем способствовало формированию сукцессионной преемственности березняков и темнохвойных лесов и обеспечило сходство их ценофлор (см. выше). Континентально-лесостепные виды по-прежнему произрастали в березовых колках западносибирского типа из *Betula pendula*, в том числе в Кунгурской лесостепи [51].

В Предуралье и на Среднем Урале «березовое время» приурочено к рубежу пребореального и бореального периодов, предворяя и отчасти перекрывая начальный этап раннебореального климатического оптимума. На фоне преобладания пыльцы *Betula* cf *pendula* резко идет вниз кривая пыльцы *Larix sibirica* [42, 51, 82]. На севере Удмуртии в это время преобладают еловые леса с березой, лиственницей и незначительной примесью широколиственных видов деревьев, на юге – сосняки и березняки. Возрастают встречаемость и обилие видов бетулярного высокоотравья – *Delphinium elatum*, *Pleurospermum uralense*, *Conioselinum tataricum*, *Cacalia hastata*. В наши дни находки этих видов на севере Вятско-Камского междуречья приурочены к долинам малых рек [59].

В бореальном периоде Урал и Предуралье затронуты влиянием термического оптимума голоцена в Западной Сибири [42, 74]. В это время редколесья вытесняются в подгольцовый пояс; лиственничники Среднего и Южного Урала замещаются черневой тайгой [11, 51]. Темнохвойные леса через Урал смыкаются с аналогичными лесами Сибири. На Верхней и Средней Печоре преобладают среднетаежные пихто-ельники с *Pinus sibirica*. В бореале завершается формирование их современной ценофлоры, видимо, уже тогда включавшей и *Schizachne callosa*. На Вычегде развиты ельники и березняки без *Abies sibirica*. Их максимальный расцвет отмечен 8700 л. н. У ельников с березой севернее 64° с. ш. осветленный северотаежный облик. Березняки занимают полосу современной лесотундры и частично тундры [81]. Бореальные виды из Предуралья через Полярный Урал проникают на Ямал, поднимаясь с березняками до 70° с. ш. В число боре-

альных реликтов флоры Ямала вместе с *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis* входят *Bistorta major* s.l. и *Calamagrostis langsdorffii* [49].

В бореале Северо-Западного региона березовые леса замещаются сосновыми, а в центральной и северо-восточной его частях – еловыми из *Picea obovata* с континентальными бетулярными видами, в том числе *Aconitum septentrionale*, *Lonicera pallasii*, *Lactuca sibirica*. Первые два вида из Северной Карелии проникают и на освободившийся от материкового льда север Финляндии и Скандинавии. Характерные предельные линии их ареалов огибают территорию Центральной Финляндии, где дольше всего сохранялся ледовый покров [1, 2]. Именно в бореале по Норвегии расселяется *Aconitum septentrionale*. Видимо, в это же время сюда проникают *Atragene sibirica*, *Diplazium sibiricum* и другие чернево-таежные виды, сохранившиеся в норвежских горных изолятах. Их ареал мог сократиться в атлантическом периоде из-за вытеснения неморальными видами. Вряд ли обоснована гипотеза появления чернево-таежных видов в норвежском аллереде с последующим выживанием в верхнем дриасе [1, 2], тем более что некоторые из них найдены и в других регионах Фенноскандии (см. выше).

С потеплением климата в начале атлантического периода начинается расселение *Abies sibirica* со Среднего Урала в Прикамье и Заволжье, а из бассейна Верхней Печоры – в бассейн Вычегды и далее Северной Двины, вплоть до формирования западной границы ареала, в целом совпадающей с современной [81, 82]. За *A. sibirica* следуют и травянистые виды чернево-таежной свиты – *Schizachne callosa*, *Anemonoides altaica*, в Заволжье также *Cicerbita uralensis*, *Knautia tatarica*, *Vupleurum aureum*, *Primula macrocalyx* (см. выше). В атлантический оптимум эти виды проникают под полог заволжских широколиственных, а по его завершении – и елово-широколиственных лесов. Атлантическим временем датируются и находки *Anemonoides altaica*, *Knautia tatarica* и других чернево-таежных видов в широколиственных лесах Самарской Луки [78]. Здесь эти виды выступают уже спутниками *Tilia cordata*, как и неморальная *Carex arnellii*, тоже расселившаяся с востока.

