Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 53–73

УДК 581.526.426.2 (470.1)
doi: 10.17223/19988591/26/5

И.Б. Кучеров[1], А.А. Зверев[2]

[1] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия
[2] Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Широтная географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов

Проанализированы спектры широтных географических элементов ценофлор сосновых и лиственничных лесов и редколесий севера Европейской России, «взвешенные» по проективному покрытию видов, слагающих подпологовые ярусы соответствующих сообществ. Выдвинуты гипотезы о природе факторов, определяющих пропорции спектров. Бореальный элемент закономерно преобладает в спектрах ценофлор зеленомошной группы типов леса в силу зонально-климатической обусловленности. По мере нарастания либо уменьшения увлажнения и/или минерального богатства почв структура спектра изменяется. Синтаксонам, приуроченным к более богатым почвам, может быть свойственно более активное участие видов бореонеморального либо полизонального геоэлементов. В спектрах синтаксонов, развитых при олиготрофном либо мезотрофном заболачивании, выражены гипоарктические черты, аналогичные наблюдаемым в предтундровых либо подгольцовых синтаксонах. Спектры геоэлементов лишайниково-мохового яруса в зональных условиях сходны с таковыми вышележащих ярусов, при большем либо меньшем увлажнении почвы – существенно отличаются от них.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris; Larix sibirica; средняя тайга; северная тайга; Европейская Россия; широтные географические элементы флоры; ценофлора; доминанты растительных сообществ.*

Введение

Светлохвойные таежные леса – класс формаций, эдификаторами древесного яруса которых являются различные виды сосны (*Pinus* L.) либо лиственницы (*Larix* Hill) – хвойные деревья со сквозистой кроной, что обеспечивает под их пологом улучшенный световой режим и, как следствие, высокий уровень видового разнообразия растений приземных ярусов. В сукцессионных рядах эти сообщества либо предшествуют темнохвойно-таежным лесам (обычно в ходе пирогенных сукцессий), либо сами выступают терминальными стадиями этих рядов, представляя собой топоэдафические климаксы на сухих, скальных либо торфяно-болотных почвах.

Анализ спектров географических элементов флор различного ранга, в том числе и флор растительных сообществ в объеме заданных классификацион-

ных единиц (ценофлор) является одним из основных инструментов сравнительной флористики [1]. Подобный анализ может быть выполнен разными методами. Соотношения видов разных геоэлементов могут быть сопоставлены как непосредственно для списочного состава флоры (традиционный метод, выявляющий основные вехи в истории формирования древних флор и «оттеняющий» роль реликтов [2]), так и после «взвешивания» элементов, формирующих спектр, по избранному критерию. При «взвешивании» спектров как зонально-координатных, так и (особенно) хориономических элементов флор и ценофлор по встречаемости видов, относящихся к этим элементам, полученные результаты могут более отчетливо выявить основные миграционные потоки видов, имевшие место на различных стадиях формирования «молодых» послеледниковых флор [3, 4]. В то же время «взвешивание» спектров ценофлор по проективному покрытию видов различных геоэлементов наиболее полно отражает современное состояние ценофлор и экологическую специфику их формирования благодаря учету доминирования видов, что особенно важно при изучении разнообразия растительных сообществ конкретных формаций в пределах обширной территории.

Целью публикации является сопоставление широтных географических элементов ценофлор светлохвойных – сосновых (из *Pinus sylvestris*) и лиственничных (из *Larix sibirica*) – лесов на территории средней и северной тайги Европейской России и прилежащих районов Урала и выявление факторов, обусловливающих наблюдаемые пропорции геоэлементов, благодаря оценке роли доминантов подчиненных ярусов.

Материалы и методики исследования

Основой для анализа послужили результаты доминантно-флористической [5] классификации сосновых и лиственничных лесов и редколесий Европейского Севера, выполненной с использованием программы IBIS 6.2 [6]. Результаты классификации опубликованы в виде отдельных обработок для лишайниковых [7], лишайниково-зеленомошных и зеленомошных [8], травяно-зеленомошных [9], травяно-сфагновых [10] и кустарничково-сфагновых [11] сосняков, предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий [12] и таежных лиственничников [13]. Большая часть геоботанических описаний, использованных при обработках, выполнена И.Б. Кучеровым при участии его товарищей по экспедициям в ходе полевых исследований 1996–2012 гг., остальные взяты из многочисленных литературных источников, цитированных в указанных выше статьях. Общий объем массива описаний составил около 1600. Авторы не могут привести продромус выделенных синтаксонов (всего 71), поскольку объем статьи ограничен; наименования синтаксонов приводятся непосредственно в тексте.

Процентные спектры широтных географических элементов видов, слагающих ценофлоры каждого из синтаксонов, также рассчитаны с помощью про-

граммы IBIS 6.2. Следуя рекомендациям Х. Элленберга [14], расчеты выполнялись отдельно для сосудистых растений и для мохообразных и лишайников, формирующих напочвенный ярус. Спектры геоэлементов сосудистых растений также оценивались поярусно: отдельно для видов травяно-кустарничкового яруса, отдельно для яруса подроста и подлеска. Это позволило произвести «взвешивание» геоэлементов с учетом среднего проективного покрытия каждого из видов ценофлоры в анализируемом ярусе. При этом фактически сопоставлялись удельные проективные покрытия (Д) видов, слагающих тот или иной ярус. Ранее описание растительных сообществ с использованием удельных покрытий для выявления роли доминантов в сложении сообщества применяли В.С. Ипатов [15 и др.] и С.В. Дегтева [16 и др.].

Номенклатура сосудистых растений дается по сводке С.К. Черепанова [17], листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой [18], печеночных мхов – по Р.Н. Шлякову [19] (по этим же источникам даны и геоэлементы мохообразных), лишайников – по O. Vitikainen et al. [20]. Последняя сводка использована ввиду признания в ней самостоятельности рода *Cladina*, что удобно при геоботанических обработках. Данные о широтном распространении видов сосудистых растений приводятся по Э. Хультену и М. Фризу [21], лишайников – по «Определителю лишайников СССР» [22] и «Определителю лишайников России» [23].

Типичные примеры спектров географических элементов по ярусам ценофлор синтаксонов сосновых лесов сведены в табл. 1, лиственничных лесов и редколесий – в табл. 2. Таксономические параметры изученных объединенных ценофлор составили для сосновых лесов: число видов лишайников – 29 (среднее число в одном геоботаническом описании – 3,2±0,09), мохообразных – 69 (6,08±0,14), сосудистых растений – 181 (17,4±0,41); для лиственничных лесов и редколесий: лишайников – 38 (2,55±0,22), мохообразных – 87 (5,37±0,32), сосудистых растений – 315 (26,03±1,51). Средние параметры указаны вместе со стандартной ошибкой среднего арифметического.

Структура спектров широтных геоэлементов и влияющие на нее факторы

Кустарниковый ярус (подрост и подлесок)

В кустарниковом ярусе предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий в силу их широтного либо высотно-поясного положения преобладают гипоарктические виды (*Betula nana, B. czerepanovii, Duschekia fruticosa, Salix phylicifolia*; 85–90% Д). В ряде синтаксонов ерниково-лишайниковых (Stereocaulo-Cladino-Laricetum (L.) betuletosum nani var. typicum), ерниково-зеленомошных (Hylocomio-Betulo nani-L. rubetosum arctici) и травяных (Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum и avenelletosum) редколесий к гипоарктическим видам примешиваются бореальные (20–45% Д).

