

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.9:[581.526.426.2+581.526.3](470)

doi: 10.17223/19988591/61/3

Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России

Илья Борисович Кучеров¹, Андрей Анатольевич Зверев^{2,3},
Светлана Валентиновна Чиненко⁴

^{1,4} Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия

² Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

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

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

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, ibiss@rambler.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>, chinenko@binran.ru

Аннотация. Анализируются ценоотические позиции 14 гипоарктических видов сосудистых растений в различных подзонах таежной зоны в сравнении с подзоной южных тундр. В основу анализа положена выборка из 4995 геоботанических описаний, выполненных в Европейской России в 1996–2018 гг. Олиготрофные гипоарктические виды представлены двумя основными флорозементами – тундрово-болотным и пустошно-боровым. Виды тундрово-болотного элемента (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*) в таежной зоне тяготеют к грядам верховых болот, заболоченным ельникам и соснякам сфагновым. Данный элемент – один из наиболее древних в своей фракции, поскольку его представители достигают южной тайги. Для них характерны протяженные ареалы, ангаридское происхождение, обычно также нейтральность в отношении фактора континентальности; исключение – субокеаническая *Rubus chamaemorus*. Океанические виды пустошно-борового элемента (*Empetrum hermaphroditum*) сформировались в позднелетичное время на приморских пустошах атлантического сектора Гипоарктики и затем расселились в пригляциальные и горные тундры, а из них в голоцене – в северотаежные леса зеленомошных типов. Мезотрофные и мезозвтрофные гипоарктические виды (*Viola biflora*, *Saussurea alpina*), как океанические, так и континентальные, формируют ивняково-таежный элемент, приуроченный к луговинным тундрам и травяным ивнякам из *Salix lanata*. В крайнесеверной тайге виды переходят под полог березовых криволесий и (далее к югу) высокотравных и травяно-сфагновых ельников. Последние соответствуют ценоотической нише рассматриваемых видов в южной полосе северной тайги, но в средней и южной тайге рефугиумами видов становятся ключевые болота. В целом для севера Европейской России среди гипоарктических видов преобладают океанические. Нейтральные виды обильны, но не столь разнообразны, а континентальные (*Eriophorum russeolum*, *Saxifraga aestivalis*) появляются лишь ближе к Уралу.

Ключевые слова: верховые болота, гипоарктический флороземента, Европейская Россия, еловые леса, история флоры и растительности, сосновые леса, таежная зона, южные тундры

Источник финансирования: работа И.Б. Кучерова и С.В. Чиненко выполнена в рамках государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А.А. Зверева – государственного задания ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9.

Благодарности: авторы признательны канд. биол. наук С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова) за предоставление неопубликованных описаний, д-ру биол. наук В.Ю. Нешатаевой, д-ру биол. наук С.С. Холоду, д-ру биол. наук О.Г. Барановой (БИН РАН) и канд. биол. наук В.М. Бубыревой (СПбГУ) за ценные консультации.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценоотические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 45–87. doi: 10.17223/19988591/61/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/3

Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia

Ilya B. Kucherov¹, Andrei A. Zverev^{2,3}, Svetlana V. Chinenko⁴

^{1,4} V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

² Tomsk National Research State University, Tomsk, Russian Federation

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

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

^{2,3} <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>, ibiss@rambler.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>, chinenko@binran.ru

Summary. The aim of this study is that of revealing changes in phytocoenotical positions of hypoarctic, hypoarctic-montane, and arctic-boreal vascular plant species in different subzones of the boreal-forest zone in comparison with those in southern hypoarctic tundras where such species prevail. For this purpose, we use 14 model species registered in the set of 4995 relevés made in European Russia in 1996–2018 (See Fig. 1). The set was classified following the dominant-determinant approach to vegetation. We distinguish 16 vegetation units for the southern hypoarctic tundra subzone (See Table 1) and the same number of units for the boreal-forest zone with several subzones and belts (See Table 2), 5 crowberry heath, peatmoss bog, and matgrass meadow units similar in both cases. Changes in species positions are traced following these units combined in rows for analogous habitats in different subzones.

Many species of the hypoarctic fraction of a flora occur in mires (which is well-known) but also successfully penetrate under the coniferous forest canopy in the northern-boreal subzone. But middle- and southern-boreal forest communities serve as refugia for these species no more. The latter survived only in bogs and fens, some of them (*Nardus stricta*, *Bistorta vivipara*) also in secondary matgrass meadows.

Most of the hypoarctic species (in the broad sense of the term) are oceanic in the study area. Such are *Nardus stricta*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Saussurea alpina*, etc. This fact is proved by the statistically testified values of Spearman rank correlation r_s between species cover (%) and Conrad continentality index (See Table 3). Prevalence of the oceanic species

correspond to both the zonal characters of the Hypoarctic climate as a whole (cold but damp) and the meridional characters of its European sector. Plants neutral in respect to continentality (*Eriophorum vaginatum*, *Betula nana* in bogs, etc.) often dominate but are never represented by so many species. The continental plants (*E. russeolum*, *Saxifraga aestivalis*) occur more close to the Urals in the boreal-forest zone (See Table 3).

Oceanic hypoarctic species are most typical for oligotrophic communities on acidic soil, including those with developed peat or raw humus deposits. But they also occur in communities on rich soil or carbonate rock, although never so abundant.

Oligotrophic hypoarctic species are represented by the three major floristic elements, namely the tundra-bog, the hollow, and the heath-redwood ones. The tundra-bog plants (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, etc.; the "cortege" of *Betula nana*) occur on peatmoss bog ridges and in bogged Siberian spruce- and Scots pine-peatmoss forests. This element is seemingly one of the most ancient among the hypoarctic plants in the boreal-forest zone, as its representatives reach the southern-boreal bogs in their distribution. Vast ranges, Angara-land origins, usually also the neutral response to continentality changes are typical for such plants, to the exception of the suboceanic *Rubus chamaemorus*.

The hollow element (*Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, *Trichophorum cespitosum*, *Carex rotundata*) is close to the tundra-bog one in species distribution and age of formation. But hygrophites prevail among its species.

Oceanic species of the heath-redwood element (*Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, etc.; the "cortege" of *Empetrum hermaphroditum*) probably originated in maritime heaths of the Subarctic oceanic sectors in the Late Tertiary. They migrated to periglacial and mountain tundras in the Pleistocene and then to the northern-boreal coniferous forests of feathermoss types in the Holocene. *Empetrum hermaphroditum* becomes sub-dominant in the dwarfshrub layer of both pine and spruce northern-boreal forests. *Chamaepericlymenum suecicum* occurs in feathermoss-spruce forests of the northernmost-boreal belt but only in peatmoss-spruce ones in the southern belt of the subzone. In the middle-boreal subzone, the first species becomes rare and restricted to treeless rocky or maritime habitats, and the second one is known from its relict Little Ice Age findings.

Species of the heath-redwood element are also closely associated with the supralittoral hypoarctic ones (the "cortege" of *Leymus arenarius*) in their present-day distribution in maritime habitats.

Mesotrophic and mesoeutrophic hypoarctic species, both the oceanic and the continental ones, form the poorly known willow-taiga element. These are *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, also *Alchemilla glomerulans* s.l. and *Epilobium hornemannii* in Fennoscandia, and *Saxifraga aestivalis* in the Cis-Urals and Urals. Such species occur in subnival meadow tundras and willow-herb thickets dominated by *Salix lanata* in the tundra zone. But they turn on to growing under the canopy of elfin mountain birch woodlands and, more southwards, riverine tall-herb and herb-peatmoss spruce forests in the northernmost-boreal belt. These types of spruce forests also represent the coenotic niche of these plants in the southern belt of the northern-boreal subzone. But spring fens become their only refugia in the middle- and southern-boreal subzones where spruce forests are mainly lacking the hypoarctic elements (See Tables 1, 2).

The hypoarctic species subdivision into ecological-phytocoenotical elements and sub-elements in the boreal-forest zone is dictated by history of genesis and migration of these species to no less extent than by their ecology.

The article contains 1 Figure, 3 Tables and 69 References.

Keywords: boreal-forest zone, European Russia, history of flora and vegetation, hypoarctic floristical element, peatmoss bogs; pine forests, southern hypoarctic tundras, spruce forests

Fundings: The work of I.B. Kuchеров and S.V. Chinenko has been carried out in accordance with the 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 in accordance with the official planning task of the Central Siberian Botanical Garden of the RAS Siberian Branch, project No AAAA-A21-121011290026-9.

Acknowledgements. The authors are grateful to Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State University) for the provision of his unpublished relevés, and to Dr. V.Yu. Neshataeva, Dr. S.S. Kholod, Dr. O.G. Baranova (Komarov Botanical Institute RAS) and Dr. V.M. Bubyreva (St.Petersburg State University) for their most valuable comments.

For citation: Kuchеров IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2023;61:45-87. doi: 10.17223/19988591/61/3

Введение

Предлагаемая статья продолжает серию публикаций, посвященных географической изменчивости ценотических позиций растений [1, 2]. Она посвящена гипоарктическим (в широком смысле) видам и их участию в сообществах таежной зоны Европейской России. В пределах последней данные виды, как правило, предстают реликтами ледниковой эпохи и/или холодных климатических интервалов голоцена, вплоть до «малой ледниковой эпохи» XIV–XIX вв. н. э. Исключением является полоса крайнесеверной тайги – особый широтный выдел [3], входящий в состав Гипоарктического ботанико-географического пояса [4] и, возможно, заслуживающий ранга отдельной подзоны [5]. В сообществах этой полосы гипоарктические виды служат одним из основных их компонентов, равно как и в южных тундрах. Целью работы является описание ценотических позиций этих видов в различных широтных выделениях, оценка зависимостей данных позиций от факторов макроклимата и анализ группирования видов в эколого-ценотические и исторические свиты.

В работе помимо собственно гипоарктических рассматриваются хорологически близкие к ним виды с гипоарктомонтанными и арктобореальными ареалами. Гипоарктический, гипоарктомонтанный и арктобореальный геоэлементы в совокупности образуют гипоарктическую фракцию флоры. Для собственно гипоарктических видов характерен «центр тяжести» их ареалов (ценоареал, т.е. та часть ареала, где условия произрастания вида близки к оптимальным, а ценотические позиции наиболее сильны [1]) в пределах Гипоарктического пояса [6], охватывающего типичные и южные тундры, предтундровые редколесья и крайнесеверную тайгу. Гипоарктомонтанные виды обычны в сообществах Гипоарктического пояса и субальпийского/подгольцового и нижней части альпийского/гольцового высотных поясов горных систем, лежащих к югу от последнего. Виды арктобореального элемента в равной степени представлены как в тундровой зоне (как минимум вплоть до Высокой Арктики), так и в зоне тайги [4, 7, 8]. Статус арктоборе-

альных видов при проведении анализа не вполне однозначен. Разные исследователи относили их к бореальной фракции флоры [4, 7], синонимизировали с гипоарктическими [9] либо, напротив, выделяли в отдельную фракцию [10]. Здесь, однако, мы предпочитаем рассматривать такие виды вместе с гипоарктическими, но в качестве независимого элемента.

От гипоарктических видов следует отличать гипоарктобореальные, относящиеся к бореальной фракции флоры. Ценоареал этих видов приходится на крайнесеверную тайгу («полосу редкостойных лесов» М.Л. Раменской) и южную полосу северотаежной подзоны («полосу осветленных лесов») [11], лежащую к югу от границ Гипоарктики. К ним относятся *Ledum palustre* L. s.str., *Vaccinium uliginosum* L. s.str., *Salix phylicifolia* L., *Carex globularis* L., *Rubus arcticus* L. и другие характерные северотаежные доминанты. Рассмотреть их ценотические позиции уместнее в иной статье при обсуждении северных границ ареалов бореальных видов.