В целом, однако, в атлантический период континентальные ценоэлементы в Европейской России в значительной мере замещаются субокеаническими, особенно на западе и юго-западе Русской равнины. В Карелии ельники сибирского типа из *Picea obovata* начинают сменяться лесами европейского типа из *P. abies* и *P. × fennica*, что продолжается и в суббореальном периоде [2, 70].

На севере в атлантический оптимум высокотравные ельники с березой и вместе с ними бетулярные виды достигают юга п-ова Канин [69], становятся обычными в Большеземельской тундре, Полярном Предуралье и низовьях Оби [55]. В атлантическом периоде Западной Сибири сравнительно с бореальным происходит континентализация климата [42]. Судя по макроостаткам, это привело к распространению лиственнично-березовых лесов почти до северной оконечности п-ова Ямал [49]. Таким образом, бетулярные виды в современных тундрах и ивниках тундровой зоны тоже являются преимущественно атлантическими реликтами.

На фоне суббореального похолодания и сопровождавшей его экспансии темнохвойной тайги *Pinus sibirica* расселяется из бассейна Печоры на запад до 50° в. д. Его миграция завершилась уже в начале нашей эры [82]; позднейшая редукция ареала была сугубо антропогенной. На Урале широколиственные виды деревьев вытесняются *Picea obovata* и *Abies sibirica* [51, 54]. В Большеземельской тундре появляются сибирские бетулярные *Angelica decurrens* и *Cirsium helenioides* [55], а на Мурманском побережье Баренцева моря – *Bistorta major* [84]. Однако *Cardamine macrophylla* и *Geranium krylovii* достигают Ямала лишь в субатлантическом периоде, судя по резкой северной границе их ареалов [49]. Вдоль берегов Белого моря в суббореале распространяются *Veratrum lobelianum* и *Conioselinum tataricum*, достигший Кольского Заполярья еще в аллереде. Понижение базиса эрозии рек после регрессии Литоринового моря способствовало миграции *Bistorta major* и *Delphinium elatum* по долинам Западной Двины, Великой, Ловати, Волхова и Мсты. Одновременно бетулярные виды, в том числе *Lactuca sibirica*, вместе с ельниками из *Picea × fennica* проникают на литориновую террасу Финского залива и синхронные ей террасы Ладожского озера и озер севера Карельского перешейка. Вторая волна расселения *Aconitum septentrionale*, *Diplazium sibiricum*, *Lactuca sibirica* и *Viola selkirkii* по этим террасам происходит уже в субатлантическом периоде во «второй верхний максимум ели» [1, 2].

Начавшиеся процессы потепления климата заставляют нас вновь ожидать замещения континентальных ценоэлементов субокеаническими, как это имело место в атлантическом периоде, и ослабления ценоотических позиций бетулярных и чернево-таежных видов. Сказанное поднимает вопрос об их охране.

Выводы

1. Совместное произрастание бетулярных и чернево-таежных видов в таежной зоне Европейской России характерно для широколиственных пихто-ельников Урала и Заволжья, а в таежной зоне севера Европейской России – для приручейных высокотравных ельников и производных от них березняков.

2. На южных пределах ареалов и бетулярные, и чернево-таежные виды переходят под полог широколиственных лесов.

3. На северных пределах ареалов чернево-таежные виды останавливаются на границе таежной зоны. В отличие от них, многие бетулярные виды встречаются и в лесотундре, а также в нивальных ивняках тундровой зоны.

4. В составе обеих свит преобладают мезозвтрофные виды, что обусловлено их континентальностью и позволяет им удерживаться на обнажениях карбонатных пород.

5. Несмотря на произрастание в одних и тех же сообществах, бетулярные и чернево-таежные виды расселялись в разное время: первые – во время похолоданий на исходе ледниковых эпох, вторые – во время умеренных потеплений на начальных и завершающих этапах межледниковий.

6. Приуроченность одних и тех же бетулярных видов к разным типам сообществ, как правило, отражает разные волны их расселения.

7. Выделение Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Западносибирской таежной провинции как особого выдела ботанико-географического районирования имеет флороценогенетическое обоснование.