Таблица 1 / Table 1

Примеры спектров широтных географических элементов синтаксонов сосновых лесов средней и северной тайги Европейской России /

Examples of spectra of latitudinal geographical elements of pine forests syntaxa in the middle and northern taiga of European Russia

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Подрост и подлесок / Young growth and understorey layer													
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	–	4	–	5	–	–	–	1	**32**	10	**31**	9	**39**
Бореальный / Boreal	98	86	67	75	91	73	81	95	40	74	68	89	61
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	1	4	9	6	7	**27**	**18**	4	**29**	8	2	2	1
Полизональный / Multizonal	1	7	**23**	**14**	3	–	1	1	–	7	–	–	–
Травяно-кустарничковый ярус / Dwarfshrub-herb layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)		**21**	4	4	–	–	–	2	**14**	1	5	9	**27**
Арктобореальный / Arctic-Boreal	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4	8	5	7
Бореальный / Boreal	98	78	65	70	97	83	66	89	47	69	82	86	66
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	2	–	**11**	9	2	**15**	**27**	6	2	**11**	1	–	–
Лесостепной / Forest-Steppe	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Полизональный / Multizonal	–	–	**20**	**15**	1	3	7	3	**35**	**16**	5	–	–
Лишайниково-моховой ярус / Lichen-moss layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	–	5	4	1	–	–	–	–	9	–	–	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	1	4	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Арктобореальный / Arctic-Boreal	**24**	**18**	**13**	1	1	–	1	2	**49**	**78**	**81**	**78**	**79**
Бореальный / Boreal	**37**	**50**	**53**	**90**	**89**	**42**	**68**	**81**	**39**	17	17	**15**	**16**

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	2	1	1	**47**	**25**	9	1	1	–	–	–
Полизональный / Multizonal	39	23	**26**	7	9	12	7	8	2	4	2	6	3

Примечание. Синтаксоны сосновых лесов: 1 – лишайниковый, кольско-карельский вересковый вариант; 2 – воронично-лишайниковый скальный; 3 – чабрецово-толокнянковый на доломитах; 4 – астрагалово-толокнянковый на гипсах, брусничная субассоциация на южных склонах карстовых логов; 5 – черничный; 6 – кисличный; 7 – вейниковый, костяничная субассоциация на песках и супесях; 8 – костянично-брусничный, княжиковая субассоциация на гипсах; 9 – молиниевый сфагновый, северотаежный приручьевой вариант *Salix phylicifolia*; 10 – горцовый сфагновый; 11 – вахтовый сфагновый, типичная субассоциация; 12 – багульниковый сфагновый, типичная среднетаежная субассоциация; 13 – то же, ерниковая северотаежная субассоциация.
Спектры широтных географических элементов рассчитаны по ярусам сообществ, относящихся к данному синтаксону, с учетом проективного покрытия видов, слагающих тот или иной ярус. Д % – удельное проективное покрытие геоэлемента в данном ярусе, %. Преобладающие геоэлементы выделены жирным шрифтом и серым фоном /

Notes. Scots pine forest syntaxa: 1 – Cladino-Pinetum (P.), Lapponian-Karelian variant with *Calluna vulgaris* (on sand); 2 – Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum (on Fennoscandian silicate rock); 3 – Thymo-Arctostaphylo-P. (on Karelian dolomite); 4 – Astragalo danici-Arctostaphylo-P. (on Pinega R. gypsum outcrops), subass. vaccinietosum on S slopes of karst ravines; 5 – Myrtillo-P., subass. typicum; 6 – Oxalido-P.; 7 – Calamagrostio arundinaceae-P., subass. rubetosum saxatili on sand or loamy sand; 8 – Rubo saxatili-Vaccinio-P., subass. atragenetosum sibiricae (on Pinega R. gypsum outcrops); 9 – Sphagno warnstorfii-P., subass. molinietosum (Fennoscandian), northern-boreal riparian variant with *Salix phylicifolia*; 10 – the same, subass. bistortaetosum (of N. Dvina and Pechora R. basins); 11 – Menyantho-P. subass. typicum; 12 – Sphagno angustifolii-Ledo-P., subass. typicum (middle-boreal); 13 – the same, subass. sphagnetosum fusci (northern-boreal).
Spectra of latitudinal distribution range elements are calculated separately for different layers of communities of a given syntaxon, projective cover of plant species considered. D % is a relative projective cover of a latitudinal element in a given community layer, %. The dominating latitudinal elements are printed in bold against a gray background.

В основном это *Juniperus communis* s. l. и *Sorbus aucuparia* s. l. В сосняках аналогичные пропорции флоры яруса характерны лишь для воронично-лишайниковых редколесий крайнесеверной тайги бассейна р. Печоры (Empetro-Cladino-Pinetum (P.) betuletosum czerepanovii var. typicum).

Во всех остальных описанных синтаксонах сосновых и лиственничных лесов в ярусе кустарников преобладают бореальные виды, преимущественно за счет подроста таежных лесообразователей, чаще всего *Picea abies* s. l., в наиболее сухих либо, напротив, заболоченных типах – *Pinus sylvestris*. В отдельных случаях значимую роль играют также *Betula pubescens, Junipe-*

rus communis, Sorbus aucuparia, Rosa acicularis. Роль подроста *Larix sibirica* в лиственничниках, как правило, незначительна.

Таблица 2 / Table 2

Примеры спектров широтных географических элементов синтаксонов лиственничных лесов и редколесий средней и северной тайги Европейской России / Examples of spectra of latitudinal geographical elements of larch forests syntaxa in the middle and northern taiga of European Russia

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Подрост и подлесок / Young growth and understorey layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	**76**	**87**	**83**	**75**	**64**	**55**	**27**	–	15	4	–	–	–
Бореальный / Boreal	**24**	10	17	25	36	45	73	100	77	82	91	83	95
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	–	–	–	–	–	–	7	3	6	17	5
Полизональный / Multizonal	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	3	–	–
Травяно-кустарничковый ярус / Dwarfshrub-herb layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	11	**28**	–	7	5	9	1	–	–	–	1	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	44	40	28	28	**33**	**54**	**23**	3	4	3	4	3	1
Бореальный / Boreal	43	27	71	49	54	32	73	95	90	86	75	80	92
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	–	3	1	–	1	1	5	7	**14**	**11**	4
Лесостепной / Forest-Steppe	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	2	–	–
Полизональный / Multizonal	2	3	–	**11**	6	6	2	2	2	4	5	6	3
Лишайниково-моховой ярус / Lichen-moss layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	**22**	**19**	–	2	–	7	–	–	1	–	6	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	5	**19**	2	10	6	**15**	–	–	–	–	1	–	–
Арктобореальный / Arctic-Boreal	**13**	**23**	6	**17**	10	**40**	7	4	–	1	2	–	–
Бореальный / Boreal	**24**	7	**74**	**44**	**70**	**33**	**87**	**88**	**96**	**81**	72	69	90

Окончание табл. 2 / Table 2 (end)

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	–	11	–	–	–	–	2	8	2	**23**	8
Полизональный / Multizonal	**37**	**32**	**19**	**16**	**14**	5	6	8	1	10	**16**	8	2