Материалы и методика исследования

В качестве модельных избраны 6 гипоарктических (*Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C.Hartm., *Eriophorum russeolum* Fries, *Betula nana* L., *Rubus chamaemorus* L., *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn., *Petasites frigidus* (L.) Fries), 5 гипоарктомонтанных (*Nardus stricta* L., *Trichophorum cespitosum* (L.) C.Hartm., *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey., *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, *Viola biflora* L.) и 3 арктобореальных (*Eriophorum angustifolium* (L.) Honck., *E. vaginatum* L., *Saussurea alpina* (L.) DC.) вида. Ареалы этих растений заходят далеко вглубь зоны тайги к югу от границы Гипоарктического пояса, что может наблюдаться по всей Европейской России или только в Предуралье (*Eriophorum russeolum*), включая и Урал (*Viola biflora*, *Saxifraga aestivalis*). Следует отметить, что в «Арктической флоре СССР» [12] *Empetrum hermaphroditum* отнесена к арктоальпийским видам, исходя из общего простирания ее широтного ареала и сродства с кустарничково-лишайниковыми тундрами, включая дриадовые из *Dryas octopetala* L. или *D. punctata* (Juz.) Jurtz. Но в позднем плейстоцене и голоцене Северо-Запада России этот вид участвовал в миграционных потоках с преобладанием именно гипоарктических видов и входит в состав тех же сообществ, что и последние [9, 13]. В соответствии с этим мы рассматриваем *Empetrum hermaphroditum* как гипоарктомонтанный вид. Напротив, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, скорее гипоарктический по общему простиранию ареала [4, 12], в позднем плейстоцене Северной Европы расселялся вместе с *Dryas octopetala* s.l. и другими представителями «дриасовой флоры» [9, 14, 15], участвует в сложении совместных с ними реликтовых сообществ, а потому рассматривается как арктоальпийский.

Кроме 14 модельных в статье обсуждаются и другие гипоарктические виды с не столь широкими ареалами. Как правило, они не пересекают южную границу крайнесеверной тайги (*Carex rotundata* Wahlenb., *Salix lanata* L., *Betula czerepanovii* Orlova, *Alchemilla glomerulans* Buser s.l.,

Pedicularis lapponica L. и др.) или приурочены к особым топоэдафическим условиям к югу от нее (*Salix arbuscula* L., *Saxifraga hirculus* L.). Но в пределах Гипоарктического пояса они сопряжены с модельными видами в своем распространении и ценотической приуроченности, часто являются доминантами, а потому их ценотические позиции тоже нужно учитывать.

При анализе использованы 4 995 описаний растительности, выполненных при обследовании малонарушенных, в основном заповедных территорий Европейской России в 1996–2018 гг. (рис. 1; табл. 1, 2) и хранящихся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 [16]. Из них 295 сделаны С.В. Чиненко близ п. Дальние Зеленцы, 3 488 – И.Б. Кучеровым на всех остальных территориях, кроме Малоземельской и Тиманской тундр [17] и района стационара «Сивая Маска» [18, 19]. Описания И.Б. Кучерова производились лично либо вместе с товарищами по экспедициям: С.А. Кутенковым (ИБ КарНЦ РАН), А.В. Разумовской (ИП-ПЭС КНЦ РАН), В.В. Чепиной (ИГУ). Все описания выполнены в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных участков. Описания тундровой растительности производились на площади не менее 25 м², лесной – 400 м² при древостое глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика подробно изложена ранее [3]. Еще 472 описания из Пинежского заповедника предоставлены авторам С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова). 738 описаний взяты из литературы [17–25]. Описания, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале ПП [3].

При группировании описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация растительности, восходящая к работам В.Н. Сукачева [26] и Б.Н. Городкова [27] с уточнениями [3, 17, 19]. Выделены следующие укрупненные типы сообществ:

I – тундры: I.1–I.2 – ерничково-вороничные (с господством *Empetrum hermaphroditum* и гемипростратной *Betula nana*): I.1 – лишайниковые, I.2 – зеленомошные; I.3–I.5 – ерниковые (с ярусом ортотропной *B. nana*): I.3–I.4 – чернично-вороничные (с согосподством *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus* L.): I.3 – лишайниково-зеленомошные, I.4 – зеленомошные; I.5 – кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые.

II – пустоши: приморские вороничники и деренники (с *Chamaepericlymenum suecicum*), лапландские приозерные голубичники из *Vaccinium uliginosum*, средне- и южнотаежные верещатники из *Calluna vulgaris* (L.) Hull., боровые пустоши с *Festuca ovina* L. и/или *Pilosella officinarum* F.Schultz & Sch.Bip. по ковру *Cladonia* spp. и других видов лишайников и зеленых мхов.

III – березовые (из *Betula czerepanovii*) криволесья и (на Баренцевоморском побережье) стланики: III.1 – вороничные лишайниковые и зеленомошные, III.2 – чернично-деренные, III.3 – травяные (гераниевые с *Geranium sylvaticum* L., крупнопapотниковые с *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz).

IV – кустарничковые ивняки: IV.1 – из *Salix glauca* L. (в тундровой зоне) и/или *S. phylicifolia* зеленомошные и сфагновые, IV.2 – пойменные из

S. lanata травяные (в тундровой зоне), IV.3 – пойменные из *S. dasyclados* Wimm. и *S. viminalis* L. (в таежной зоне).

V – еловые (из *Picea abies* (L.) Karst. s.l.) редколесья и редины: V.1 – зеленомошные, V.2 – травяные.

VI – растительность болот: VI.1 – торфяных бугров, гряд и кочек, VI.2 – сфагновых ковров и мочажин, VI.3 – ключевых болот и центральных водотоков аапа-болот.

VII – белоусовые (с господством *Nardus stricta*) луга и горные луговинные тундры.

VIII – разреженная растительность безлесных скал и осыпей (всех типов).

IX – ельники: IX.1 – черничные и воронично-черничные зеленомошные, IX.2 – высокотравные (аконитовые с *Aconitum septentrionale* Koelle, таволговые с *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., гераниевые), IX.3 – мезоэвтрофные сфагновые (со *Sphagnum warnstorffii* Russ.), IX.4 – мезотрофные (со *S. girgensohnii* Russ.) и олиготрофные (со *S. angustifolium* (C.Jens. ex Russ.) C.Jens.) сфагновые.

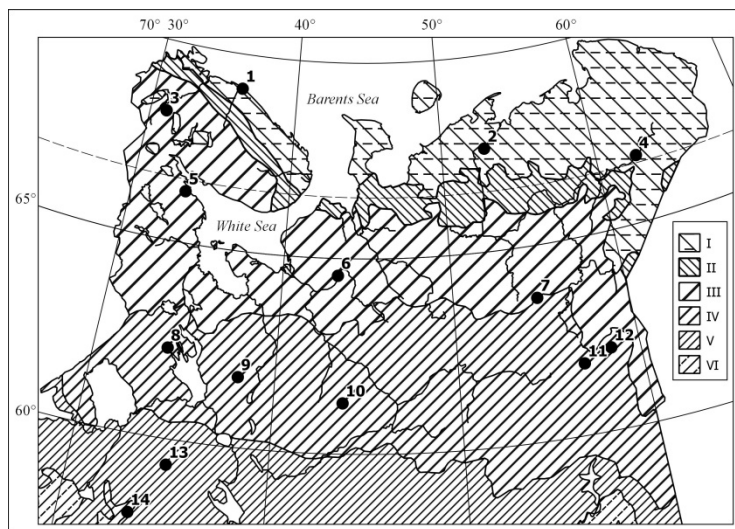


Рис. 1. Местоположение обследованных территорий. Заповедники: 3 – «Лопландский», 6 – «Пинежский» (вместе с верховьями р. Кулой), 8 – «Кивач», 11, 12 – «Печоро-Ильчский», лесничества: 11 – Якшинское, 12 – Верхнепечорское. Национальные парки: 9 – «Кенозерский», 14 – «Валдайский». 1 – окрестности п. Дальние Зеленцы, 2 – Малоземельская и Тиманская тундры, 4 – окрестности стационара «Сивая Маска», 5 – южный берег губы Чупа, 7 – окрестности п. Нижний Одес, 10 – среднее течение р. Устья, 13 – окрестности п. Сомино. Зоны и подзоны [28]: I – тундры, II – предтундровые редколесья, III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная, VI – подтайга [Fig. 1. Location of the study areas. Biosphere and strict nature reserves: 3 – Lapland, 6 – Pinega (together with the Kuloi R. upper reaches), 8 – Kivach, 11, 12 – Pechora-Ilych: 11 – Yaksha Forestry, 12 – Upper-Pechora Forestry. National Parks: 9 – Kenozero, 14 – Valday. 1 – Dalniye Zelentsy Stlmnt vicinities; 2 – Malozemelskaya and Timanskaya Tundras; 4 – Sivaya Maska Permanent Study Area; 5 – Chupa Bay southern shore; 7 – Nizhniy Odes Stlmnt vicinities, 10 – Ustya R. middle reaches, 13 – Somino Stlmnt vicinities. Zones and subzones [28]: I – tundras; II – open subarctic woodlands; III–VI – boreal forest: III – northern-boreal, IV – middle-boreal, V – southern-boreal, and VI – hemiboreal subzones]

Т а б л и ц а 1 [Table 1]
Постоянство и проективное покрытие гиппоарктических видов растений в сообществах тундровой зоны Европейской России
 [Constancy and cover of hypoarctic vascular plant species in different types of tundra zone communities in European Russia]

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	III.3	IV.1	IV.2	V.1	V.2	V1.1	V1.2	VII
1. Окрестности п. Дальние Зеленцы, подзона южных гиппоарктических тундр [Dalmiye Zelentsy Stlmtt vicinities, southern hypoarctic tundra subzone] 69°N, 36°E; GDD = 70; K = 12,9																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	4 ⁺	—	20 ⁺	10 ⁺	—	4 ⁺	—	11 ⁺	—	10 ⁺	40 ¹	—	—	6 ⁺	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	15 ⁺	—	5 ⁺	—	11 ⁺	—	20 ¹	—	—	—	11 ⁺	8 ⁺	3 ⁵⁰
<i>Trichophorum cespitosum</i>	2 ⁺	—	—	2 ⁺	8 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	31 ⁵	2 ⁺	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	2 ⁺	—	—	6 ⁺	33 ⁺	—	—	—	—	20 ⁺	—	—	—	24 ⁺	54 ⁴	2 ⁺
<i>E. vaginatum</i>	—	—	—	2 ⁺	50 ³	—	—	—	—	—	—	—	—	53 ²	23 ³	2 ⁴
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	91 ¹⁰	78 ¹⁹	—	13 ¹	25 ¹	34 ⁴	—	—	—	—	—	—	—	29 ²	35 ⁺	—
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	2 ⁺	—	100 ²⁴	54 ⁷	67 ⁶	10 ¹	20 ¹	33 ⁺	27 ⁺	90 ⁴	60 ¹	—	—	71 ³	42 ²	3 ⁴
<i>Rubus chamaemorus</i>	9 ⁺	11 ⁺	—	40 ⁵	91 ¹⁴	23 ¹	40 ⁺	33 ⁺	18 ⁺	70 ³	20 ⁺	—	—	88 ¹⁵	50 ¹	2 ¹
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ³⁴	89 ⁵²	100 ³⁵	88 ²³	100 ⁴³	92 ⁵¹	100 ³⁷	89 ¹¹	64 ⁶	80 ⁶	60 ²	—	—	100 ⁴²	65 ²	3 ⁴
<i>Viola biflora</i>	4 ⁺	—	—	15 ⁺	—	6 ⁺	—	11 ⁺	82 ⁶	10 ⁺	80 ⁶	—	—	6 ⁺	4 ⁺	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	9 ⁺	100 ²⁵	—	69 ²³	75 ¹¹	56 ¹⁸	40 ⁺	100 ³⁰	100 ¹³	80 ¹⁷	60 ¹¹	—	—	65 ¹⁰	27 ¹	2 ¹
<i>Saussurea alpina</i>	—	—	—	4 ⁺	8 ⁺	3 ⁺	—	22 ⁺	45 ³	20 ⁺	60 ⁺	—	—	6 ⁺	4 ⁺	2 ²
n (Σ = 295)	53	9	5	52	12	78	5	9	11	10	5	0	0	17	26	3
2. Малоземельская и Тиманская тундры, подзона южных гиппоарктических тундр [Malozemel'skaya and Timanskaya Tundras, southern hypoarctic tundra subzone] 68°N, 52–55°E; GDD = 262; K = 37,7																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	—	13 ⁺	—	—	—	—	18 ⁺	—	—	—	—	—	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60 ²	—
<i>E. russeolum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10 ⁺	—
<i>E. vaginatum</i>	4 ⁺	31 ⁺	17 ⁺	3 ⁺	73 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	88 ²	10 ⁺	—
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	73 ³	62 ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	—	—	100 ⁴⁸	3 ⁵⁵	100 ⁶⁶	—	38 ¹	2 ³	40 ²	47 ¹	8 ⁺	75 ⁵	30 ⁺	6 ⁺	10 ⁺	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	31 ⁺	17 ⁺	3 ⁺	87 ¹¹	—	—	—	—	29 ⁺	4 ⁺	—	—	100 ²⁶	20 ⁺	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ⁴⁸	100 ⁴⁰	100 ⁹	3 ⁶	47 ²	—	77 ²	2 ¹	40 ⁺	—	—	88 ⁵	30 ⁺	100 ¹⁸	—	—