Приложения 1–4 к данной статье доступны по ссылке <https://doi.org/10.17223/19988591/72/6>

Список источников

1. Миняев Н.А. Сибирские таежные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // *Ареалы растений флоры СССР*. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1965. Т. 1. С. 50–92.
2. Миняев Н.А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. : Ленинградский государственный университет, 1966. 38 с.
3. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул : Изд-во Алтайского университета, 1998. 240 с.
4. 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
5. 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.
6. Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // *Советская ботаника*. 1939. № 6–7. С. 67–99.
7. Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц // *Комаровские чтения*. Л. : Наука, 1972. Т. 25. С. 1–96.
8. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск : Изд-во Томского университета, 1962. 440 с.
9. Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово : КРЭОО «Ирбис», 2012. 568 с.
10. Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains // *Botanica Pacifica*. 2014. Vol. 3, № 1. PP. 39–47. doi: 10.17581/bp.2014.03104
11. Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // *Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника*. Уфа : Гилем, 2008. С. 124–240, 346–456 (табл.).
12. Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь : Изд-во Пермского университета, 1999. 83 с.
13. 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
14. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курганского университета, 2008. 512 с.
15. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
16. Кучеров И.Б., Новикова Л.А., Сенатор С.А. Ценоотические позиции полизональных луговых видов растений в луговых степях // *Растительный мир Азиатской России*. 2022. № 1. С. 35–59. doi: 10.15372/RMAR20220103
17. 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
18. Czerepanov S.K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). New York : Cambridge Univ. Press, 1995. 516 p.
 19. 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.
 20. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // *Растительность европейской части СССР*. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
 21. Катенин А.Е. Растительность лесотундрового стационара // *Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры*. Л. : Наука, 1972. С. 118–259.
 22. Браславская Т.Ю., Тихонова Е.В. Оценка биоразнообразия южнотаежных лесов на северо-востоке Костромской области // *Лесоведение*. 2006. № 2. С. 34–50.
 23. Луговая Д.Л. Влияние экоотических факторов и природопользования на разнообразие лесных сообществ севера Костромской области // *Экология*. 2010. № 1. С. 9–16.
 24. Широких П.С., Султангареева Л.А., Мартыненко В.Б. Лесная растительность // *Флора и растительность национального парка «Башкирия»*. Уфа : Гилем, 2010. С. 85–154, 336–414 (табл.).
 25. Ямалов С.М., Султангареева Л.А. Травяная растительность // *Флора и растительность национального парка «Башкирия»*. Уфа : Гилем, 2010. С. 155–238, 415–455 (табл.).
 26. Кучеров И.Б. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
 27. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии // *Лесоведение*. 1996. № 1. С. 76–83.
 28. Пааль Я.Л. Первичные геоботанические данные: схемы расположения пробных площадей, обилие видов растений по отдельным ярусам, мощность генетических горизонтов почвенного профиля. Кивач, 1978. 223 с. (Рукопись в архиве заповедника «Кивач».)
 29. Самбук Ф.В. Основные типы лугов в пойме средней Печоры // *Тр. Ботанического музея АН СССР*. 1931. Т. 23. С. 23–145.
 30. Самбук Ф.В. Печорские леса // *Тр. Ботанического музея АН СССР*. 1932. Т. 24. С. 63–245.
 31. 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.
 32. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // *Тр. Печорско-Ыльчского заповедника*. 1940. Т. 2. С. 5–415.
 33. 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-В88, 1988. 72 с. (рукопись)
 34. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
 35. 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.
 36. 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
 37. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
 38. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.
 39. Шенников А.П. Луговая растительность СССР // *Растительность СССР*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 429–647.

40. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (дата обращения: 31.03.2025).
41. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. 1980. Vol. 67. P. 1–105.
42. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
43. Камелин Р.В. География растений. СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2018. 306 с.
44. Тюлина Л.Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск : Наука, 1976. 321 с.
45. Чередникова Ю.С. Прибайкальская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. С. 236–277.
46. Степанов Н.В. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск : Сибирский федеральный университет, 2016. 252 с.
47. Степанов Н.В., Данилина Д.М., Коновалова М.Е., Назимова Д.И. Сосна кедровая сибирская (микрораспространение черного кедра) – *Pinus sibirica* Du Tour // Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 3-изд. Красноярск : Сибирский федеральный университет, 2022. С. 460–461.
48. Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А. Растительность заповедника // Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб. : Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. С. 62–110.
49. Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. : Изд-во ЛЭТИ, 2013. 312 с.
50. Курбатский В.И. *Hedysarum* L. – Копеечник // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 9. С. 153–166.
51. Овеснов С.А. Местная флора. Флора Пермского края и ее анализ. Пермь : Изд-во Пермского университета, 2009. 215 с.
52. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 283 с.
53. Ямалов С.М. Синтаксономия луговых сообществ // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа : Гилем, 2008. С. 256–265, 457–464 (табл.).
54. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. С. 1–286.
55. Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л. : Наука, 1977. 334 с.
56. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). М. ; Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
57. Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 1995. 192 с.
58. Юрковская Т.К. Карта растительности М 1 : 15 000 000 // Национальный атлас почв Российской Федерации. М. : Астрель: АСТ, 2011. С. 46–51.
59. Ниценко А.А. Типология мелколиственных лесов Европейской части СССР. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1972. 140 с.
60. Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Тольятти : Кассандра, 2012. 511 с.
61. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Тольятти : Анна, 2020. 220 с.
62. Силаева Т.Б. (ред.). Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск : Изд-во Мордовского университета, 2010. 352 с.
63. Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М. : Наука, 1973. 188 с.
64. Решетникова Н.М., Урбанавичуте С.П. Сосудистые растения Керженского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М. :

- ИПЭЭ РАН, 2000. Вып. 90. 67 с.
65. Непомилуева Н.И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северо-востоке Европейской части СССР. Л. : Наука, 1974. 184 с.
 66. Смирнова А.Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. II // Учен. записки Горьковского университета. 1954. Т. 25. С. 191–226.
 67. Дедов А.А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2006. 159 с.
 68. Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. Местообитания восточноевропейских тундр и их соотношение с категориями EUNIS на примере заповедника «Ненецкий» // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2020. Т. 14, № 4. С. 359–397. doi: 10.24411/2072-8816-2020-10082
 69. Сергиенко В.Г. Флора полуострова Канин. Л. : Наука, 1986. 147 с.
 70. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
 71. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. 1997. Т. 12. S. 1–279.
 72. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М. : Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1949. 303 с.
 73. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
 74. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции суббореальных 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
 75. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
 76. Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.
 77. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena : Gustav Fischer, 1927. 458 S.
 78. Саксонов С.В. Самаролукский флористический феномен. М. : Наука, 2006. 263 с.
 79. Баранова О.Г. Пути формирования основных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье // Вестн. Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. № 4. С. 31–41.
 80. Камелин Р.В. Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л. : Наука, 1990. 146 с.
 81. Никифорова Л.Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М. : Наука, 1982. С. 154–162.
 82. Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М. : Изд-во АН СССР, 1957. 405 с.
 83. Андрищева Л.Н., Марченко-Вагапова Т.И., Буравская М.Н., Голубева Ю.В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М. : ГЕОС, 2015. 224 с.
 84. Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
 85. Нищенко А.А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 1. С. 3–13.