Примечание. Лиственничные предтундровые и подгольцовые редколесья: 1 – ерниково-лишайниковые, типичный вариант; 2 – то же, осочковый (*Carex rupestris*) вариант; 3 – ерниково-зеленомошные, типичная субассоциация; 4 – травяные, высоковейниковая пойменная субассоциация; 5 – то же, луговиковая подгольцовая субассоциация; 6 – то же, душистоколосковая горно-лесная субассоциация.
Таежные лиственничники: 7 – багульниково-брусничный на северных склонах карстовых логов; 8 – брусничный; 9 – костянично-брусничный, типичная субассоциация; 10 – то же, можжевельниковая ситуация на южных склонах карстовых логов; 11 – аконитовый, спирейная субассоциация на обнажениях известняков; 12 – то же, типичная логовая субассоциация; 13 – то же, высоковейниковая пойменная субассоциация.
Прочие обозначения, как в табл. 1 /

Notes. Subarctic and subalpine Siberian larch open woodland syntaxa: 1 – Stereocaulo-Cladino-Laricetum (L.), subass. betuletosum nani, var. typicum; 2 – the same, alpine timberline variant with *Carex rupestris*; 3 – Hylocomio-Betulo nani-L., subass. typicum; 4 – Bistorto-Geranio-L. subass. calamagrostietosum langsdorffii (in the floodplain); 5 – the same, subass. avenelletosum (along the alpine timberline in the Urals); 6 – the same, subass. anthoxanthetosum alpini (in the montane boreal-forest belt).
Boreal-forest Siberian larch syntaxa: 7 – Ledo- L., on N slopes of karst ravines; 8 – Hylocomio-Vaccinio-L., subass. typicum (often pyrogenic); 9 – Rubo saxatili-Vaccinio-L. (on karst ravine slopes), subass. typicum; 10 – the same, subass. juniperetosum (on steep S slopes); 11 – Aconito-L., subass. spiraetosum medii (on limestone outcrops); 12 – the same, subass. typicum (in the gulley); 13 – the same, subass. calamagrostietosum langsdorffii (in the floodplain).
For other notes see table 1.

В большинстве синтаксонов преобладание бореальных видов в подросте и подлеске абсолютно (85–100% Д), что закономерно с зональной точки зрения. В первую очередь это относится к соснякам и лиственничникам брусничным и черничным, принадлежащим к зеленомошной группе типов леса, занимающей центральное положение в схеме эдафо-фитоценотических рядов В.Н. Сукачева [24], а также к большинству лишайниковых, сфагново-зеленомошных и сфагновых типов.

В ряде синтаксонов, преимущественно северотаежных либо заболоченных (т.е. развитых на менее теплообеспеченных экотопах), бореальным видам в составе яруса все же сопутствуют гипоарктические (60–70 против 30–40% Д). В кольско-карельских крайнесеверотаежных воронично-лишайниковых сосняках (Empetro-Cladino-P. betuletosum var. Calluna vulgaris) примесь последнего элемента обусловлена *Betula czerepanovii,* в заболоченных вахтовых

(Menyantho-P. typicum и eriophoretosum) и кольско-карельских молиниевых (Sphagno warnstorfii-P. molinietosum var. typicum) – *B. nana* и (отчасти) *Salix phylicifolia*, в ерниково-багульниковых (Sphagno angustifolii-Ledo-P. sphagnetosum fusci) – исключительно *Betula nana*, в лиственничниках багульниково-брусничных (Ledo-L.) на северных склонах карстовых логов Пинежья – *Salix arbuscula и S. recurvigemmis.*

В то же время во многих синтаксонах, приуроченных к почвам повышенного минерального богатства, бореальные виды яруса делят господство с более «южными» – бореонеморальными либо полизональными (60–80 против 15–30% Д); как правило, в этом случае аналогичные соотношения наблюдаются и в травяно-кустарничковом ярусе. В сосняках травяно-зеленомошных на северном пределе ареала в средней тайге – кисличных (Oxalido-P.) на старопахотных землях и вейниковых (Calamagrostio arundinaceae-P.) на южных склонах – эффект согосподства бореонеморального элемента объясним за счет «правила предварения» Г. Вальтера и В.В. Алехина. Последнее предполагает, в частности, приуроченность видов либо сообществ на северном пределе распространения к южным, более теплообеспеченным склонам южных экспозиций [25, 26]. Упомянутая роль данного геоэлемента при этом достигается за счет совместного произрастания многих видов, по отдельности малообильных. Это *Alnus incana, Lonicera xylosteum*, в сосняках кисличных – *Rubus idaeus*, в вейниковых – порослевые и стланиковые формы *Tilia cordata*, а также *Rosa majalis*. Последний вид «отвечает» и за возрастание активности бореонеморальных видов в логовых аконитовых лиственничниках (Aconito-L. typicum).

Обилие полизональных видов в подлеске сосняков бруснично-астрагалово-толокнянковых (Astragalo danici-Arctostaphylo-P. vaccinietosum) на южных склонах карстовых логов в бассейнах Пинеги и Северной Двины и чабрецово-толокнянковых (Thymo-Arctostaphylo-P.) на доломитах в южной Карелии обусловлено исключительно *Cotoneaster melanocarpus* s. l. (incl. *C.* × *antoninae*). В случае последнего синтаксона нельзя применить «правило предварения», так как сообщества могут быть приурочены к экотопам разной экспозиции. Однако повышенное минеральное богатство почвы само по себе является фактором ускорения биологического круговорота [27] и, вероятно, частично компенсирует недостаток теплообеспеченности, тем самым иллюстрируя принцип частичной замещаемости экологических факторов [28, 29]. Помимо этого, экотопы известняковых обнажений являются «теплыми» благодаря улучшению условий дренажа и аэрации из-за трещиноватости горной породы [27], чем отличаются от обнажений гипсов в карстовых ландшафтах, потенциально «холодных» в силу воздействия низкотемпературных подземных вод [30]. В случае сосняков бруснично-астрагалово-толокнянковых охлаждающий эффект субстрата, видимо, компенсируется южной экспозицией склона.

В приручьевых кольских молиниевых сосняках (Sphagno warnstorfii-P. molinietosum var. Salix phylicifolia) одновременно согосподствуют гипоарктиче-

ские (*Betula nana, Salix phylicifolia*), бореальные (*Juniperus communis*, подрост *Pinus sylvestris*) и бореонеморальные (*Alnus incana*) виды яруса (соответственно 30, 40 и 30% Д).

Соотношения широтных геоэлементов в составе подроста и подлеска в силу зональной либо поясной обусловленности близки к таковым в травяно-кустарничковом ярусе (см. ниже), за исключением того, что в предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесьях сильнее выражена гипоарктизация яруса.