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	I.1	I.2	I.3	I.4	I.5	II	III.1	III.2	III.3	IV.1	IV.2	V.1	V.2	VI.1	VI.2	VII
<i>Viola biflora</i>	–	6 ⁺	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	29 ¹	36 ⁺	–	30 ¹	–	20 ⁺	–
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	6 ⁺	–	1 ⁺	–	–	31 ⁺	2 ⁴	20 ⁺	–	–	13 ⁺	20 ⁺	–	–	–
<i>Petasites frigidus</i>	23 ⁺	25 ⁺	–	3 ¹	47 ⁺	–	–	–	–	17 ⁺	8 ⁺	–	–	–	40 ¹	–
<i>Saussurea alpina</i>	9 ⁺	6 ⁺	25 ⁺	1 ⁺	–	–	–	–	60 ⁺	12 ⁺	48 ¹	–	60 ⁺	–	20 ⁺	–
<i>n</i> (Σ = 174)	22	16	12	3	15	0	13	2	5	17	25	8	10	16	10	0
3. Заповедник «Латландский», горно-тундровый пояс [Lapland Biosphere Reserve, mountain tundra belt] 68°N, 31°E; <i>GDD</i> = 208; <i>K</i> = 32,2																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	48 ⁺	40 ⁺	2 ⁺	19 ⁺	–	–	15 ⁺	–	–	–	–	33 ⁺	–	–	–	–
<i>Nardus stricta</i>	–	–	–	–	71 ¹⁴	–	–	–	–	–	–	–	–	1 ²	14 ⁺	35
<i>Trichophorum cespitosum</i>	2 ⁺	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2 ⁺	57 ⁶	30
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	14 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	86 ¹⁶	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	14 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	3 ²³	29 ⁺	1
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	96 ⁹	100 ¹⁷	3 ²⁰	37 ⁶	–	–	23 ⁴	–	–	–	–	44 ¹	–	3 ²	29 ⁺	–
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	9 ⁺	10 ⁺	3 ⁷	93 ³⁶	86 ¹⁸	–	100 ²²	3 ⁸	3	–	15	89 ⁴¹	–	–	14 ⁺	3
<i>Rubus chamaemorus</i>	4 ⁺	30 ⁺	1 ¹	31 ⁺	57 ⁺	–	8 ⁺	–	–	–	–	11 ¹	–	3 ¹⁴	29 ⁺	1
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ¹⁴	100 ²⁷	3 ²⁵	100 ¹⁷	86 ⁵	–	100 ¹⁷	3 ¹³	3	–	+	100 ²¹	–	3 ¹²	57 ⁺	1
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	9 ⁺	–	1 ²	75 ⁶	100 ⁶	–	62 ²	3 ¹⁹	0,5	–	–	67 ⁴	–	1 ⁺	14 ⁺	–
<i>Saussurea alpina</i>	–	–	–	6 ⁺	57 ²	–	–	–	–	–	+	11 ⁺	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 120)	46	10	3	16	7	0	13	3	1	0	1	9	0	3	7	1
4. Окрестности стационара «Сивая Маска», южные гипоарктические тундры, лесотундра и болота																
[Sivaya Maska Permanent Study Area, southern hypoarctic tundra, forest-tundra, and mires] 67°N, 63°E; <i>GDD</i> = 245; <i>K</i> = 45,9																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	100 ³	78 ¹	27 ⁺	50 ¹	15 ⁺	–	20 ⁺	–	–	–	–	15 ⁺	–	–	–	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7 ⁺	22 ¹	–
<i>E. russeolum</i>	–	–	10 ⁺	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	5 ⁺	49 ⁵	–
<i>E. vaginatum</i>	10 ⁺	22 ⁺	51 ⁺	3 ⁺	46 ¹	–	–	–	–	–	–	35 ⁺	–	51 ³	31 ²	–
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer b]	100 ¹¹	100 ¹⁴	100 ¹⁵	100 ³³	100 ³⁷	–	100 ¹⁴	–	–	55 ³	68 ⁶	100 ²²	100 ¹⁹	100 ¹⁷	51 ⁵	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	40 ⁺	89 ²	100 ⁶	78 ¹	88 ⁴	–	20 ⁺	–	–	10 ⁺	25 ⁺	65 ²	50 ⁺	93 ¹⁶	37 ³	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	100 ¹³	100 ⁹	78 ³	90 ⁵	80 ³	–	100 ⁶	–	–	–	–	100 ⁷	100 ⁴	54 ⁵	4 ⁺	–
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	5 ⁺	2 ⁺	–	–	–	–	5 ⁺	6 ⁺	–	12 ⁺	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 360)	10	9	10	40	130	0	5	0	0	20	16	20	8	41	51	0

Примечания. Типы сообществ: I – тундры: I.1–I.2 – ерничково-вороничные; I.1 – лишайниковые, I.2 – зеленомошные; I.3–I.5 – ерниковые; I.3–I.4 – чернично-вороничные; I.3 – лишайниковые, I.4 – зеленомошные; I.5 – сфагново-зеленомошные и сфагновые. II – приморские вороничники и дернинники. III – березовые кривокопья и стланики: III.1 – вороничные, III.2 – чернично-деренные, III.3 – травяные. IV – ивняки: IV.1 – из *Salix glauca* и/или *S. phylicifolia* зеленомошные и сфагновые, IV.2 – из *S. lanata* травяные. V – еловые редины: V.1 – зеленомошные, V.2 – травяные. VI – тундровые болота: VI.1 – бугры и грады, VI.2 – ковры и мочажины. VII – белосушные луга и луговинные тундры. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). При числе описаний менее 5 постоянно выражено как число регистраций; для единственного описания даются только покрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0,5 % отмечены знаком «+». Прочерк «-» означает отсутствие вида; n – число описаний. Ярусy: b – кустарниковый, c – травяно-кустарничковый. *GDD* – сумма градусо-дней выше 10°C; *K* – коэффициент континентальности Конрада.

[Notes. Community types: I – tundras: I.1–I.2 – creeping dwarf-birch-crowberry: I.1 – lichen, I.2 – feathermoss; I.3–I.5 – bilberry-crowberry: I.3 – lichen, I.4 – feathermoss; I.5 – peatmoss-feathermoss and peatmoss. II – maritime crowberry or cornel heath. III – mountain-birch elfin woodlands and carpets: III.1 – crowberry, III.2 – bilberry-cornel, III.3 – grass-herb. IV – willow thickets: IV.1 – feathermoss and peatmoss with *Salix glauca* and/or *S. phylicifolia*, IV.2 – grass-herb with *S. lanata*. V – open Siberian spruce woodlands: V.1 – feathermoss, V.2 – grass-herb. VI – tundra bogs: VI.1 – peat mounds and hollows. VII – matgrass meadows and meadow tundras. Constancy (%) and average cover (%) in superscripts) are given for species. Constancy values are represented as unit registration numbers for community types with less than 5 relevés, and only cover values are listed for a single relevé. Cover and constancy values are shown in bold for dominants and subdominants. Average species cover less than 0,5% is given as “+”; missed species are marked with “-”; n is number of relevés. Layers: b – shrub, c – herb-dwarfshrub. *GDD*>10 is a sum of growing degree-days above 10°C, and *K* is Conrad continentality index].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]
Постоянство и проективное покрытие гипоарктических видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России
 [Constancy and cover of hypoarctic vascular plant species in different types of boreal-forest zone communities in European Russia]

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3	IX.4	X.1	X.2	X.3	XI
3. Заповедник «Лапландский», крайнесеверная тайга горно-лесного пояса [Lapland Biosphere Reserve, northernmost-boreal forest of montane forest belt] 68°N, 31°E; <i>GDD</i> = 208; <i>K</i> = 32,2																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4 ⁺	4 ⁺	8 ⁺	–	–	–	–
<i>Nardus stricta</i>	33 ²	3 ⁺	–	–	–	–	3⁹	–	–	–	7 ⁺	–	–	–	–	–
<i>Trichophorum cespitosum</i>	–	–	–	64 ⁶	51 ⁵	4 ⁺	1 ⁷	–	–	–	4 ⁺	3 ⁺	–	–	19 ⁴	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	13 ⁺	–	55 ³	64 ⁵	54 ²	–	–	–	–	4 ⁺	5 ⁺	–	–	16 ⁺	–
<i>E. vaginatum</i>	–	8 ¹	–	84 ⁶	26 ⁺	31 ³	–	–	2 ⁺	–	9 ⁺	35 ¹	–	–	78 ⁴	–
<i>Betula nana</i> (ярус c) [layer c]	–	–	–	24 ²	4 ⁺	27 ¹	–	–	–	–	–	3 ⁺	–	8 ⁺	3 ⁺	–

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3	IX.4	X.1	X.2	X.3	XI
<i>B. nana</i> (ярус b) [layer b]	16 ⁺	29 ³	—	80 ⁸	21 ¹	62 ¹²	1 ⁷	—	11 ¹	—	13 ²	45 ¹²	5 ⁺	23 ⁺	78 ⁹	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	21 ⁺	—	75 ⁵	11 ⁺	31 ⁺	—	—	2 ⁺	—	33 ¹	93 ⁹	—	15 ⁺	68 ⁸	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	83 ⁸	18 ⁺	—	82 ⁶	9 ⁺	27 ¹	3 ⁺	—	98 ¹⁵	50 ¹	89 ⁴	93 ⁹	100 ¹⁵	100 ¹²	97 ¹¹	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	33 ³	21 ⁺	—	2 ⁺	2 ⁺	8 ⁺	1 ¹	—	45 ⁵	96 ⁶	76 ⁴	58 ²	—	—	—	—
<i>Saussurea alpina</i>	67 ²	21 ⁺	—	16 ⁺	—	8 ⁺	3 ⁷	—	—	8 ⁺	47 ¹	—	2 ⁺	—	8 ⁺	—
<i>n</i> (Σ = 439)	12	38	0	51	53	26	3	0	55	24	45	40	42	13	37	0
4. Окрестности стационара «Сивая Маска», крайнесеверная тайга [Sivaya Maska Permanent Study Area, northernmost-boreal forest belt] 67°N, 63°E; <i>GDD</i> = 245; <i>K</i> = 45,9																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	33 ⁺	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eriophorum vaginatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	—	—	—	—	—	—	—	—	67 ⁷	—	—	19	95 ¹¹	—	—	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	95 ⁸	—	—	—	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	100 ⁶	—	—	6	90 ⁵	—	—	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 31)	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	1	21	0	0	0	0
5. Южный берег губы Чула, «типичная» северная тайга [Chupa Bay S shore, “typical” northern-boreal belt] 66°N, 33°E; <i>GDD</i> = 281; <i>K</i> = 34,4																
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	100 ¹⁸	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	14 ⁴	—	—	—	—	10 ¹	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—
<i>Trichophorum cespitosum</i>	4 ⁺	—	—	10 ¹	24 ³	45 ¹	—	8 ¹	—	—	—	—	—	—	4 ¹	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	—	—	—	16 ⁺	26 ¹	45 ¹	—	6 ⁺	—	—	—	1 ⁺	—	—	4 ⁺	—
<i>E. vaginatum</i>	14 ⁺	—	—	37 ²	55 ⁵	4 ⁺	—	3 ⁺	2 ⁺	—	—	13 ⁺	—	—	51 ³	—
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	—	13 ⁺	—	76 ¹⁰	32 ¹	33 ³	—	3 ⁺	—	—	6 ¹	13 ¹	2 ⁺	—	72 ⁹	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	32 ¹	19 ¹	—	55 ⁴	29 ²	7 ⁺	—	8 ⁺	7 ⁺	—	78 ⁷	80 ¹²	2 ⁺	—	86 ¹⁰	—
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	89 ¹⁸	19 ¹	—	47 ⁴	18 ¹	16 ⁺	67 ¹	58 ⁵	72 ¹²	—	28 ¹	47 ⁵	82 ²¹	88 ¹³	65 ⁷	—
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	50 ⁸	69 ⁶	—	6 ⁺	—	4 ⁺	33 ¹	14 ⁺	16 ¹	25 ²	72 ²	46 ²	11 ¹	7 ⁺	9 ⁺	—
<i>Petasites frigidus</i>	—	—	—	2 ⁺	—	4 ⁺	—	—	—	—	17 ⁺	—	—	—	—	—
<i>Saussurea alpina</i>	—	—	—	—	—	2 ⁺	—	—	—	—	6 ⁺	—	—	—	—	—
<i>n</i> (Σ = 574)	28	16	0	49	38	55	6	36	57	8	18	76	56	56	75	0