References

1. Minyaev NA. Sibirskiye taezhnye elementy vo flore severo-zapada evropeyskoy chasti SSSR [Siberian boreal-forest elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR]. In: *Arealny rasteniy flory SSSR* [Areas of plants of the USSR flora]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta; 1965. Vol. 1. pp. 50-92. In Russian
2. Minyaev NA. *Istoriya razvitiya flory severo-zapada Evropeyskoy chasti SSSR s kontsa pleistotsena* [History of the flora formation of the North-West of the European part of the USSR since the end of the Pleistocene] [Doct. Sci. Dissertation Abstract]. Leningrad: Leningrad State University; 1966. 38 p. In Russian
3. Kamelin RV. Materialy po istorii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on history of flora of Asia (Altai Mts. area)]. Barnaul: Izdatelstvo Altayskogo universiteta; 1998. 240 p. In Russian
4. Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninovia*. 2022;25(3):129-152. In Russian, English Summary. doi: 10.14258/turczaninovia.25.3.13
5. 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]. In: *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. pp. 183-256. In Russian
6. Krashennnikov IM. Osnovnye puti razvitiya rastitelnosti Yuzhnogo Urala v svyazi s paleogeografiei Severnoy Evrazii v pleystotsene i golotsene [Main trends of development of the Southern Ural vegetation in its connection with the palaeogeography of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene]. *Sovetskaya botanika* [Soviet botany]. 1939;6-7:67-99. In Russian
7. Bobrov EG. Istoriya i sistematika listvennits [History and taxonomy of larches]. In: *Komarovskiyeh chteniya* [Readings after V.L. Komarov]. Leningrad: Nauka; 1972. Vol. 25. pp. 1-96. In Russian
8. Shumilova LV. Botanicheskaya geografiya Sibiri [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta; 1962. 440 p. In Russian
9. Ebel AL. Konspekt flory severo-zapadnoy chasti Altaye-Sayanskoy provintsii [Conspectus of flora of the north-western part of the Altai-Sayan Province]. Kemerovo: Irbis; 2012. 568 p. In Russian
10. Nazimova DI, Danilina DM, Stepanov NV. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains. *Botanica Pacifica*. 2014;3(1):39-47. doi: 10.17581/bp.2014.03104
11. Martynenko VB, Shirokikh PS, Muldashev AA. Sintaksonomiya lesnoy rastitelnosti [Syntaxonomy of forest vegetation]. In: *Flora i rastitelnost Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika* [Flora and vegetation of Southern-Ural State Nature Strict Reserve]. Ufa: Gilem; 2008. pp. 124-240, 346-456 (tables). In Russian
12. 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
13. 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
14. Naumenko NI. Flora i rastitelnost Yuzhnogo Zauralya [Flora and vegetation of Southern Trans-Urals]. Kurgan: Izdatelstvo Kurganskogo universiteta; 2008. 512 p. In Russian
15. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi [On the history of origin and evolution of dark-coniferous boreal forest]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1954. 156 p. In Russian
16. Kucherov IB, Novikova LA, Senator SA. Phytocoenotic behaviour of multizonal meadow plant species in meadow steppes. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;1:35-59. In Russian, English Summary. doi: 10.15372/RMAR20220103
17. Kucherov IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic-boreal plant and lichen species in tundra and taiga zone communities of European Russia. *Raznoobraziye rastitel'nogo mira = Diversity of plant world*. 2024;1:4-45. In Russian, English Summary.

- doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45
18. Czerepanov SK. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). New York: Cambridge Univ. Press; 1995. 516 p.
 19. 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.
 20. Isachenko TI, Lavrenko EM. Botaniko-geograficheskoye rayonirovaniye [Phytogeographical subdivision]. In: *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the european part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1980. pp. 10-22. In Russian
 21. Katenin AE. Rastitelnost lesotundrovogo statsionara [Vegetation of the forest-tundra research station]. In: *Pochvy i rastitelnost vostochnoevropeyskoy lesotundry* [Soils and vegetation of the East-European forest-tundra]. Leningrad: Nauka; 1972. pp. 118-259. In Russian
 22. Braslavskaya TYu, Tikhonova EV. Otsenka bioraznoobraziya yuzhnotaezhnykh lesov na severovostoke Kostromskoy oblasti [Evaluation of biodiversity of southern-boreal-forests in the north-east of the Kostroma Region]. *Lesovedeniye* [Forest Science]. 2006;2:34-50. In Russian
 23. Lugovaya DL. Influence of site factors and nature management upon forest community diversity in the North Kostroma Region. *Ekologiya* [Ecology]. 2010;1:9-16. In Russian
 24. Shirokikh PS, Sultangareeva LA, Martynenko VB. Lesnaya rastitelnost [Forest vegetation]. In: *Flora i rastitelnost natsionalnogo parka "Bashkiriya"* [Flora and vegetation of Bashkiria National Park]. Ufa: Gilem; 2010. pp. 85-154, 336-414 (tables). In Russian
 25. Yamalov SM, Sultangareeva LA. Travyanaya rastitelnost [Herbaceous vegetation]. In: *Flora i rastitelnost natsionalnogo parka "Bashkiriya"* [Flora and vegetation of Bashkiria National Park]. Ufa: Gilem; 2010. pp. 155-238, 415-455 (tables.). In Russian
 26. Kucherov IB. 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
 27. Zaigolnova LB, Khanina LG. Opyt razrabotki i ispolzovaniya baz dannykh v lesnoy fitotseologii [An experience of development and use of databases in forest phytocoenology]. *Lesovedeniye* [Forest Science]. 1996;1:76-83. In Russian
 28. Paal J. Pervichnyye geobotanicheskiye dannyye: skhemy raspolozheniya probnykh ploshchadey, obilye vidov rasteniy po otdelnym yarusam, moshchnot geneticheskikh gorizontov pochvennogo profilya [Raw geobotanical data: permanent plot location arrangements, plant species abundance in different layers, thickness of soil profile horizons]. Kivach; 1978. 223 p. (Manuscript stored at the Kivach Nature Strict Reserve Archive.) In Russian
 29. Sambuk FV. Osnovnyye tipy lugov v poyme sredney Pechory [Main types of meadows in the floodplain of the Pechora River middle reaches]. In: *Trudy Botanicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1931;23:23-145. In Russian, German Summary
 30. Sambuk FV. Pechorskiye lesa [Forests of the Pechora River reaches]. In: *Trudy Botanicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1932;24:63-245. In Russian, German Summary
 31. 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)]. In: *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
 32. Korchagin AA. Rastitelnost severnoy poloviny Pechorsko-Ylychskogo zapovednika [Vegetation of the northern part of the Pechora-Ilych Nature Reserve]. In: *Trudy Pechorsko-Ylychskogo zapovednika* [Proc. Pechora-Ilych Nature Strict Reserve]. 1940;2:5-415. In Russian
 33. 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 Strict Reserve. Pt I. Nemoral-herb and swampy grass spruce forests]. Moscow: Deposited at VINITI, N 4083-B88; 1988. 72 p. (Manuscript.) In Russian
 34. Korotkov KO. Lesa Valdaya [Forests of Valdai]. Moscow: Nauka; 1991. 160 p. In Russian
 35. Zaigolnova LB, Smirnova OV, Braslavskaya TYu, Dyogteva SV, Prokazina TS, Lugovaya DL. Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia. *Vegetation of Russia*. 2009;15:3-26. In Russian, English Summary