Травяно-кустарничковый ярус

В соответствии с зональным положением таежных ценофлор бореальные виды закономерно преобладают в сосняках и лиственничниках зеленомошной группы типов леса (см. выше) – брусничных (Vaccinio-P., Hylocomio-Vaccinio-L.) и черничных (Myrtillo-P.), включая также северотаежные сосняки воронично-брусничные (Empetro-Vaccinio-P.) и воронично-черничные (Empetro-Myrtillo-P.; 80–85%; в средней тайге – до 100% Д). Основной вклад в господство данного геоэлемента вносят кустарнички темнохвойной тайги из «свиты» *Picea abies* s. l. [31] – *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Представители бореального элемента господствуют и в травяно-кустарничковом ярусе многих других типов светлохвойных лесов. Это сосняки лишайниковые (Cladino-P.) и воронично-лишайниковые (Empetro-Cladino-P.) на песках (кроме крайнесеверной тайги) и среднетаежные сосняки лишайниковые скальные (Cladino-P. polytrichetosum; 85–100% Д за счет *Vaccinium vitis-idaea, Calluna vulgaris* и *Arctostaphylos uva-ursi*), большинство типов сосняков сфагново-зеленомошных, травяно- и кустарничково-сфагновых (80–90% Д; в числе доминантов в зависимости от синтаксона фигурируют *Equisetum sylvaticum, Bistorta major, Menyanthes trifoliata, Carex lasiocarpa, C. rostrata, Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata*), сосняки и лиственничники папоротничковые и костянично-брусничные (в том числе на карсте; 90% Д за счет *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*), пойменные тиманские травяные лиственничники (Aconito-L. calamagrostietosum; 90% Д благодаря *Aconitum septentrionale, Calamagrostis langsdorffii, Equisetum pratense, Atragene sibirica*). Примечательно, что в спектрах сосняков и лиственничников костянично-брусничных на карстовых обнажениях за счет выраженного доминирования бореальных видов «сглаживаются» и исчезают реликтовые черты, порожденные сочетанием сопутствующих арктоальпийских и гипоарктических видов с бореонеморальными и лесостепными. Роль перечисленных элементов намного более отчетливо видна в спектрах ценофлор сосудистых растений этих же синтаксонов, «взвешенных» по встречаемости видов [4, 9].

В сообществах с приполярным либо подгольцовым распространением, а также развивающихся в условиях выраженного олиготрофного заболачива-

ния бореальные виды сопровождаются гипоарктическими (включая гипоарктомонтанные; 70–75% против 20–30% Д), аналогично тому, как это наблюдается в ярусе подроста и подлеска. Данное соотношение наблюдается практически во всех типах предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий. Здесь к доминирующим представителям гипоарктического элемента относятся, в зависимости от синтаксона, *Empetrum nigrum* s. l., *Rubus chamaemorus, Bistorta elliptica, Geranium albiflorum, Anthoxanthum alpinum*, *Alopecurus alpestris*; в числе бореальных видов значимого обилия может достигать *Avenella flexuosa*. Лишь в пойменных травяных редколесьях (Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum) наблюдается возрастание доли полизонального элемента до 10% Д за счет *Galium boreale, Poa pratensis* и ряда других сопутствующих видов. Пропорции яруса, аналогичные таковым в редколесьях, характерны и для багульниково-брусничных лиственничников на северных склонах пинежских карстовых логов, где к господствующим гипоарктическим видам, помимо *Empetrum nigrum,* относится *Arctous alpina*.

Сходные соотношения геоэлементов (65–70 против 25–30% Д) наблюдаются и в кольских сфагново-зеленомошных горных сосняках (Sphagno fusci-Empetro-P.), а также в ерниковых сосняках, тяготеющих к центральной части облесенных болотных массивов с мощной торфяной залежью, обладающей теплоизолирующим эффектом и препятствующей прогреву почвы. К этой же группе сообществ тяготеют и чернично-багульниковые сосняки (Sphagno angustifoilii-Ledo-P. typicum var. Equisetum sylvaticum), развивающиеся по краю болот, окруженных еловым лесом. Для последнего, благодаря сильному затенению под кронами ели, характерны более низкие температуры приземного слоя воздуха [32], а также замедленное снеготаяние [33]; холодный воздух из ельника стекает на нижележащее болото, не слишком хорошо прогретое само по себе. В сообществах перечисленных типов среди представителей гипоарктического (в широком смысле) элемента в составе яруса наиболее активны *Empetrum nigrum* s. l. и *Rubus chamaemorus*. Из бореальных видов в число доминантов входят *Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata*, в сосняках чернично-багульниковых – также *Vaccinium myrtillus*, *Carex globularis, Equisetum sylvaticum*.

Наконец, такие же соотношения элементов отмечены в воронично-лишайниковых сосняках (Empetro-Cladino-P.) на песках крайнесеверной тайги (subass. betuletosum) и на скалах (subass. arctoparmelietosum). В воронично-лишайниковых сосняках крайнесеверной тайги бассейна р. Печоры, а также в прибеломорских сосняках вороничных (Empetro-P.) доли обоих геоэлементов выравниваются за счет усиления позиций *Empetrum nigrum* s. l. В предельном случае осочково-ерниково-лишайниковых лиственничных редколесий (Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. Carex rupestris) на перидотитах по верхней границе леса Полярного Урала в составе яруса наблюдается согосподство бореальных (*Vaccinium uliginosum*), гипоарктических (*Carex bigelowii* s. l.) и арктоальпийских (*Carex rupestris*) видов (соответственно 30, 40 и 30% Д).

Диаметрально противоположная картина наблюдается для синтаксонов, приуроченных к южным склонам, старопахотным землям, обнажениям карбонатных и сульфатных пород, а также к условиям жестководного ключевого переувлажнения – во всех случаях, когда в силу тех или иных причин наблюдаются прогрев почвы, интенсификация биологического круговорота либо как минимум улучшение условий минерального питания растений [27]. Здесь в составе рассматриваемого яруса бореальные виды сочетаются с бореонеморальными и/или полизональными. Сочетание бореальных и бореонеморальных видов характерно для травяно-зеленомошных сосняков на северном пределе ареала в средней тайге – кисличных (80 против 15% Д) и особенно вейниковых (в том числе на карельских обнажениях доломитов; 70 против 30% Д). В последнем случае среди бореонеморальных видов наиболее активны собственно *Calamagrostis arundinacea* (относимый к данному геоэлементу в пределах Европейской России, но не восточнее), а также *Convallaria majalis,* среди бореальных – *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella, Rubus saxatilis*.

Близкие пропорции спектра яруса свойственны северо- и среднетаежным травяным лиственничникам Двино-Печорского региона (Aconito-L.), произрастающим в логах (subass. typicum) либо на обнажениях известняков (subass. spiraetosum medii). Здесь список бореальных доминантов яруса возглавляют *Aconitum septentrionale* и *Thalictrum minus* s. l. (хотя обильны и виды, активные в сосняках); среди бореонеморальных видов наиболее значимы *Lathyrus vernus* и *Melica nutans*. Виды, присутствие которых говорит о реликтовом характере лиственничников на известняках (*Paeonia anomala, Poa glauca, Pulsatilla flavescens, Potentilla kuznetzowii, Arabis sagittata, Corydalis capnoides, Dendranthema zawadskii* [4, 13]), малообильны и не влияют на пропорции спектра. Этого опять-таки не наблюдается в спектрах, «взвешенных» по встречаемости, где элементы, соответствующие перечисленным видам, – от арктоальпийского до полизонального – выражены более рельефно [4].

Сочетание бореальных видов с полизональными присуще северотаежным сообществам, развитым на богатых почвах либо при жестководном увлажнении. Оно наблюдается в астрагалово-толокнянковых сосняках (Astragalo-Arctostaphylo-P. typicum) на вершинах гипсовых останцов Пинежья (72% Д *Arctostaphylos uva-ursi* против 15% Д *Carex alba*), а также в кольско-карельских вариантах молиниевых сосняков вдоль ручьев и по краю аапа-болот (Sphagno-warnstorfii-P. molinietosum var. typicum; 45–60 против 25–35% Д; доминирующие полизональные виды – *Molinia caerulea*, отчасти также *Equisetum fluviatile* и *E. palustre*).