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]										
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3
6. Пинежский заповедник и верховья р. Кулой, «типичная» северная тайга [Pinega Strict Nature Reserve and Kuloi R. upper reaches, "typical" northern-boreal belt] 64°N, 43°E; $GDD = 451$; $K = 38,4$											
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	–	–	–	18 ⁺	–	–	–	–	–	1 ⁺
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	52 ⁹	7 ⁺	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	77 ¹⁸	40 ⁴	–	–	–	4 ⁺	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	–	60 ⁴	14 ¹	–	–	–	–	64 ⁹
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	–	55 ⁵	11 ⁺	–	2 ⁺	–	–	64 ¹¹
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	17 ⁺	–	–	–	–	43 ³	–	57 ⁴	–	50 ²	61 ⁴
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	–	–	–	–	–	–	11 ⁺	–	4 ⁺	–
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	–	–	7 ⁺	–	–	–	8 ⁺	B. 1
<i>Saussurea alpina</i>	–	–	–	–	–	29 ¹	–	–	–	1 ⁺	68 ⁶
$n (\Sigma = 685)$	6	10	32	60	92	28	0	9	61	68	28
7. Окрестности п. Нижний Одес, «типичная» северная тайга [Nizhniy Odes Stlmtt vicinities, "typical" northern-boreal belt] 64°N, 55°E; $GDD = 410$; $K = 44,1$											
<i>Calamagrostis lapponica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eriophorum russeolum</i>	–	–	–	–	62 ⁴	–	–	3 ⁺	–	–	3 ⁺
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	86 ⁴	29 ³	–	–	–	–	4 ⁺
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	–	86 ⁵	13 ⁺	–	–	–	–	75 ⁶
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	–	71 ²⁶	–	–	8 ⁺	–	–	52 ⁵
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	–	57 ⁵	–	–	44 ²	–	65 ¹	58 ⁵
<i>Viola biflora</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12 ⁺	75 ⁶
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	–
$n (\Sigma = 274)$	3	0	0	7	24	0	0	0	36	6	8
8. Заповедник «Живач», средняя тайга [Kivach Strict Nature Reserve, middle-boreal subzone] 62°N, 33°E; $GDD = 484$; $K = 35,6$											
<i>Nardus stricta</i>	–	–	–	–	–	–	82 ¹¹	–	–	–	–
<i>Trichophorum cespitosum</i>	–	–	–	–	3 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	–	3 ⁺	–	9 ⁺	–	–	–	3 ⁺
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	–	94 ¹⁷	31 ¹	–	–	–	2 ⁺	58 ⁷
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	–	45 ⁵	28 ²	–	–	–	24 ¹	18 ¹

[illegible]

Вид [Species]	Тип сообществ [Community type]															
	II	IV.1	IV.3	VI.1	VI.2	VI.3	VII	VIII	IX.1	IX.2	IX.3	IX.4	X.1	X.2	X.3	XI
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	3 ⁺	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4 ⁺	–
<i>E. russeolum</i>	–	–	–	–	21 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	87 ⁶	47 ²	–	–	–	–	–	–	–	–	–	45 ¹	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	81 ⁶	14 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11 ¹	–
<i>Saxifraga aestivalis</i>	–	–	–	–	–	2 ¹³	–	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	48 ⁴	2 ⁺	1 ⁺	–	–	17 ⁺	12 ⁺	44 ¹	56 ⁴	–	–	34 ³	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	29 ¹	–	1 ⁺	+	–	–	–	–	–	64 ¹	24 ⁺	51 ²	–
<i>n</i> (Σ = 286)	3	1	23	31	58	3	1	0	18	17	16	18	25	25	47	0
12. Заповедник «Печоро-Илычский», Верхнепечорское лесничество, средняя тайга [Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Upper-Pechora Forestry, middle-boreal subzone] 62°N, 58°E; <i>GDD</i> = 388; <i>K</i> = 45,6																
<i>Trichophorum cespitosum</i>	–	–	–	18 ¹	33 ⁵	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2 ⁺	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	27 ¹	17 ⁺	51 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	82 ¹	8 ⁺	18 ⁺	–	–	–	–	8 ⁺	14 ¹	–	–	4 ¹	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	55 ²	25 ⁺	76 ¹²	–	–	–	–	–	–	–	–	4 ⁴	–
<i>Saxifraga aestivalis</i>	–	1 ⁺	–	–	–	3 ⁺	–	11 ⁺	–	33 ¹	–	–	–	–	–	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	45 ⁺	8 ⁺	3 ⁺	–	–	–	–	58 ⁺	71 ²	–	–	4 ¹⁴	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	9 ¹	–	3 ⁺	–	–	–	–	–	–	60 ³	78 ³	4 ⁸	19 ¹
<i>Viola biflora</i>	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	11 ⁺	–	55 ²	25 ¹	–	–	–	–	–
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Petasites frigidus</i>	–	–	–	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 271)	2	2	16	11	12	33	0	58	8	42	12	21	10	9	4	31
13. Окрестности п. Сомино, южная тайга [Somino Shlmt vicinities, southern-boreal subzone] 59°N, 35°E; <i>GDD</i> = 658; <i>K</i> = 36,1																
<i>Nardus stricta</i>	17 ⁺	–	–	–	3 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	3 ⁺	6 ¹	–
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	–	–	3 ⁺	25 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. vaginatum</i>	–	–	–	91 ¹⁵	48 ⁵	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17 ¹	–
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	–	–	–	6 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6 ¹	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	–	–	20 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 165)	18	1	4	21	20	24	0	0	12	3	5	3	9	27	18	0

X – сосняки (из *Pinus sylvestris* L.): X.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные на песках и силикатных скалах, X.2 – черничные, воронично-черничные и южнотажные брусничные (с *Vaccinium vitis-idaea* L.) зеленомошные, X.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые.

XI – сосняки, ельники и лиственничники (из *Larix sibirica* Ledeb.) травяно-зеленомошные на обнажениях известняков, доломитов и гипсов.

Ельники широколиственные и сложные и таежные мелколиственные леса исключены из анализа, так как рассматриваемые виды для них нехарактерны.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам тундровой зоны представлены в табл. 1, таежной – в табл. 2. Для выявления влияния зональности на ценоотические позиции видов типы сообществ объединены в следующие широтные ряды:

1. Ряд на бедных песчаных и каменистых почвах: ерничково-кустарничковые лишайниковые тундры – сосняки воронично-лишайниковые в северной тайге и лишайниковые в средней и южной тайге.

2. Плакорный ряд: ерниковые зеленомошные тундры – ельники воронично-черничные в северной тайге – ельники черничные южнее.

3. Ряд на обогащенных почвах: ивняки из *Salix lanata* травяные – ельники высокотравные.

4. Ряд на заболоченных кислых почвах с маломощной торфяной залежью: ерниковые сфагновые тундры – мезотрофные и олиготрофные ельники сфагновые.

5. Ряд на торфяных грядках и буграх олиготрофных и мезотрофных болот.

6. Ряд на сфагновых коврах и в мочажинах (аналогично).

Для оценки значимости изменений для каждого из рядов с помощью программы Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) [29] между средним ПП модельных видов и значениями метеопараметров, характеризующих теплообеспеченность и континентальность климата (см. табл. 1, 2). Теплообеспеченность оценивается по среднегодовой сумме градусо-дней выше 10°C (GDD , °C) (сумме превышений среднесуточных температур над пороговым значением в 10°C, т.е. наибольшему слагаемому суммы эффективных температур), по данным сети среднесуточной (1983–2004) спутниковой метеосъемки [30]. Для оценки континентальности на основе данных из этой сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднесуточных температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту [31]. Значения r_s приводятся в табл. 3. Коэффициент Спирмена избран для расчетов, поскольку выборки описаний неравновелики.

При выделении эколого-ценотических и исторических свит гипоарктических видов привлечены данные о растительности более обширных территорий, включая Центральную Европу, Поволжье и Урал, отчасти также Сибирь. Периодизация голоцена принята по Н.А. Хотинскому [14].

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценоотические позиции гипоарктических видов в различных регионах и зонально-климатических выделах

1.1. В подзоне **южных тундр** Европейской России (табл. 1) ортотропная низкокустарниковая форма *Betula nana* доминирует как в ерниковых сфагновых тундрах заболоченных водоразделов, где обычны и обильны также *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*, так и в зеленомошных тундрах в средней части склонов, где ее сопровождают *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, нередко также *Chamaepericlymenum suecicum* и *Phyllodoce caerulea* (L.) Babingt. На Кольском п-ове лишайниковые и зеленомошные ерниковые тундры более развиты на удалении от берега Баренцева моря [32]. На возвышенных элементах рельефа, а в горной тундре – выше по склону ерниковые тундры сменяются вороничными или (в Двино-Печорском регионе) воронично-голубичными с преобладанием *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. В обоих случаях доминанты сопровождаются гемипростратной формой *Betula nana*, а также *Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch., *Arctous alpina* и *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. по ковру тундровых лишайников. В вороничных тундрах может быть обильна *Calamagrostis lapponica*, а в заболоченных ерниковых тундрах Припечорья и Предуралья – *Petasites frigidus*. В Большеземельской тундре и на Полярном Урале в редкоивняковых моховых (в том числе типичных) тундрах обычна *Saxifraga hirculus* [33, 34]. Ерниковым и кустарничковым тундрам в целом свойственно доминирование олиготрофных и олигомезотрофных гипоарктических видов. Кочкарные пушицевые тундры более характерны для Берингийской Арктики [8], но встречаются и в горах Фенноскандии, а также на севере Европейской России и Средней Сибири.

Betula nana, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* обычны и на буграх и грядах тундровых болот. Для болотных моховых ковров типична *Carex rotundata*. В Большеземельской тундре этот вид обильна и в обводненных мочажинах полигонально-валиковых и плоскобугристых болот [34]. Для мочажин характерны также *Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum russeolum* и *E. angustifolium*. Последний вид осваивает и более дренированные экотопы, в частности, произрастая узкими полосами вдоль грунтовых дорог среди тундры [35].

В условиях повышенной нивальности при основании склонов в ядрах снежников формируются ивковые моховые тундры с *Salix herbacea* L. Ближе к периферии снежника развиты мелкотравные тундры с обильной *Rubus chamaemorus* и присутствием *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, *Bistorta vivipara* (L.) S.F.Gray, *Bartsia alpina* L. и других мезотрофных и мезоэвтрофных видов гипоарктического мелкотравья, а также *Nardus stricta*. Впрочем, *Saussurea alpina* в малом обилии проникает и в другие типы тундр, а по приснежниковым экотопам доходит до Высокой Арктики [36]. По внешней границе снежники окаймляет полоса кустарниковых ивняков,

еще более характерных для долин рек и ручьев и для подгольцового пояса гор. В кустарничковых зеленомошных ивняках обычно доминирует *Salix glauca*, в травяных — *S. lanata*, в заболоченных — *S. phylicifolia* и *S. lapponum* L. Травяные ивняки отличаются разнообразием и обилием тех же видов гипоарктических мезоэвтрофных трав, что и в мелкотравных тундрах; присутствуют также *Alchemilla glomerulans* s.l. и *Epilobium hornemannii* Reichenb. Однако в ивняке может встретиться и *Calamagrostis lapponica*. Вокруг снежников развиваются также березовые стланики из *Betula czerepanovii* [4, 37], травяные или чернично-деренные в зависимости от богатства почвы.