36. Shevchenko NE. Community pine-fir forests upper basin r. Pechora (Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Sobinsky land). *Forestry engineering journal*. 2015;5(3):142-152. In Russian, English Summary. doi: 10.12737/14162
37. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitelnogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press; 2007. 304 p. In Russian.
38. Sukachev VN. Rastitelnye soobshchestva (Vvedeniye v fitosotsiologiyu) [Plant communities (Introduction to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga; 1928. 232 p. In Russian
39. Shennikov AP. Lugovaya rastitelnost SSSR [Meadow vegetation of the USSR]. In: *Rastitelnost SSSR* [Vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1938. Vol. 1. pp. 429-647. In Russian
40. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. [Electronic resource]. Available at: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (accessed on 31.03.2025).
41. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1980;67:1-105.
42. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [Holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka; 1977. 200 p. In Russian
43. Kamelin RV. Geografiya rasteniy [Plant geography]. St. Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2018. 306 p. In Russian
44. Tyulina LN. Vlazhnyy pribaikalskiy tip pojasnosti rastitelnosti [Moist Cis-Baikalian type of altitudinal zonation of vegetation]. Novosibirsk: Nauka; 1976. 321 p. In Russian
45. Cherednikova YuS. Pribaykalskaya gornaya lesorastitelnaya oblast [Cis-Baikalian mountain forest site region]. In: *Tipy lesov gor Yuzhnoy Sibiri* [Forest types of Southern-Siberian mountains]. Novosibirsk: Nauka; 1980. pp. 236-277. In Russian
46. Stepanov NV. Sosudistye rasteniya Priyeniseyskikh Sayan [Vascular plants of Cis-Yenisei Sayan Mts.]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University; 2016. 252 p. In Russian
47. Stepanov NV, Danilina DM, Konovalova ME, Nazimova DI. Sosna kedrovaya sibirskaya (mikropopulyatsii chernevogo kedra) [Siberian stonepine (subnemoral micropopulations)] - *Pinus sibirica* Du Tour. In: *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya. Vol. 2. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoventiya vidy rasteniy i gribov* [Red Data book of the Krasnoyarsk Territory. Vol. 2. Rare and endangered species of plants and fungi]. 3rd ed. Krasnoyarsk: Siberian Federal University; 2022. pp. 460-461. In Russian
48. Neshatayev VYu, Potokin AF, Tomayeva IF, Egorov AA. Rastitelnost zapovednika [Vegetation of the reserve]. In: *Rastitelnost, flora i pochvy Verkhne-Tazovskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Vegetation, flora, and soils of Verkhne-Tazovskiy Strict State Nature Strict Reserve]. St. Petersburg: Verkhne-Tazovskiy State Nature Strict Reserve; 2002. pp. 62-110. In Russian
49. Rebristaya OV. Flora poluostrova Yamal: sovremennoe sostoyaniye i istoriya formirovaniya [Flora of the Yamal Peninsula: Current state and history of formation]. St. Petersburg: Izdatelstvo LETI; 2013. 312 p. In Russian
50. Kurbatskiy VI. Rod [Genus] *Hedysarum* L. - Kopechnik [Sweet vetch]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1994. Vol. 9. pp. 153-166. In Russian
51. Ovesnov SA. Mestnaya flora. Flora Permskogo kraya i ee analiz [The regional flora. Flora of the Perm Territory and its analysis]. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta; 2009. 215 p. In Russian
52. Gorchakovskiy PL. Rastitelnyy mir vysokogornogo Urala [Plant world of the Highland Urals]. Moscow: Nauka; 1975. 283 p. In Russian
53. Yamalov SM. Sintaksonomiya lugovykh soobshchestv [Syntaxonomy of meadow communities]. In: *Flora i rastitelnost Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika* [Flora and vegetation of Southern-Ural State Nature Strict Reserve]. Ufa: Gilem; 2008. pp. 256-265, 457-464 (tables). In Russian
54. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala [Main problems of historical biogeography of the Urals]. In: *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
55. Rebristaya OV. Flora vostoka Bolshezemelskoy tundry [Flora of the East of the Bolshezemelskaya Tundra]. Leningrad: Nauka; 1977. 334 p. In Russian