Совместное доминирование бореальных, бореонеморальных и полизональных видов отмечено на аналогичных почвах, но в более теплообеспеченных условиях – зонально-климатических либо топоэдафических. Оно наблюдается, в частности, в чабрецово-толокнянковых сосняках на доломитах южной (среднетаежной) Карелии, где *Arctostaphylos uva-ursi* и *Vaccinium vitis-idaea*

сочетаются с *Convallaria majalis* и *Thymus serpyllum.* Другой пример, обусловленный уже не зональной приуроченностью сообществ, но «правилом предварения» (см. выше), – бруснично-астрагало-толокнянковые сосняки на южных склонах карстовых логов на Пинеге и Северной Двине; здесь согосподствуют *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus saxatilis* наряду с *Lathyrus vernus* и *Calamagrostis epigeios.* Сходные соотношения доминирующих геоэлементов наблюдаются в ключевых травяно-сфагновых сосняках средней тайги – как молиниевых, так и горцовых (Sphagno-warnstorfii-P. bistortaetosum). В этом случае могут играть роль как зональная приуроченность сообществ, так и минеральное богатство грунтовых вод, интенсифицирующее биологический круговорот [27]. Во всех случаях наблюдаемая пропорция составляет 60–70 против 10–15 и 15–20% Д.

Исключительным случаем выступают брусничные скальные сосняки на диабазах южной Карелии (Vaccinio-P. var. Sedum acre), где за счет *S. acre* и *Viola tricolor* в составе яруса абсолютно преобладают полизональные виды (70% Д). Однако мы располагаем лишь одним описанием данного типа; возможно, результат случаен.

Лишайниково-моховой ярус

В абсолютном большинстве зеленомошных – брусничных и черничных – типов как сосняков, так и лиственничников спектр широтных геоэлементов лишайниково-мохового яруса сходен с таковым сосудистых, т.е. имеет выраженные зональные черты за счет преобладания бореальных видов таежных зеленых мхов (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum polysetum, Ptilium crista-castrensis*; в сумме 85–95% Д). Аналогичный тип спектра яруса наблюдается в сосняках папоротничковых (Gymnocarpio-P.) и северотаежных (в том числе карстовых) костянично-брусничных (Rubo-saxatili-Vaccinio-P.), а также в большинстве синтаксонов лиственничников на карсте. Здесь моховой ярус сформирован все теми же таежными видами.

К этой же группе типов примыкают астрагалово-толокнянковые сосняки на обнажениях пинежских и северодвинских гипсов и вейниковые сосняки на доломитах. В обоих случаях характерные для этих синтаксонов кальцефильные виды мхов произрастают в малом обилии и не оказывают влияния на пропорции спектра. При этом как в сосняках вейниковых, так и в астрагалово-толокнянковых спектры геоэлементов мохового и травяно-кустарничкового ярусов различаются, поскольку в составе последнего бореальные доминанты сопровождаются таковыми иных геоэлементов.

В сосняках костянично-вейниковых на песках и супесях, а также кисличных согосподствуют бореальные и бореонеморальные виды мохообразных (40–65 против 25–45% Д). Сходные пропорции наблюдаются также в моховом покрове лиственничников карстовых папоротничковых (Rubo-saxatili-Vaccinio-L. gymnocarpietosum) и логовых травяных (Aconito-L. typicum; 70 против 20% Д). В числе бореонеморальных доминантов наиболее активны

Rhytidiadelphus triquetrus и (в сосняках) *Sciurohypnum oedipodium* s. l. В реликтовых травяных лиственничниках на обнажениях известняков к бореальным доминантам мохового покрова добавляется полизональный (*Abietinella abietina*; 15% Д), тогда как роль бореонеморального элемента (согосподствующего в травяно-кустарничковом ярусе) нивелируется. Однако во всех перечисленных случаях спектры геоэлементов мохового и травяно-кустарничкового ярусов все же однотипны или хотя бы близки.

Во многих других синтаксонах светлохвойных лесов спектры широтных элементов лишайниково-мохового яруса существенно отличаются от таковых вышележащих ярусов. Это обусловлено древностью и значительной протяженностью ареалов, а также большей экологической пластичностью многих видов лишайников и мохообразных. В частности, возникает необходимость выделения особого арктобореального элемента. Его представители равно активны в таежной и тундровой зонах [34, 35], что среди сосудистых растений региона характерно разве что для видов *Eriophorum*. Именно к этому элементу относятся многие доминанты напочвенного яруса лишайниковых (*Cladina rangiferina* s. l., *Stereocaulon paschale*) и (особенно) заболоченных сосняков, в том числе такие активные торфообразователи, как *Sphagnum angustifolium, S. magellanicum* и *S. fuscum*.

Для напочвенного яруса большинства синтаксонов лишайниковых сосняков как средней, так и северной тайги характерно непривычное для глаз флориста сочетание арктобореального элемента с бореальным (*Cladina stellaris*, *Cladonia uncialis, Pleurozium schreberi*) и полизональным (*Cladina arbuscula* s. l., далее других представителей рода проникающая на юг, в том числе в сосновые боры лесостепи; соответственно 15–25 против 15–50 и 25–55% Д). Сходные соотношения геоэлементов в составе яруса наблюдаются также в сосняках воронично-брусничных северной тайги Двино-Печорского региона, чабрецово-толокнянковых на доломитах южной Карелии, воронично-черничных скальных на силикатных породах северной Карелии (Empetro-Myrtillo-P. linnaetosum; здесь господствующим представителем бореального элемента становится *Hylocomium splendens*). Среди лиственничных редколесий сходное соотношение геоэлементов яруса наблюдается у чернично-ерниково-лишайникового типа (Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. Vaccinium myrtillus). Среди заболоченных сосновых лесов аналогичные соотношения геоэлементов характерны для среднетаежных сосняков сфагново-зеленомошных – как на песках (Polytricho-Ledo-P.), так и на скалах (Sphagno russowii-Myrtillo-P.), а также для прибеломорских сосняков ерниково-хвощово-сфагновых (Sphagno girgensohnii-Equiseto-P. betuletosum nani). В этих сообществах доминирующими арктобореальными видами в моховом ярусе являются *Sphagnum russowii*, *S. capillifolium* либо *S. girgensohnii*, бореальными – все те же виды таежных зеленых мхов. Из полизональных видов в число доминантов попадает *Polytrichum commune*, проникающий далеко на юг по окраинам болот и лесным гарям.

В пойменных лиственничных редколесьях (Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum) моховой покров почти не развит. Трудно оценить, за счет каких видов сформировались аналогичные пропорции яруса, и не случайно ли это.

В прибеломорских сосняках вороничных, в северотаежных кустарничково-сфагново-зеленомошных сосняках, а также в большинстве синтаксонов как травяно-, так и кустарничково-сфагновых сосняков наблюдается согосподство арктобореальных и бореальных (видов (40–80 против 15–55% Д) при незначимой роли полизональных. К доминирующим представителям арктобореального элемента относятся перечисленные выше виды сфагновых мхов, *Sanionia uncinata* и *Rhizomnium pseudopunctatum*, бореального – таежные зеленые мхи, приуроченные к микроповышениям, а также *Sphagnum centrale, S. fallax, S. wulfianum, Pseudobryum cinclidioides, Calliergonella lindbergii*. В сосняках вороничных значимую роль в формировании яруса играют также лишайники рода *Cladina*. В наиболее сильно заболоченных типах сосновых лесов, среди которых «типичные» вахтовые, среднетаежные ключевые молиниевые и горцовые, чернично-багульниковые по подтопленным окраинам болот, а также среднетаежные ерниковые сфагновые по мощной торфяной залежи, доминирование арктобореальных видов мхов становится абсолютным.