Для побережий Баренцева и Белого морей характерна полоса приморских вороничников из *Empetrum hermaphroditum* и (местами, при повышенном накоплении снега) деренников из *Chamaepericlymenum suecicum*. Как и в тундрах, в вороничниках могут произрастать *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens* и гемипростратная форма *Betula nana*, но также *Dianthus superbus* L., *Campanula rotundifolia* L. и иные бореальные виды. Лишайниково-моховой ярус часто не развит. В комплексе с вороничниками могут быть крупными пятнами представлены белоусники из *Nardus stricta*. На песке в полосе штормового заплеска обычны луговины из *Leymus arenarius* (L.) Hochst. с присутствием *Agrostis straminea* C.Hartm., *Carex paleacea* Wahlenb., *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed., *Mertensia maritima* (L.) S.F.Gray и других супралиторальных гипоарктических видов.

1.2. В **крайнесеверной тайге** (см. табл. 2) начинается внедрение гипоарктических видов под полог леса. Синузии гипоарктических кустарничков развиты как севернее (выше), так и южнее (ниже) широтной (либо, соответственно, высотной) границы леса. Не раз отмечалось, что гипоарктические тундры по составу весьма напоминают нижние ярусы северотаежных редколесий [4, 37]. Согласно Н.А. Миняеву [38], формирование чернично-вороничной синузии в Хибинах произошло именно в подгольцовом поясе вблизи от верхней границы леса, в полосе контакта зеленомошных ельников, березовых криволесий из *Betula czerepanovii* и горных ерниковых и вороничных тундр. Успешной инкубации черничной и вороничной синузий способствовали неспецифичные однотипные (эрикоидные) микоризы у *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus*, благодаря которым сосуществование видов усиливает их конкурентоспособность [39]. Скорее всего, синузия распространилась на юг под пологом березовых редколесий в «березовое время» половецкого потепления первой половины пребореала 10 300–10 000 л. н. При очередном потеплении климата в бореальном периоде она могла быть унаследована ельниками зеленомошными [14, 32] — напрямую в ходе сукцессий либо, возможно, через промежуточную стадию еловой лесотундры. На Кольском п-ове *Empetrum hermaphroditum* обычна также в сосняках, где растет вместе с *Vaccinium vitis-idaea* L. и (в сосняках лишайниковых) *Arctous alpina*. Именно лишайниковые боры на песках и гранитах, а также верховые болота из всех типов сообществ таежной зоны ближе всего по своей экологии к зональным гипоарктическим тундрам [4].

Внутриландшафтное распределение березовых криволесий лимитировано высотой снежного покрова. На дренированных почвах формируются воронично-лишайниковые криволесья. В них *Empetrum hermaphroditum* произрастает лишь в проекции березовых крон (иногда вместе с малообильной *Vaccinium myrtillus*), но не на лишайниковом ковре между ними, где из кустарничков растет лишь *V. vitis-idaea*. Ранее это отмечал и Р. Нордхаген [40]. В криволесьях брусничного типа в полосе контакта последних с сосняками появляется и *Empetrum nigrum* L. Для зеленомошных криволесий, особенно вдоль моря в Фенноскандии, характерно обилие *Chamaepericlymenum suecicum*, нередко делящего господство с *Vaccinium myrtillus* [41]. Под пологом травяных криволесий вместе с *Viola biflora* и *Saussurea alpina* обычны *Alchemilla glomerulans*, *Epilobium hornemannii*, *Taraxacum croceum* Dahlst. Все эти виды могут также расти и в пойменных ивняках из *Salix lanata*, и в мезоэвтрофных ельниках травяно-сфагновых со *Sphagnum warnstorffii* Russ., развитых вдоль ручьев и близ верхней границы леса. Произрастанию мезоэвтрофных видов благоприятствуют отсутствие мерзлоты и аккумуляция элементов питания, выносимых с вышележащих элементов рельефа [4].

Carex rotundata обильна на коврах сфагновых болот в межгорных долинах Лапландии и на Беломорско-Кулойском плато. *Betula nana*, кроме произрастания на открытых болотах, формирует низкий подлесок в редкостойных ельниках сфагновых. Детерминантом мезотрофных ельников ерниковых сфагновых болот выступает *Chamaepericlymenum suecicum*, под пологом олиготрофных – обычны *Rubus chamaemorus* и *Eriophorum vaginatum*.

Помимо ерниковых сфагновых, по всей крайнесеверной тайге Коми от рек Пижмы и Цильмы до верховий р. Усы описаны ельники ерниковые сфагново-зеленомошные (*Piceeta nanobetulosa mixta*). На Средней Печоре они заходят и в следующий широтный выдел [5].

1.3. В южной полосе северной тайги (см. табл. 2) *Empetrum hermaphroditum* выступает доминантом 2-го порядка, сопутствуя *Vaccinium myrtillus* в ельниках воронично-черничных и *V. vitis-idaea* в сосняках и (реже) ельниках воронично-брусничных на легких почвах. При этом *Chamaepericlymenum suecicum* становится редок в лесах зеленомошной группы типов. Исключение – лишь березняки из *Betula pubescens* s.l. деренно-воронично-черничные по берегам озер и вдоль побережья Белого моря, где развиты также луговины *Leymus arenarius*, аналогичные баренцевоморским. В то же время возрастают постоянство и обилие *Chamaepericlymenum suecicum* в ельниках хвощовых сфагновых.

Интересно соотношение ценоспектров *Empetrum hermaphroditum*, присутствующей в Северной Фенноскандии как минимум с конца плейстоцена, и *E. nigrum*, распространившейся с юга в атлантическом периоде голоцена [13]. На кочках сфагновых болот встречаются оба вида, в сосняках лишайниковых – лишь *E. nigrum*, а на более богатых почвах (что свойственно арктоальпийским видам!) – *E. hermaphroditum* [11, 41]. Вдоль Карельского и Онежского берегов Белого моря *E. nigrum* встречается во всех

типах сообществ на морских террасах атлантического возраста, тогда как выше – лишь в болотных условиях, а в сухих сосняках произрастает всегда *E. hermaphroditum* [3].

Betula nana почти всюду исчезает из-под полога ельников, сохраняясь лишь в заболоченных сосняках и на верховых болотах. Однако *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* произрастают и в ельниках сфагновых: первый вид – в малом обилии, тогда как второй становится одним из доминантов. Возможно, именно в еловых лесах северной тайги выражен фитоценотический оптимум морошки [42, 43], хотя, безусловно, она обильна и на болотах с мощной торфяной залежью. *Eriophorum vaginatum* господствует на сфагновых коврах болот и в подтопленных сосняках по их окраинам в северной и средней тайге. На низких коврах моховых (в Южном Прибеломорье) и олигомезотрофных травяно-сфагновых (на кряже Ветренный Пояс) болот *E. vaginatum* сочетается с *Trichophorum cespitosum* [32]. На сфагновых болотах верхние 5–10 см торфа хорошо прогреваются, и именно в них расположены корни эрикоидных кустарничков. Однако корни *Eriophorum vaginatum* и *Trichophorum caespitosum* уходят в более глубокие и холодные слои [42]. Следуя Б.А. Юрцеву [4], с учетом осцилляций южной границы тундровой зоны в плейстоцене и раннем голоцене пушицевые кочкарники верховых болот тайги вторичны по отношению к пушицевым тундрам, согласно же Б.Н. Городкову [44] и Р.В. Камелину [45] – наоборот. Помимо болот в разных регионах от Белого моря до гор Монголии *Eriophorum vaginatum* растет на сырых скалах, а в Атлантической Европе также на влажном песке приморских пустошей.

Trichophorum cespitosum местами обилен в западинах заболоченных сосняков Средней Карелии.

Как в северной, так и в средней тайге Карелии наблюдаются белоусовые луга с *Nardus stricta* и холодноводные ключевые болота с *Saxifraga hirculus* и *Eriophorum angustifolium*. Последний вид в меньшем обилии характерен и для мочажин мезотрофных осоково-сфагновых болот, однако на болотах Печоро-Ижемского водораздела его в значительной мере замещает *E. russeolum*.

На низкотравных луговинах по берегам северных рек бывает обильна *Euphrasia frigida* Pugsl. *Saussurea alpina* и *Viola biflora* сохраняются лишь под пологом мезоэвтрофных ельников травяно-сфагновых, отчасти также высокотравных без сфагнового покрова. В этих же лесах в западинах может встретиться и *Petasites frigidus*. Ни один из этих видов, однако, не проникает под полог бореальных пойменных ивняков из *Salix dasyclados* и *S. viminalis* и тем более в иво-ольшаники из *S. myrsinifolia* Salisb. и *Alnus incana* (L.) Moench. Не наблюдаются они и в высокоствольных березняках. Иначе говоря, по мере продвижения к югу ивняковая и криволесно-березняковая ниши мезоэвтрофных гипоарктических видов замещаются таковой в заболоченных ельниках. Исключение составляют леса на пинежских гипсах, почва в которых охлаждается под влиянием поноров и подземных вод. Здесь *Saussurea alpina* обычна и в незаболоченных ельниках и сосняках на карсте, где отме-

чены также *Arctous alpina*, *Pedicularis lapponica*, *Bartsia alpina* и другие гипоарктические и арктоальпийские виды.

Из сказанного следует, что многим гипоарктическим видам свойственна смена ценотической ниши при переходе из крайнесеверной в «типичную» северную тайгу. В этом выражается одна из многих специфичных черт крайнесеверной тайги как зонального выдела [3]. В отличие от гипоарктических, для гипоаркто-бореальных видов более характерно единообразие ценотической ниши в обеих полосах северотаежной подзоны.

На Северном Урале в бассейне р. Илыч для *Empetrum hermaphroditum* характерна высокая константность при малом обилии в криволесьях из *Betula czerepanovii* и горных зеленомошных лиственничниках из *Larix sibirica*. *Betula nana* тоже встречается в последних, но более обычна в сосняках сфагновых, где произрастает вместе с *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*. В подгольцовом поясе на высоте 500–550 м над ур. м. обычны ивняки из *Salix glauca*, *S. lanata* и *S. lapponum*, заросли *Betula nana*, а по кромке каменистых россыпей – *Athyrium distentifolium*. На низкотравных лугах постоянна *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch.Bip., а на переходных болотах вместо *Carex rostrata* Stokes иногда господствует *C. rotundata*. В горных тундрах на высоте 600–650 м над ур. м. типичны *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina* [46]. *Eriophorum angustifolium* в подгольцовом поясе Северного Урала отмечена на сырых лугах, но не на болотах [33].

1.4. В **средней тайге** (см. табл. 2), в отличие от северной, ельники и сосняки воронично-черничные экстразональны. Они встречаются на северных склонах либо по берегам озер в замкнутых котловинах. В этих сообществах, как и на грядах верховых болот в Карелии, преобладает уже не *Empetrum hermaphroditum*, но *E. nigrum*. Однако первый вид встречается в сосняках скальных, в том числе на доломитах, где сочетается с *Thymus serpyllum* L. и *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. В то же время затененные гранитные и диабазовые скалы среди леса – характерный экотоп *Woodsia ilvensis* (L.) R.Br. и других гипоарктомонтанных и полизональных скальных папоротников [32]. *Chamaepericlymenum suecicum* редок, к востоку от Онежского озера почти отсутствует. Ценотические ниши *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* сходны с таковыми в южной полосе северной тайги, но ельники морошковые сфагновые намного более редки, а самой морошке свойственны меньшие покрытия. *Petasites frigidus* произрастает по топким окраинам облесенных сфагновых болот и на мелкоосоковых лугах вдоль ручьев. По нашим наблюдениям в заповеднике «Кивач», с 1996 по 2009 г. на фоне потепления климата вид исчез с лугов, где сильнее выражены летние максимумы температур, но сохранился на болотах.

Calamagrostis lapponica на южной границе ареала изредка встречается лишь в ельниках сфагновых различной степени трофности. *Saussurea alpina* также становится очень редкой. Этот вид отмечен лишь в мезоэвтрофных ельниках сфагновых и на ключевых болотах, в основном в Карелии и на юго-западе Архангельской области. Только к ключевым болотам приурочен и *Trichophorum cespitosum* [42]. *Carex rotundata* лишь однажды была встре-

чена на осоково-сфагновом болоте в заповеднике «Кивач» в виде гибрида на *C. rostrata*.