56. Baranova OG, Puzyryov AN. Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistye rasteniya) [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy; 2012. 212 p. In Russian
57. Abramov NV. Konspekt flory Respubliki Mariy El [Conspectus of flora of the Mari El Republic]. Yoshkar-Ola: Mari State University; 1995. 192 p. In Russian
58. Yurkovskaya TK. Karta rastitelnosti [Vegetation map] M 1 : 15 000 000. In: *Natsionalnyy Atlas pochv Rossiyskoy Federatsii* [National Atlas of soils of Russian Federation]. Moscow: Astrel: AST; 2011. pp. 46-51. In Russian
59. 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
60. Saksonov SV, Senator SA. Putevoditel po Samarskoy flore (1851-2011) [Guide to flora of Samara Region (1851-2011)]. Togliatti: Cassandra; 2012. 511 p. In Russian
61. Vasyukov VM, Saksonov SV. Konspekt flory Penzenskoy oblasti [Conspectus of flora of the Penza Region]. Togliatti: Anna; 2020. 220 p. In Russian
62. Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory) [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. Silayeva TB, editor. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo universiteta; 2010. 352 p. In Russian
63. Nosova LM. Floro-geograficheskiy analiz severnoy stepi evropeyskoy chasti SSSR [Florological-geographical analysis of the northern steppe of the european part of the USSR]. Moscow: Nauka; 1973. 188 p. In Russian
64. Reshetnikova NM, Urbanavichute SP. Sosudistye rasteniya Kerzhenskogo zapovednika (Annotirovannyi spisok vidov) [Vascular plants of Kerzhenskiy Strict Nature Reserve: An annotated checklist.]. In: *Flora i fauna zapovednikov* [Flora and Fauna of Nature Reserves]. Moscow: Institute of Ecology and Evolution Problems RAS; 2000. Vol. 90. 67 p. In Russian
65. Nepomilueva NI. Kedr sibirskiy (*Pinus sibirica* Du Tour) na severo-vostoke Evropeyskoy chasti SSSR [Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in the North-East of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1974. 184 p. In Russian
66. Smirnova AD. Tipy elovykh lesov kraynego severa Kirovskoy oblasti [Spruce forest types of the northernmost Kirov Region]. Pt. II. In: *Uchenye zapiski Gorkovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Sci. Papers Gorky State University]. 1954;25:191-226. In Russian
67. Dedov AA. Rastitelnost Malozemelskoy i Timanskoy tundr [Vegetation of Malozemelskaya and Timanskaya Tundras]. Syktyvkar: Komi Research Centre of Uralian Branch RAS; 2006. 159 p. In Russian
68. Lavrinenko OV, Lavrinenko IA. Habitats of the East European tundra and their accordance by the Eunis categories on the Nenetsky Reserve example. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2020;14(4):359-397. In Russian, English Summary. doi: 10.24411/2072-8816-2020-10082
69. Sergienko VG. Flora poluostrova Kanin [Flora of the Kanin Peninsula]. Leningrad: Nauka; 1986. 147 p. In Russian
70. Ramenskaya ML. Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka; 1983. 203 p. In Russian
71. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. In: *NINA Temahefte*. 1997;12:1-279. In Norwegian, English Prodrumus
72. Popov MG. Ocherk rastitelnosti i flory Karpat [Essay on vegetation and flora of the Carpathians]. Moscow: Izdatelstvo Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody; 1949. 303 p. In Russian
73. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. 297 p.
74. Kucherov 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*. 2023;66:63-103. In Russian, English Summary. doi: 10.17223/19988591/66/4
75. Ramensky LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodyy po rastitelnomu pokrovu [Ecological evaluation of foraging sites by their vegetation cover]. Moscow: Selkhozgiz; 1956. 472 p. In Russian
76. Tsatsenkin IA, Savchenko IV, Dmitrieva SI. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodyy tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dalnego Vostoka po rastitelnomu