Для мохового покрова ерниково-зеленомошных лиственничных редколесий (Hylocomio-Betulo nani-L.) и для подгольцовых травяных (Bistorto-Geranio-L. avenelletosum), напротив, характерно сочетание бореальных (таежнолесных) видов мхов с полизональными (*Polytrichum commune*; 60–70 против 15–30% Д) при снижении роли арктобореального элемента, что свидетельствует об улучшении условий дренажа и отсутствии прогрессирующего заболачивания (и, соответственно, снижении роли рода *Sphagnum*).

В горно-лесных травяных лиственничных редколесьях Bistorto-Geranio-L. anthoxanthetosum к арктобореальным (*Sphagnum capillifolium, Polytrichum strictum, Tomentypnum nitens*; 40% Д) и бореальным (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum fuscescens*; 30% Д) видам яруса добавляются гипоарктомонтанные (*D. congestum, Ptilidium ciliare*; 15% Д), благодаря уменьшению теплообеспеченности экотопов в силу их широтного и высотного положения. Суровость микроклимата еще более нарастает в лишайниковых лиственничных редколесьях Stereocaulo-Cladino-L. armerietosum и betuletosum var. typicum, где четвертым доминирующим компонентом спектра становятся арктоальпийские виды (*Flavocetraria cucullata, F. nivalis; Rhytidium rugosum*; 20–25% Д). Однако формирование аналогичного 4-компонентного спектра в напочвенном ярусе прибеломорских толокнянково-лишайниковых сосновых редколесий (Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum var. Arctostaphylos uva-ursi), где арктоальпийский элемент входит в число доминирующих (35% Д) за счет *Arctoparmelia centrifuga*, происходит скорее вследствие сильных пожаров, не только разреживающих древесный ярус, но и обнажающих скальный субстрат.

Наконец, в подгольцовых осочково-ерниково-лишайниковых лиственничных редколесьях арктоальпийские (*Dicranum elongatum*, *Flavocetraria cucullata, F. nivalis*), гипоарктомонтанные (*Racomitrium lanuginosum*) и арктобореальные (*Ptilidium ciliare, Cladina rangiferina*) лишайники и мохообразные господствуют наряду с полизональной *C. arbuscula* (все элементы – по 20–30% Д).

Как и в случае яруса кустарничков и трав, особняком стоит спектр мохового яруса сосняков брусничных на диабазах, где согосподствуют бореонеморальные (*Grimmia muehlenbeckii*; 25% Д) и полизональные (*Dicranum scoparium*; 55% Д) мхи. Однако данный результат требует подтверждения на большем числе описаний.

Таким образом, спектры широтных географических элементов лишайниково-мохового яруса могут как соответствовать таковым травяно-кустарничкового яруса, особенно в условиях, приближенных к зональным, так и существенно отличаться от них. В случае заболоченных типов сосновых лесов отличия объясняются древностью ареалов («age and area» [36]) вкупе с высокой активностью видов сфагновых мхов в благоприятных для них экологических условиях. Труднее объяснить различия соответствующих спектров, наблюдаемые в сосняках лишайниковых, чабрецово-толокнянковых на доломитах или астрагалово-толокнянковых на обнажениях гипсов, а также в лиственничных редколесьях. Возможно, в данном случае необходимо прибегать к историко-климатическим интерпретациям, используя концепцию инкумбации и декумбации ярусов, как это ранее делал В.Б. Сочава [37].

Выводы:

1. Спектры широтных географических элементов синтаксонов светлохвойных (сосновых и лиственничных) лесов, «взвешенные» с учетом проективного покрытия слагающих их видов, в зависимости от яруса могут иметь как закономерно присущие им зональные либо высотно-поясные, так и иные черты. При этом спектры различных ярусов в сообществах одного и того же типа могут различаться.

2. Зональные либо высотно-поясные черты наиболее сильно выражены в спектрах ценофлор зеленомошной группы типов леса. По мере нарастания либо уменьшения увлажнения и / или минерального богатства почв структура спектра закономерно изменяется.

3. Синтаксонам, характерным для более богатых почв (при различных условиях увлажнения), нередко свойственно более активное участие видов бореонеморального и / или полизонального геоэлементов в спектрах того или иного яруса независимо от зональной / поясной приуроченности этих синтаксонов. В большинстве случаев это обусловлено большей теплообеспеченностью соответствующих экотопов в силу «правила предварения» Вальтера–Алехина, однако в ряде случаев может предполагать иные причины.

4. В спектрах синтаксонов, развитых в условиях олиготрофного либо мезотрофного заболачивания, особенно по мощной торфяной залежи, зако-

номерно выражены более северные (гипоарктические) черты, аналогичные наблюдающимся в предтундровых либо подгольцовых синтаксонах.

5. Спектры геоэлементов кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов обычно близки по своей структуре. Спектры лишайниково-мохового яруса в зональных условиях (т.е. в зеленомошной группе типов леса) аналогичны таковым вышележащих ярусов, при большем либо меньшем увлажнении – существенно отличаются от них. При объяснении отличий всегда необходим учет как экологических, так и исторических критериев.

6. Сосновым и лиственничным лесам аналогичных типов нередко свойственны разнотипные спектры геоэлементов того или иного яруса, что подтверждает различия в истории формирования соответствующих формаций, а также правомерность доминантно-флористического подхода к классификации.

7. В спектрах географических элементов ценофлор, «взвешенных» по проективному покрытию слагающих их видов, до известной степени нивелируются их (ценофлор) реликтовые черты; для анализа последних более подходит «взвешивание» спектров с учетом встречаемости видов.

Литература

1. *Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь : Изд-во ПермГУ, 1991. 80 с.
2. *Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
3. *Кучеров И.Б., Филимонова Л.В., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А.* Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Труды Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10. С. 71–84.
4. *Кучеров И.Б., Чуракова Е.Ю.* Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, № 6. С. 24–36.
5. *Василевич В.И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.
6. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2007. 304 с.
7. *Кучеров И.Б., Зверев А.А.* Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3. С. 46–80.
8. *Кучеров И.Б.* Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток : Дальнаука, 2013. Вып. 61. С. 159–217.
9. *Кучеров И.Б.* Травяно-зеленомошные мезофильные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 9. С. 1108–1129.
10. *Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 6. С. 733–763.
11. *Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Труды Карельского НЦ РАН. Сер. биогеографическая. 2012. № 1. С. 16–32.
12. *Кучеров И.Б., Зверев А.А.* Лиственничные леса северо-востока Европейской России. I. Предтундровые и подгольцовые редколесья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 3 (11). С. 81–109.