Для болот и заболоченных сосняков Печорского Предуралья и Северного Урала характерно появление *Eriophorum russeolum* на топких сфагновых коврах и в мочажинах. Местами этот вид полностью замещает *E. angustifolium*. На ключевых болотах и в приручейных ельниках аконитовых этого же региона обильна *Saxifraga aestivalis*, отмеченная первым из авторов и в сходных ельниках заповедника «Басеги» на Среднем Урале. Этот уральско-южносибирский гипоарктомонтанный вид – один из немногих представителей своего рода, сумевших удержаться в бореальном окружении в низкосомкнутых приручейных хвойных лесах. Наиболее характерен он при этом для эвтрофных подгольцовых ивняков и нивальных луговин по берегам ручьев [33, 47]. Данный вид, судя по числу хромосом ($2n = 28$), родствен чукотско-западноамериканской *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky ($2n = 30$) и произошедшей от нее полиплоидной сибирско-американской метаарктической *S. nelsoniana* D.Don ($2n = 60, 64, 70, 80$) [48]. Однако *S. aestivalis* отнюдь не тождественна *S. nelsoniana*, как утверждается во «Флоре Восточной Европы» [49].

На известняковых скалах в предгорьях Северного Урала отмечена *Viola biflora*, а также гипоарктические *Cryptogramma stelleri* (S.G.Gmel.) Prantl и *Woodsia glabella* R.Br. Эти же виды папоротников найдены на известняках по р. Чусовой на Среднем Урале, *W. glabella* – также по рекам Щугору и Подчерему на границе Северного и Приполярного Урала, притом совместно с *W. ilvensis*. Для Приполярного Урала приводится и *Bartsia alpina*, а для горных тундр Южного Урала – *Calamagrostis lapponica* и *Bistorta vivipara*, проникшие по хребту с севера в период максимума плейстоценового оледенения [50].

1.5. В южной тайге (см. табл. 2) роль заболоченных ельников как рефугиумов гипоарктических видов практически не выражена. Сохраняется лишь произрастание этих видов в заболоченных сосняках, на верховых и ключевых болотах. *Betula nana* лишь изредка встречается по окраинам верховых болот в северной части подзоны, южнее же удерживается лишь местами, исключительно как гляциальный реликт. В отличие от ерника, *Rubus chamaemorus* и *Eriophorum vaginatum* продолжают встречаться на верховых болотах со сходной частотой и в сопоставимом обилии, достигая южных пределов подзоны. Южная граница ареала морошки и определяется таковой бореальных сфагновых болот, но проходит несколько севернее последней [51].

На ключевых болотах помимо *E. angustifolium* и достигающей лесостепной зоны *Saxifraga hirculus* растут *Saussurea alpina* s.l., *Selaginella selaginoides* (L.) C.Mart. и *Pinguicula vulgaris* L. С болотами данного типа связана и южная граница ареала *Trichophorum alpinum* (L.) Pers.

По песчаным берегам Финского залива развиты луговины *Leymus arenarius*, но большая часть сопутствующих гипоарктических видов в них замещается родственными балтийскими эндемиками.

Одним из немногих иных типов незаболоченных сообществ, служащих гипоарктическими рефугиумами в южной тайге, являются вторичные низкотравные луга, где на бедных почвах встречается *Bistorta vivipara* и бывает обильна *Nardus stricta*. Однако близ южных границ средней тайги и далее в южной тайге ценоотический спектр последнего вида расширяется. Наряду с лугами он начинает встречаться и на сухих боровых пустошах на песках, хотя и в меньшем обилии. Произрастание *N. stricta* в подобных сообществах было отмечено первым из авторов в 2000 г. на юго-востоке Ленинградской области (см. табл. 2) и в подтайге на границе Смоленской и Тверской областей, а также документировано гербарными сборами из фондов LECB со всей территории Ленинградской области. Последнее отражено и при характеристике ценоотической ниши вида в региональных определителях [52, 53].

Сочетание двух ценоотических ниш у этого вида характерно и для более южных территорий, например для подтайги Мордовии [54] и лесостепи Пензенской области [55]. Однако здесь он уже намного чаще встречается на пустошах, чем на сырых лугах. В центральных районах Удмуртии *N. stricta* растет на боровых пустошах в ландшафтах реликтовых материковых дюн, но также и на лугах в пойме р. Кильмезь [56, 57]. В то же время близ г. Курска он отмечен по окраине реликтового сфагнового болота, но также на контакте с участком боровой пустоши, обогащенной *Stipa pennata* L. и другими степными видами [58].

На Северо-Западе России выделяются три группы гипоарктических видов по направлению их миграции в регион в позднем плейстоцене и голоцене: 1) виды, мигрировавшие с севера и северо-востока через беломорско-балтийский водораздел: *Trichophorum cespitosum*, *Betula nana*, *Bistorta vivipara*, *Saxifraga hirculus*, *Rubus chamaemorus*, *Pinguicula vulgaris*, *Saussurea alpina* и др.; 2) виды, мигрировавшие с запада вдоль берегов Балтики, в их числе *Leymus arenarius*; 3) виды, сочетавшие оба пути миграции: *Selaginella selaginoides*, *Chamaeperichlymenum suecicum*. Независимо от этого многие гипоарктические виды расселялись по литориновой террасе Балтийского моря и Финского залива в «малую ледниковую эпоху». В их числе *Betula nana*, *Chamaeperichlymenum suecicum*, *Pinguicula vulgaris*, *Trichophorum cespitosum* [9, 13]. Данные виды имеют в регионе два типа местообитаний – на возвышенностях и по побережьям Балтики и крупных озер.

1.6. В океаническом климате **Западной Фенноскандии** эколого-ценоотическая амплитуда многих гипоарктических видов расширяется сравнительно с севером Русской равнины. В частности, эти виды начинают встречаться не только в горных тундрах, но и на приморских пустошах (где обильны) и даже на зарастающих дюнах. Таковы *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Nardus stricta*, *Chamaeperichlymenum suecicum*, *Eriophorum vaginatum*, а из экологически близких арктоальпийских видов – *Arctous alpina*. Последние два вида нередки и на приморских скалах [59]. Для *Empetrum hermaphroditum* пустошная ниша считается исторически первичной, а горно-тундровая – вторичной [4, 12, 15, 42]. *Rubus chamaemorus* на океаническом побережье Норвегии может расти на сухих почвах, в Гренландии

также на сравнительно сухих пустошах. Видимо, для этого вида произрастание в незаболоченных условиях также первично, а тундровая и болотная ниши имеют производный характер [51]. Для норвежских пустошей становится характерен и такой болотный вид, как *Trichophorum cespitosum*. *Eriophorum angustifolium* тоже встречается не только на топяных болотах различной степени трофности, но и на пустошах и лугах на бедных почвах. *Betula nana* на севере и в горах Норвегии также равно типична для болот, горных тундр, лишайниковых и зеленомошных криволесий.

Очень широкий диапазон сообществ населяет *Saussurea alpina*. В их числе – низкотравные березняки на бедных почвах и на известняках, высоко-травные ельники и березняки, луга различных типов, мезоэвтрофные травяные болота, а в высокогорьях – тундры и луговины на богатых почвах вокруг снежников, где может быть обилие и *Nardus stricta* [40, 41, 59]. В отличие от *Saussurea alpina*, *Viola biflora* не встречается на суходольных лугах. Зато она обычна под пологом крупных папоротников и высокотравья в подгольцовом поясе [43], а выше него – как на луговинах вокруг снежников, так и в нивальных тундрах в их ядрах.

Saxifraga hirculus в зональной тундре и в гольцовом поясе гор произрастает на минеральной почве, увлажняемой ключевыми или нивальными водами [42]. Этот вид сложился в третичное время на горных болотах Центральной Азии [47].

1.7. В Центральной Европе вследствие особенностей расселения в плейстоцене *Betula nana* произрастает лишь на болотах лесного пояса Альп и Карпат, не поднимаясь в горные тундры [4, 60]. Из-за этого данный вид относят не к гипоарктическому, но к североевропейскому бореальному элементу, чей ареал лимитирован изотермами средних температур воздуха самого холодного месяца от -2° до -6°C . К данному элементу отнесена и *Rubus chamaemorus*, которая встречается на верховых болотах и в сосняках сфагновых на Балтике, но не достигает Альп. В то же время *Empetrum hermaphroditum* принадлежит к монтанному элементу с ареалом, ограниченным изотермой максимальных температур 30°C [15]. Она обычна и обильна в кустарничковых горных тундрах, как вид-спутник присутствует и в субальпийских лиственнично-кедровых лесах с *Pinus cembra* L. и *Larix decidua* Mill., но не спускается на пустоши по берегам Балтики, где господствует *Empetrum nigrum*. К монтанному элементу принадлежат и *Phleum alpinum* L., *Bistorta vivipara*, *Alchemilla glomerulans*, *Bartsia alpina*, *Saussurea alpina*. Последняя отмечена лишь на ветроударных гребнях и в нивальном поясе Альп [60]. Ареал *Viola biflora* (низкогорный элемент) ограничен максимальными изотермами летних температур 27°C . Этот вид растет в горах Британских островов, как и *Athyrium distentifolium*, *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, *Epilobium alsinifolium* Vill. [15].

Eriophorum vaginatum может доминировать на кочках и коврах верховых и переходных болот и в заболоченных сосняках и березняках на равнине и в лесном поясе гор [3, 60]. *E. angustifolium* встречается не только на коврах и в мочажинах мезотрофных и ключевых мезоэвтрофных болот, но и на сырых

лугах и зарастающих сырых дюнах. По ключевым болотам этот вид в Альпах поднимается до высоты 2500 м над ур. м., но для олиготрофных болот он более типичен на равнине. *Trichophorum cespitosum* – тоже характерное растение верховых болот океанического климата и на равнине, и в горах; в последнем случае преобладает европейский subsp. *germanicum* (Palla) Brodd. Однако в Гренландии и на п-ове Лабрадор типовой подвид *T. cespitosum* растет и на сырых скалах вместе с *Pinguicula vulgaris* и арктоальпийской *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. [42].

Nardus stricta участвует в зарастании морен в Центральных Альпах, а также формирует белоусовые луга и пустоши на бедных кислых почвах в высокогорьях и на песчаных равнинах. Эти сообщества всегда вторичны. В горах они возникают под влиянием выпаса в осочниках из *Carex curvula* All., а на равнине – на месте сведенных буковых (из *Fagus sylvatica* L.) лесов [60].

1.8. В океаническом климате Атлантической Европы многие гипоарктические виды спускаются далеко на юг, фактически включаясь в неморальные флоры и ценофлоры. Типичным примером могут послужить виды *Eriophorum* в Ирландии на болотах, кроющих рельеф [4, 15]. Однако сходное явление наблюдается и в **Сибири**, особенно Восточной. Здесь многие гипоарктомонтанные (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd ex Steud.) и даже метаарктические (*Rhododendron parvifolium* Adams) виды обычны и обильны не только в северо-, но и в среднетаежных лесах, в том числе незаболоченных. Особенно это характерно для светлохвойной тайги из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на мерзлотных почвах [4, 61, 62]. На юге Восточной Сибири лиственничники служат рефугиумами и для многих арктоальпийских видов, в частности из родов *Saxifraga* L. и *Pedicularis* L. [8, 47]. Ряд видов, характерных для тундр и горных пустошей Атлантической Арктики, наблюдается и в высокогорьях Алтае-Саянской горной области и более южных нагорий Азии, в чем проявляется океаническое влияние на соответствующих широтах. Таковы *Athyrium distentifolium*, *Selaginella selaginoides*, *Trichophorum caespitosum*, *T. alpinum*, *Juncus trifidus* L., *Veronica alpina* L. В пацифическом секторе Азии некоторые из этих видов снова выдвигаются на север. Считается, что северные побережья Тихого океана и являются родиной амфиокеанических *Chamaeperichlymenum suecicum* и *Phyllodoce caerulea*. Проникновение этих видов в атлантический сектор связано с ранними фазами обезлесения Арктики в позднетретичное время и проходило по берегам Полярного бассейна, тогда еще свободного ото льда [7, 8, 37]. При столь масштабном расселении через весь север Евразии нельзя исключить дивергенцию с образованием криптовидов в составе обоих таксонов, что может быть установлено молекулярно-генетическими методами.