- pokrovu [Methodological instructions on the ecological appraisal of foraging land in the tundra and taiga zones of Siberia and Far East by its plant cover]. Moscow: V.R. Wilyams Forage Inst.; 1978. 302 p. In Russian
77. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena: Gustav Fischer; 1927. 458 s. In German
 78. Saksonov SV. Samarolukskiy floristicheskii fenomen [Samara Meander floristical phenomenon]. Moscow: Nauka; 2006. 263 p. In Russian
 79. Baranova OG. The ways of formation of the basic floristic complexes in the interfluve between the Kama and the Vyatka rivers. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2010;4:31-41. In Russian, English summary. doi: 10.35634/2412-9518-2025-35-3-297-310
 80. Kamelin RV. Flora Syrdaryinskogo Karatau. Materialy k floristicheskomu raionirovaniyu Sredney Azii [Flora of the Syr Darya Kara Tau. Materials on floristic subdivision of Middle Asia]. Leningrad: Nauka; 1990. 146 p. In Russian
 81. Nikiforova LD. Dinamika landshaftnykh zon golotsena severo-vostoka Evropeyskoy chasti SSSR [Dynamics of the Holocene landscape zones in the North-East of the European part of the USSR]. In: *Razvitiye prirody territorii SSSR v pozdnem pleystotsene i golotsene* [Evolution of nature of the USSR area in the Late Pleistocene and Holocene]. Moscow: Nauka; 1982. pp. 154-162. In Russian
 82. Neishtadt MI. Istoriya lesov i paleogeografiya SSSR v golotsene [Forest history and palaeogeography of the USSR in the Holocene]. Moscow: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1957. 405 p. In Russian
 83. Andreicheva LN, Marchenko-Vagapova TI, Buravskaya MN, Golubeva YuV. Prirodnaya sreda neopleistotsena i golotsena na Evropeyskom Severo-Vostoke Rossii [Environmental conditions of the Neopleistocene and Holocene in the North-East of European Russia]. Moscow: GEOS; 2015. 224 p. In Russian
 84. Elina GA, Lukashov AD, Yurkovskaya TK. Pozdnelednikovye i golotsen Vostochnoy Fennoskandii (paleorastitelnost i paleogeografiya) [Late Glacial and Holocene of East Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography)]. Petrozavodsk: Karelian Research Centre RAS; 2000. 242 p. In Russian
 85. Nitsenko AA. K istorii formirovaniya sovremennykh tipov shirokolistvennykh lesov severozapada evropeyskoy chasti SSSR [On the history of formation of contemporary types of small-leaved forests in the North-West of the European part of the USSR]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1969;54(1):3-13. In Russian

Информация об авторах:

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

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

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

Зверев Андрей Анатольевич, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия); с. н. с. лаборатории географии и экологии биоразнообразия, Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Новосибирск, Россия).

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

E-mail: ibiss@rambler.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ilya B. Kucherov, Dr. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of Vegetation Science, V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

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

E-mail: atragene@mail.ru

Andrei A. Zverev, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof. of the Department of Botany, Biological Institute, Tomsk National Research State University (Tomsk, Russian Federation); senior researcher of the Laboratory of Geography and Ecology of Biodiversity, Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

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

E-mail: ibiss@rambler.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 18.04.2025;
одобрена после рецензирования 19.05.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 18.04.2025;
approved after reviewing 19.05.2025; accepted for publication 11.12.2025.*