13. *Кучеров И.Б., Зверев А.А.* Лиственничные леса северо-востока Европейской России. II. Средне- и северотаежные леса // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 1. С. 28–50.
14. *Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. 1992. Bd 18. S. 1–258.
15. *Ипатов В.С.* Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб. : Изд-во СПбГУ, 1998. 93 с.
16. *Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П.* Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб. : Наука, 2001. 269 с.
17. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
18. *Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1 : *Sphagnaceae–Hedwigiaceae* // Arctoa. 2003 а. Т. 11. Прилож. 1. С. 1–608. Т. 2 : *Fontinalaceae–Amblystegiaceae* // Arctoa. 2003 б. Т. 11. Прилож. 2. С. 609–944.
19. *Шляков Р.Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л. : Наука, 1976. 92 с.; Вып. 2. Л. : Наука, 1979. 191 с.; Вып. 3. Л. : Наука, 1980. 188 с.; Вып. 4. Л. : Наука, 1981. 221 с.; Вып. 5. Л. : Наука, 1982. 196 с.
20. *Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T.* Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. № 6. P. 1–123.
21. *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.
22. *Определитель* лишайников СССР. Т. 1. Л. : Наука, 1971. 412 с.; Т. 2. Л. : Наука, 1974. 284 с.; Т. 3. Л. : Наука, 1975. 275 с.; Т. 4. Л. : Наука, 1977. 344 с.; Т. 5. Л. : Наука, 1978. 305 с.
23. *Определитель* лишайников России. Т. 6. СПб. : Наука, 1996. 203 с.; Т. 7. СПб. : Наука, 1998. 166 с.; Т. 8. СПб. : Наука, 2003. 277 с.; Т. 9. СПб. : Наука, 2004. 339 с.; Т. 10. СПб. : Наука, 2008. 515 с.
24. *Сукачев В.Н.* Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М. : Сельхозгиз, 1931. 328 с.
25. *Walter H.* Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1927. 458 s.
26. *Вальтер Г., Алехин В.В.* Основы ботанической географии. М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. 715 с.
27. *Лархер В.* Экология растений / пер. с нем. М. : Мир, 1978. 384 с.
28. *Ярошенко П. Д.* Геоботаника. 2-е изд. М. : Просвещение, 1969. 201 с.
29. *Горышина Т.К.* Экология растений. М. : Высш. школа, 1979. 368 с.
30. *Малков В.Н., Гуркало Е.И., Монахова Л.Б. и др.* Карст и пещеры Пинежья. М. : ЭКОСТ, 2001. 208 с.
31. *Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
32. *Geiger R.* The climate near the ground. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1957. 494 p.
33. *Кучко А.А.* Снежный покров в лесах заповедника «Кивач» и его влияние на промерзание и оттаивание почвы // Труды заповедника «Кивач». Петрозаводск : Карел. кн. изд-во, 1968. Вып. 1. С. 159–171.
34. *Чиненко С.В.* Положение восточной части Баренцевоморского побережья Кольского полуострова в системе флористического районирования : автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб. : БИН РАН, 2008. 26 с.
35. *Чиненко С.В.* Сравнительный анализ ценофлор восточной части Мурманского побережья Кольского полуострова // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 2. С. 134–166.

36. *Willis J.C.* Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1922. X+260 p.
37. *Сочава В.Б.* Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Труды Ботанического музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 1–47.

Поступила в редакцию 12.12.2013 г.; повторно 25.04.2014 г.; принята 30.04.2014 г.

Авторский коллектив:
Кучеров Илья Борисович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, Россия). E-mail: atragene@mail.ru
Зверев Андрей Анатольевич – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: ibiss@rambler.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26). P. 53–73

doi: 10.17223/19988591/26/5

Ilya B. Kucherov[1], Andrei A. Zverev[2]

[1] *Laboratory of Forest Zone Vegetarion, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russian Federation.*
E-mail: atragene@mail.ru
[2] *Department of Botany, Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.*
E-mail: ibiss@rambler.ru

Spectra of latitudinal chorological elements of the floras of light-coniferous forest syntaxa in the north of European Russia: an analysis implying species dominance

The purpose of the publication is to compare the latitudinal geographical elements of pine (*Pinus sylvestris*) and larch (*Larix sibirica*) forest coenofloras on the territory of the middle and northern taiga of European Russia and adjacent areas of the Urals and to identify factors that lead to the observed proportion of chorological elements by assessing the role of dominant in secondary layers. We processed spectra of latitudinal chorological elements of floras of the 71 syntaxa of light-coniferous (Scots pine and Siberian larch) forests and open woodlands, previously distinguished in the northern and middle boreal subzones of European Russia according to a combined dominant-floristic approach to vegetation classification, using factor sets of the Integrated Botanical Information System (IBIS 6.2) software package. The spectra elements were weighed by projective cover (%) of plant species which belong to a corresponding chorological element in a given community layer. We set up several hypotheses presuming natural factors which govern the spectra proportions.

The boreal element dominates the spectra of **Vaccinio-** and **Myrtillo-Pinetum** and **Hylocomio-Laricetum**, developed in mesic sites with mesotrophic soil nutrition regime, due to maximal expression of zonal climatic factors. The corresponding species are *Picea abies* s. l., *Pinus sylvestris*, and other boreal-forest tree dominants in the undergrowth, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* and the accompanying low herb species, typical of the Eurasian dark-coniferous forest, in the dwarfshrub-herb layer, and *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* and other feathermoss species in the ground layer.

The proportions of spectra change regularly in line with the soil moisture and/or mineral richness increase or decrease. The syntaxa restricted to more rich soils, like **Oxalido-Pinetum** on abandoned fellfield or **Thymo-Arctostaphylo-Pinetum** on dolomite outcrops, are usually typical of the boreal-nemoral and/or multizonal element which become co-dominant in the understorey and/or the dwarfshrub-herb layer. Species of a hypoarctic element like tundra-bog dwarfshrubs etc. play a pronounced role in the spectra of pine forests subject to oligotrophic/mesotrophic paludification as well as in subarctic/ subalpine open larch woodlands.

The spectra of different layers may demonstrate different proportions of latitudinal elements in a given syntaxon. The moss layer spectra correspond to those of the layers composed of vascular plants in the zonal (mesic) conditions but become different when the soil moisture regime changes. Arctic-boreal and multizonal lichen species of *Cladina* build the ground layer of **Cladino-Pinetum** on dry sandy soils together with boreal ones. Whereas various arctic-boreal Sphagnum species dominate the ground layer in **Sphagno angustifolii-Ledo-Pinetum**, **Menyantho-Pinetum** and other syntaxa of pine forests on peat deposits.

Both ecological and historical factors should be taken in mind when the chorological spectra are compared. They could be distinctly different for the analogous units of pine and larch forests, the fact which confirms the difference in historical trends of formation of the latter as well as the appropriateness of the dominant-floristic approach.

The spectra of latitudinal elements, weighed by the species cover, emphasize the role of dominant species and hence the present state of plant communities but often level or hide the role of relict plants wit low abundance. For tracing the syntaxa flora history, comparison of the spectra weighed by plant species occurrence is more appropriate.

The article contains 2 tables, 37 ref.

Key words: *Pinus sylvestris*; *Larix sibirica*; middle-boreal forest subzone; northern-boreal forest subzone; European Russia; latitudinal chorological elements of the flora; flora of a syntaxon; plant community dominants.