Обобщая раздел, видно, что в подзоне северной тайги многие гипоарктические (в широком смысле) тундровые виды не только произрастают на болотах, но и успешно проникают под полог хвойных лесов и даже доминируют в травяно-кустарничковом ярусе. Однако в средней тайге леса северотаежных типов сохраняются лишь на экстразональных экотопах, а в южной полностью

исчезают. В этих подзонах гипоарктические виды сохраняются в основном либо исключительно на болотах – верховых или холодноводных ключевых. Ряд видов удерживается также на скалах или, как *Nardus stricta*, на вторичных лугах на кислых почвах.

2. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценоотические позиции видов

2.1. Для большинства модельных видов ожидаемо подтвердились негативные связи их покрытий с величиной *GDD* (табл. 3), соответствующие географическому распространению этих видов.

На общем фоне интересно отсутствие подобных связей для *Viola biflora* и *Petasites frigidus*, а также общее их ослабление в ряду сообществ на обогащенных почвах, хотя многие олиготрофные гипоарктические виды отмечены и в этих сообществах, особенно в Кольской Субарктике (см. табл. 1). Возможно, это еще одно свидетельство того, что богатство почв до известной степени сглаживает макроклиматические различия [2].

Однако намного более важны зависимости видовых покрытий от *K* – параметра, характеризующего континентальность климата. В соответствии со своим распространением виды растений делятся на океанические, континентальные и нейтральные по отношению к фактору континентальности, последние с циркумполярными или близкими к таковым ареалами [7]. Соотношения океанических и континентальных видов – и гипоарктических, и арктоальпийских – первостепенны при флористическом районировании Арктики и Субарктики [7, 37] и протяженных территорий в их составе [8, 63]. В частности, каждому биоклиматическому сектору Северной Фенноскандии свойствен свой собственный преобладающий тип березовых криволесий [41], а каждой (включая и северную тайгу) подзоне каждого сектора – аналогичный тип кустарничковых тундр [64].

По результатам корреляционного анализа (табл. 3) нейтральными по отношению к *K* оказались *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis lapponica*, на грядах верховых болот – *Betula nana*. К нейтральным относятся также *Vaccinium minus* и *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*. Все это виды ангаридского происхождения [7].

В большинстве своем модельные виды демонстрируют негативные связи ПП с *K*, т.е. являются океаническими. Так проявляют себя *Nardus stricta*, *Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum angustifolium*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum sueticum*, *Saussurea alpina*, а из видов, не включенных в табл. 3, – *Salix glauca*, *Selaginella selaginoides*, *Bistorta vivipara*, *Alchemilla glomerulans* s.l., *Pedicularis lapponica*. Такова и *Betula nana* в лесных сообществах, что соответствует характеристике этого вида как океанического у Н.А. Миняева [13]. Преобладание океанических видов тоже ожидаемо, учитывая не только конфигурацию ареалов *Trichophorum cespitosum*, *Empetrum hermaphroditum* и *Chamaepericlymenum sueticum* [6], но также субокеанический характер северной части восточноевропейского сектора Евразии и расширение ценоспектров многих видов по берегам Атлантики (см. выше).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

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

Виды [Species]	PhI _E		Ряды зональных сравнений [Series of zonal comparisons]											
	T _E	K _E	Im		P		En		B		R		H	
			GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K
<i>Calamagrostis lapponica</i>	×	×	-0,7*	-0,2	-0,7*	-0,1	-0,4	-0,4	-0,1	0,4	-0,4	-	-	
<i>Nardus stricta</i>	×	3	-	-	-0,4	-0,4	-	-	-0,4	-0,4	-0,6*	-0,3	-0,6*	
<i>Trichophorum cespitosum</i>	4	3	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,4	-	-	-0,4	-0,4	-0,4	-0,7*	-0,5	
<i>Eriophorum angustifolium</i>	×	×	-0,4	-0,4	-	-	-	-	-0,5*	-0,8*	-0,3	-0,4	-0,7*	
<i>E. russeolum</i>	×	×	-	-	-	-	-	-	-0,3	0,4	-0,3	-0,4	0,6*	
<i>E. vaginatum</i>	×	×	-0,4	0,3	-0,5	0,1	-	-	-0,3	-0,1	0,5	0,1	-0,2	
<i>Betula nana</i> (ярус b) [layer b]	3	6	-0,8*	-0,3	-0,7*	-0,2	-0,8*	-0,2	-0,8*	-0,2	-0,2	0,4	-0,6*	
<i>Saxifraga aestivalis</i>	×	×	-	-	-	-	0,0	0,5	-	-	-	-	-	
<i>Rubus chamaemorus</i>	3	7	-0,7*	-0,3	-0,9*	-0,2	-0,7*	0,0	-0,6*	-0,1	-0,7*	-0,1	-0,8*	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	3	×	-0,9*	-0,2	-0,9*	-0,5	-0,4	-0,4	-0,8*	-0,4	-0,9*	-0,2	-0,7*	
<i>Viola biflora</i>	×	×	-0,4	-0,4	-0,5	-0,4	-0,5	0,0	0,0	0,2	-0,4	-0,4	-0,5	
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	4	3	-0,6*	-0,7*	-0,7*	-0,7*	-0,5	-0,3	-0,6*	-0,7*	-0,6*	-0,7*	-0,6*	
<i>Petasites frigidus</i>	×	×	-0,2	0,0	-0,4	0,3	-0,3	0,4	-0,2	0,1	-0,2	-0,3	0	
<i>Saussurea alpina</i>	1	7	-0,2	0,0	-0,6*	-0,5	-0,5	-0,4	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,4	-0,4	

Примечания. PhI_E – значения фитоиндикационных индексов видов по шкалам Г. Элленберга [65] для Центральной Европы: T_E – теплообеспеченность, K_E – континентальность, × – индекс не определен. Зональные ряды: Im – обедненный, P – плакорный, En – обогатенный, B – ряд в ельнике на заболоченных кислых почвах, R – грады и бугры на болотах, H – мочажины и ковры (аналогично). Значения r_s подтверждены на уровне значимости $\alpha = 0,05$, выделены полужирным шрифтом и помечены звездочкой (*). Прочее, как в табл. 1.

[Notes. PhI_E are phytoidication indices for Central Europe according to H. Ellenberg et al. [65]: T_E is warmth supply, and K_E is continentality; “×” means index is not defined. Zonal series: Im – impoverished in species on sand, P – placor, En – enriched in species on rich soil, B – bogged spruce forests on acidic soil, R – bog ridges and mounds, H – bog moss carpets and hollows. The r_s values, confirmed at the significance level $\alpha=0,05$, are shown in bold and marked by the asterisk (*). For other notes, see Table 1].

В пользу преобладания океанического элемента говорит и климатическая характеристика всей Гипоарктики как зонального выдела. Для нее характерен холодно-влажный тип климата в противовес Высокой Арктике, где климат холодный, но сухой. Этот контраст менее выражен в континентальных секторах [4]. Увеличение ПП *Rubus chamaemorus* в регионах и секторах с большей океаничностью климата (см. табл. 1) связано с потребностью вида в зимнем снеговом укрытии [17, 19, 51]. Возраст океанического гольцового элемента не менее миоценового и превышает таковой океанических горных цепей, которые эти виды сейчас населяют [7].

Следует заметить, однако, что у Н.А. Миняева [13] *Empetrum hermaphroditum* отнесена к гипоарктическому субконтинентальному миграционному элементу флоры северо-запада России, тогда как *E. nigrum* – к неморальному океаническому.

В качестве континентальных на севере Европейской России выступают виды, в таежной зоне отмеченные лишь в бассейне р. Печоры и далее на восток – *Eriophorum russeolum* и *Saxifraga aestivalis*. Недостоверно участие в данной группе *Viola biflora*. Большинство континентальных гипоарктических видов появляется лишь на Урале (*Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*), а то и к востоку от Енисея (*Betula exilis* Sukacz.).

Расчетные характеристики континентальности *Betula nana* и *Rubus chamaemorus* не соответствуют шкалам Г. Элленберга [65] (см. табл. 3). Это связано с особенностями расселения этих видов в плейстоцене (см. пункт 1.7). В результате в Центральной Европе эти виды предстают как субконтинентальные, что не подтверждается при более широком охвате территории.

Итак, по данным табл. 3, в изучаемом регионе выраженно преобладают океанические виды гипоарктической фракции. Из табл. 1 и 2 видно также, что в зональных условиях, оптимальных или как минимум климатически комфортных для произрастания гипоарктических видов (южные тундры, крайнесеверная, отчасти и «типичная» северная тайга), ценоспектры многих видов наиболее широки. Южнее (как, видимо, и севернее) эти спектры обычно ограничены гидроморфными условиями, что соответствует зонально-климатическому оптимуму видов и может быть соотнесено проявлением общих правил зональных изменений их внутриландшафтных позиций [62].

2.2. Влияние состава почвообразующих пород на ценотические позиции гипоарктических видов наиболее ярко проявляется на примере *Salix arbuscula* с выраженным ценотическим оптимумом в светлохвойных лесах на пинежском сульфатном карсте. В лиственничниках из *Larix sibirica* этот вид даже формирует ярус низкого подлеска [3]. Для сравнения, в горных тундрах Лапландского заповедника (на силикатных породах) этот вид был отмечен в описаниях всего один раз. В Норвегии *S. arbuscula* встречается только на горных осоковых болотах, в том числе в гольцовом поясе [59]. В предгорьях Северного Урала она также была встречена первым из авторов на ключевом болоте, хотя в высокогорьях вид обычен и в горных тундрах на дунитах и пироксенитах [33]. В южной части ареала, охватывающей Хиби-

ны, Пинежье и западный макросклон Урала, он практически всегда встречается на ультраосновных породах, известняках или гипсах [4].

В целом, однако, океанические гипоарктические виды более характерны для олиготрофных сообществ, хотя и участвуют, пусть и в меньшем обилии, в формировании сообществ на обогащенных почвах (см. табл. 1, 2).

3. Распределение гипоарктических видов по экоценоотическим и ценогенетическим элементам

Выделение эколого-ценоотических и исторических свит гипоарктических видов для территории Европейской России, особенно с учетом ее таежной зоны, ранее не проводилось, если не считать работ Н.А. Миняева [9, 13], выявившего миграционные элементы в составе гипоарктической фракции флоры. В монографии «Гипоарктический пояс...» [4] ряд свит был впервые намечен, но не охарактеризован подробно. Попытаемся дополнить характеристики, данные Б.А. Юрцевым, и обрисовать флороэлементы, соответствующие как экоценоотическим, так и историческим свитам, которые в целом совпали по своему составу.

3.1. Тундрово-болотный элемент, свита *Betula nana*. Помимо названного вида включает также *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis lapponica*. Эти растения встречаются как в тундре, так и (кроме последнего вида) на кочках и грядах верховых болот в тайге. Сюда же отнесем *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *V. minus*, проникшие далеко на юг в Сибири. В северной тайге многие виды этого элемента обильны и в олиготрофных и мезотрофных ельниках сфагновых. Это психрофиты и оксилофиты с обширными ареалами, отвечающие обобщенной характеристике гипоарктических видов у Б.А. Юрцева [4]. В основном они нейтральны в отношении фактора континентальности; исключение – субокеаническая *Rubus chamaemorus*. Виды имеют ангаридское происхождение [7] – подгольцовое либо (у *Betula nana* и *Rubus chamaemorus*) равнинное вдоль позднетретичной северной окраины тайги [4, 42]. К элементу относится и ангаридская *Carex capitata* L. [7].