References

1. Yurtsev BA, Kamelin RV. Osnovnye ponyatiya i terminy floristiki [Basic concepts and terms in floristics]. Perm': Izd-vo PermGU; 1991. 80 p. In Russian
2. Tolmachev AI. Vvedenie v geografiyu rasteniy [An introduction to the plant geography]. Leningrad: Leningrad State University; 1974. 244 p. In Russian
3. Kucherov IB, Filimonova LV, Kutenkov SA, Maksimov AI, Maksimova TA. Proportions of species distribution types in vascular floras of «Kivatch» reserve forest syntaxa. *Trudy Karel'skogo NC RAN – Proceedings of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences*. Petrozavodsk: 2006;10:71-84. In Russian
4. Kucherov IB, Churakova EYu. Comparative analysis of pine and larch forests of karst landscapes in middle reaches of Pinega river (Arkhangelsk Region). *Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologiya – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2009;114(6):24–36. In Russian
5. Vasilevich VI. Dominant-floristic approach in the distinction of plant associations. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1995;80(6):28-39. In Russian
6. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation: tutorial]. Tomsk: TML Press; 2007. 304 p. In Russian
7. Kucherov IB, Zverev AA. Scots pine-lichen forests in the middle and northern taiga of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;3:46-80. In Russian, English summary
8. Kucherov IB. Lichen-feathermoss and feathermoss pine forests of northern and middle taiga of European Russia. *Komarovskie chteniya – Komarov's memorial lectures.* 2013;61:159-217. In Russian

9. Kucherov IB. Mesic grass- and herb-feathermoss pine forests of northern- and middle-boreal forest subzones of European Russia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(9):1108-1129. In Russian
10. Kucherov IB, Kutenkov SA. Grass-peatmoss pine forests of the middle and northern taiga of European Russia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2011;96(6):733-763. In Russian
11. Kucherov IB, Kutenkov SA. Dwarf-shrubs peatmoss-feathermoss pine forests of the middle and northern taiga of European Russia. *Trudy Karel'skogo NC RAN. Ser. Biogeograficheskaya – Proceedings of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences*. *Biogeographical Series*. 2012;1:16-32. In Russian
12. Kucherov IB, Zverev AA. Siberian larch forests in the north-east of European Russia. I. Subarctic and subalpine open woodlands. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;3:81-109. In Russian, English summary
13. Kucherov IB, Zverev AA. Siberian larch forests in the north-east of European Russia. II. Northern and middle taiga forests. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;1:28-50. In Russian
14. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258.
15. Ipatov VS. Opisanie fitocenoza. Metodicheskie rekomendacii [Description of phytocoenosis. Guidelines]. St. Petersburg: St. Petersburg State Univ. Publ. House; 1998. 93 p. In Russian
16. Degteva SV, Zheleznova GV, Pystina TN, Shubina TP. Cenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennyh lesov Evropeiskogo Severa [Coenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North]. St. Petersburg: Nauka; 2001. 269 p. In Russian
17. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nyh gosudarstv (v predelah byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: "Mir & Sem'ya-95"; 1995. 991 p.] In Russian
18. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mhov sredney chasti Evropeiskoj Rossii [Moss Flora of the middle part of European Russia]. Vol. 1: Sphagnaceae-Hedwigiaceae. *Arctoa*. 2003; 11(App.1):1-608; Vol. 2: Fontinalaceae-Amblystegiaceae. *Arctoa.* 2003;11(App.2):609-944. In Russian
19. Shlyakov RN. Pechenochnye mhi Severa SSSR. [Hepatic mosses of the north of the USSR]. Vol. 1. Leningrad: Nauka; 1976. 92 p.; Vol. 2. Leningrad: Nauka; 1979. 191 p.; Vol. 3. Leningrad: Nauka; 1980. 188 p.; Vol. 4. Leningrad: Nauka; 1981. 221 p.; Vol. 5. Leningrad: Nauka; 1982. 196 p. In Russian
20. Vitikainen O, Ahti T, Kuusinen M, Lommi S, Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland. *Norrlinia*. 1997;6:1-123.
21. Hultén E, Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 vol. Königstein: Koeltz Sci. Publ.; 1986. 1172 p.
22. Opredelitel' lishainikov SSSR [Handbook of lichens of USSR]. Vol. 1. Leningrad: Nauka; 1971. 412 p.; Vol. 2. Leningrad: Nauka; 1974. 284 pp. Vol. 3. Leningrad: Nauka; 1975. 275 pp.; Vol. 4. Leningrad: Nauka; 1977. 344 pp.; Vol. 5. Leningrad: Nauka; 1978. 305 pp. In Russian
23. Opredelitel' lishainikov Rossii. [Handbook of lichens of Russia]. Vol. 6. St. Petersburg.: Nauka; 1996. 203 p.; Vol. 7. St. Petersburg.: Nauka; 1998. 166 p.; Vol. 8. St. Petersburg: Nauka; 2003. 277 p.; Vol. 9. St. Petersburg: Nauka; 2004. 339 p.; Vol. 10. St. Petersburg: Nauka; 2008. 515 p. In Russian
24. Sukachyov VN. Rukovodstvo k issledovaniyu tipov lesov [Guide to the study of forest types]. 3rd ed. Moscow: Selkhozgiz; 1931. 328 p. In Russian
25. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena: Gustav Fischer Verlag; 1927. 458 p.
26. Walter G, Alekhin VV. Osnovy botanicheskoy geografii [Basics of botanical geography]. Moscow, Leningrad: Biomedgiz; 1936. 715 p. In Russian
27. Larher B. Plant ecology. Viktorov DP, translated from German; Rabotnov TA, editor. New York: Wiley; 1978. 384 p. In Russian
28. Yaroshenko PD. Geobotanika [Geobotany]. 2nd ed. Moscow: Prosveshhenie; 1969. 201 p. In Russian

29. Goryshina TK. Ekologiya rasteniy [Plant ecology]. Moscow: Vysshaya shkola; 1979. 368 p. In Russian
30. Malkov VN, Gurkalo EI, Monakhova LB, Shavrina EV, Gurkalo VA, Franz NA. Karst i peshhery Pinezh'ja [Karst and caves of Pinega]. Moscow: "ECOST"; 2001. 208 p. In Russian
31. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnohvojnoy taigi [On the history and development of dark coniferous taiga]. Moscow; Leningrad: AS of USSR; 1954. 156 p. In Russian
32. Geiger R. The climate near the ground. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press; 1957. 494 p.
33. Kuchko AA. Snezhniy pokrov v lesah zapovednika "Kivach" i ego vliyanie na promerzanie i ottaivanie pochvy [Snow cover in the forest state reserve "Kivatch" and its impact on the freezing and thawing of the soil]. *Trudy zapovednika "Kivach" – Proceedings of the reserve "Kivatch"*. Petrozavodsk: Karelian Publishing House; 1968;1:159-171. In Russian
34. Chinenko SV. Polozhenie vostochnoy chasti Barentsevomorskogo poberezh'ya Kol'skogo poluostrova v sisteme floristicheskogo rayonirovaniya [Position of the eastern part of the Barents Sea coast of the Kola Peninsula in the floristic zoning system] [CandSci Dissertation Abstract]. St. Petersburg: BIN RAS; 2008. 26 p. In Russian
35. Chinenko SV. Comparative analysis of coenotic floras of the eastern part of the Murman Coast of Kola Peninsula. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal.* 2013;98(2):134-166. In Russian
36. Willis JC. Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1922. X+260 p.
37. Sochava VB. Predely lesov v gorah Ljapinskogo Urala [Limits of forests in the Lyapinsky Urals mountains]. *Trudy Botanicheskogo muzeya AN SSSR – Proceedings of the Botanical Museum of the Academy of Sciences of the USSR.* 1930; 22:1-47. In Russian

Received 12 December 2013;
Revised 25 April 2014;
Accepted 30 April 2014.