Исходя из правила Виллиса «age and area», это самый древний элемент в составе фракции по своему проникновению в пределы таежной зоны. Его представители встречаются и на болотах южной тайги (см. табл. 2), т.е. далее других расселились на юг. В плейстоцене Русской равнины данные виды появляются с первого межледникового, значит, ранее они распространялись севернее. Остатки *Eriophorum vaginatum* известны из кромеских (миндель-рисских) слоев Англии. *Betula nana* представлена как минимум с позднего плейстоцена; это характерный и массовый компонент приледниковых дриасовых флор [4, 42]. Синузии, сформированные видами данного элемента на современных верховых болотах Северо-Запада России, представляют собой реликты перигляциальной растительности океанических секторов и как таковые сформировались не позднее среднего дриаса 12000–11800 л. н. [13]. Повторные импульсы к расселению виды получили

в верхнем дриасе 11000–10300 л. н. и во второй половине пребореала 10000–9500 л. н. при переяславском похолодании, когда на севере Европейской России вновь распространились ерниковые тундры. В пребореальных слоях Шуваловского болота под Петербургом представлены остатки *Dryas octopetala*, *Betula nana* и тундровых ив на фоне господства березы и сосны. Торфяные болота в голоцене сформировались не ранее атлантического периода [14, 32], но олиготрофно-болотные синузии могли существовать и раньше на оторфованных приствольных повышениях в заболоченных лесах.

Eriophorum vaginatum произрастала также на бедных почвах по берегам водоемов. Известно, что вороничники по берегам Баренцева и Белого морей сформировались на пушицевом торфе [66]. В районе п. Дальние Зеленцы граница пушицевого и кустарничкового торфов проходит еще 1570 л. н., т.е. до начала «малой ледниковой эпохи» [32] и должна объясняться скорее естественным ходом эндогенной сукцессии. Н.А. Миняев [13] относит *E. vaginatum* и *E. angustifolium* не к гипоарктическому, но к субконтинентальному таежному элементу. В позднеледниковье северо-запада России его представители занимают свои позиции начиная с бёллинга (12400–12000 л. н.), т.е. уже присутствуют в среднем дриасе.

Формирование торфяной залежи на сфагновых болотах в понижениях между реликтовыми дюнами в центральных районах Удмуртии завершилось лишь в суббореале. Однако вероятно, что популяции *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*, произрастающие на этих болотах, являются намного более древними [56] и сами имеют реликтовую природу и ранневалдайский (калининский) или даже московский возраст. Лишь малая часть Вятско-Камского междуречья покрывалась льдами максимального оледенения среднего плейстоцена. Прочие же четвертичные оледенения не затронули его вовсе, что благоприятствовало автохтонному развитию флоры. Безусловно, климат эпохи максимума поздневалдайского (осташковского; 16000 л. н.) оледенения реконструируется как весьма сухой по всему Северному полушарию, включая и внеледниковые области [67]. Вряд ли это, однако, могло полностью воспрепятствовать сохранению островков лесотундры в долине Нижней Камы [56], т.е. консервации «ядра» предыдущей флоры. Подтверждение тому мы наблюдаем в долинных редколесьях Южного Ямала, где многие бореальные виды сохранились со средневалдайского (соминского, каргинского) времени [68]. Несмотря на разрыв в торфонакоплении и погребение микулинских верховых торфов под слоем валдайских отложений [14, 32], в Предуралье виды болотной синузии могли выжить в сырых долинных редколесьях (см. выше) и тем более в типичных тундрах, развитых тогда в данном долготном секторе [13].

Постепенное обеднение свиты *Betula nana* по мере ее продвижения с севера на юг – еще одна иллюстрация «правила распада свит», ранее сформулированного нами для бореальных и неморальных видов [1, 2]. С увеличением числа примеров это правило представляется все более универсальным.

3.2. Формирование видов **пустошно-борового элемента (свиты *Empetrum hermaphroditum*)** связано с позднетретичными кустарничковыми пустошами по берегам Северного и Норвежского морей, откуда виды затем расселились в перигляциальные зоны и горные тундры Фенноскандии. Лишь в послеледниковье они спустились из тундрового в лесной пояс гор и в равнинную тайгу. Таким образом, горнотундровые ниши видов являются вторичными, а таежно-лесные – третичными относительно приморских. В настоящее время виды тоже формируют пустоши по берегам Баренцева и Белого морей в полосе расселения и выщелачивания почв кверху от супралиторали [4, 15, 42]. Реликтовые участки этих сообществ сохранились и по берегам Онежского и Ладожского озер. Для всех видов данного элемента характерно расширение ценоспектров в атлантическом секторе Европы (см. пункт 1.6). Все они являются океаническими (см. табл. 3): *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Nardus stricta*, также *Bartsia alpina*, *Euphrasia frigida*. Если геномный анализ подтвердит атлантическое пустошное происхождение *Rubus chamaemorus* [51], в состав соответствующей исторической свиты придется перенести и этот вид. Из числа арктоальпийских растений к элементу тяготеет *Arctous alpina*, нередкий в приморских вороничниках и тоже считающийся субокеаническим видом [4].

В тундровой зоне виды в зависимости от своей экологии характерны для гипоарктокустарничковых лишайниковых (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*) или ерниковых чернично-вороничных зеленомошных (*Chamaepericlymenum suecicum*) тундр. В крайнесеверной тайге все они обычны в березовых криволесьях. *Empetrum hermaphroditum* проникает и в еловую лесотундру и далее под полог высокоствольных ельников и (вместе с *Arctous alpina*) сосняков зеленомошных, а кроме того – на гряды верховых болот. В этих сообществах вид обычен по всей северной тайге региона, но быстро исчезает в средней тайге, удерживаясь лишь на карбонатных скалах и других специфических экотопах. Аналогично проявляет себя и шведский дерен, в крайнесеверной тайге нередкий в ельниках зеленомошных, но в «типичной» северной – только в сфагновых.

Осцилляции ареалов пустошно-гольцовых видов в позднеледниковье документированы для среднего и верхнего дриаса [9, 13]. В частности, *Chamaepericlymenum suecicum* отмечен в верхнем дриасе Южной Карелии вместе с *Betula nana* [69]. Основное же расселение видов на юг, видимо, произошло в первую половину пребореала вместе с березовыми редколесьями. После этого *Empetrum hermaphroditum* и другие виды проникли под полог хвойных лесов, сменивших березняки с наступлением бореального периода или даже ранее (см. пункт 1.2). По данным спорово-пыльцевых диаграмм, *Chamaepericlymenum suecicum* в окрестностях п. Дальние Зеленцы присутствует лишь начиная с атлантического периода, но в районе п. Никель – с начала бореала, а на территории заповедника «Пасвик» (Кольский п-ов) и в Северной Карелии – с пребореала. К западу от р. Северной Двины расселение *Empetrum hermaphroditum* продолжилось в

суббореальном периоде 4500–3000 л. н. под пологом северотажных ельников из *Picea × fennica* (Regel) Kom. Наконец, активное расселение пустошно-боровых видов, связанное с похолоданием климата, происходило в «малую ледниковую эпоху» вдоль берегов Баренцева, Белого и Балтийского морей. Оно привело к формированию или как минимум обогащению сопутствующими гипоарктическими видами современных приморских вороничников. Одновременно расселение *Empetrum hermaphroditum* шло и в глубине материка, где также имела место экспансия ерников, ивняков и ольховников [9, 13, 32].

Возраст формирования южно- и подтаежной пустошно-боровой ниши *Nardus stricta* (см. выше) должен быть различен в разных долготных секторах. В Ленинградской и Смоленской областях вид, возможно, выступает реликтом плюасского интерстадиала с сухим и умеренно холодным климатом, известного из работ Д.И. Литвинова [13] как «степной послеледниковый период». Сформировавшиеся тогда сообщества боровых пустошей унаследовали *N. stricta*, а также *Festuca ovina* и другие тундростепные виды от перигляциальной растительности крестецкой стадии поздневалдайского ледникового, предшествовавшей этому периоду. Низкотравные сырые луга с господством *Nardus stricta* гораздо более молоды. Судя по их тяготению к морским побережьям или к окрестностям поселков, они имеют лишь субатлантический возраст (см. выше), в том числе и в Печорском Предуралье, либо вообще новейшую антропогенную природу [33, 60].

Пустоши с белоусом в подтайге и лесостепи Поволжья и Прикамья [54–57], судя по всему, сформировались как тип сообществ ранее таковых на северо-западе России. Видимо, *N. stricta* тоже проник в них из сукцессионно предшествовавших им тундростепных или иных криоксерофильных сообществ. Это могло произойти по завершении максимального оледенения среднего плейстоцена. Однако реликтовая находка *N. stricta* в Курской области [58] с учетом ее ценотической локализации все же должна быть датирована поздним плейстоценом. Установить ее возраст с большей точностью можно лишь методом «молекулярных часов».

3.3. Гигрофиты **мочажинно-болотного элемента** растут также на сфагновых коврах в болотных комплексах и на холодноводных ключевых болотах. Среди них есть как океанические (*Trichophorum cespitosum*, *Eriophorum angustifolium*), так и континентальные (*E. russeolum*) и нейтральные (*Carex rotundata*, *Saxifraga hirculus*) виды. Оценить время их расселения затруднительно, но, скорее всего, оно близко к таковому тундрово-болотного элемента (см. раздел 3.1 об *Eriophorum angustifolium*). Ключевые болота служат рефугиумами этих видов в средней и южной тайге (а равно и в других зональных выделах), вероятно, начиная со времени их (болот) формирования в атлантическом периоде. В частности, именно с этого времени на спорово-пыльцевой диаграмме района оз. Ловозеро (Кольский п-ов) прослеживается *E. russeolum* [32]. Ранее данные виды, скорее всего, произрастали по берегам холодноводных водоемов.

3.4. Ивняково-таежный элемент включает в себя как сами ценозообразующие гипоарктические ивы (*Salix glauca* и *S. lanata*), так и произрастающие под их пологом (особенно в ивняках из *S. lanata*) мезотрофные и мезоэвтрофные виды двудольных трав. В числе последних – *Viola biflora*, *Saussurea alpina*, *Petasites frigidus*, на Урале также *Saxifraga aestivalis*, а на Кольском п-ове – *Alchemilla glomerulans* s.l., *Epilobium hornemannii* и *Taraxacum croceum* s.l. Многие из этих видов обычны также в луговинных тундрах, окаймляющих снежники. В максимальную стадию ранневалдайского оледенения они участвовали в сложении растительности перигляциальной зоны от Восточного Полесья до Верхнего Поволжья, в том числе в составе ивняков [13].

Ивняки Гипоарктики служат рефугиумами как для арктоальпийских хионофитов и растений низинных тундровых болот, так и для бореально-лесных видов [17, 19]. Мезотрофные и мезоэвтрофные виды *Salix* не растут на олиготрофных торфяниках, из-за чего ограничены в своем расселении к югу, зато дальше ерников продвигаются к северу. Вне тундровой зоны гипоарктические ивы находят благоприятные для себя условия в подгольцовом поясе с его гумидным климатом и глубоким снежным покровом. Мезотрофная *Salix glauca* отмечалась нами вдоль ручьев среди заболоченных ельников северной тайги от Белого моря до бассейна р. Печора. Эвтрофная *S. lanata* проникает на юг не так далеко, как *S. glauca*, в основном по речным поймам в крайнесеверной тайге. В подзоне южных тундр этот вид тоже находит наилучшие условия в долинах рек и у подножия склонов увалов, а севернее – в ивняковых типичных тундрах. Он сформировался в период обезлесения Арктики в горах Северной Евразии или на равнинах ее полярной кромки, в холодном гумидном климате со снежной зимой, в отсутствие мерзлоты. Дивергенция предкового типа дала *S. lanata* и кальцефильный метаарктический *S. recurvigemma* A. Skvorts. [4], представленный на пинежских гипсах вместе с *S. arbuscula*.

В крайнесеверной тайге и подгольцовом поясе виды, характерные для ивняков из *S. lanata*, переходят под полог березовых криволесий травяного типа, а затем и в приручейные ельники высокотравные и заболоченные мезоэвтрофные травяно-сфагновые. Именно эти сообщества характерны для видов ивняково-таежного элемента в южной полосе северотаежной подзоны (см. табл. 2). Ранее ценотические позиции этих видов под пологом ельников практически никем не изучались. Возможно, на юге и юго-востоке Двино-Печорского региона интеграция этих видов в еловые леса с травяным покровом произошла еще в аллерёде в период «нижнего максимума» пыльцы ели 11800–11000 л. н. [14]. На п-ове Заонежье в Южной Карелии *Cicerbita alpina* (L.) Wallr. и *Saussurea alpina* известны из отложенных верхнего дриаса 10500±200 л. н. [32], но, скорее всего, здесь они произрастали в составе перигляциальных ивняков. К западу от р. Северная Двина виды, подобные *S. alpina*, проникли в ельники лишь в суббореале с ключевых болот. Последние выступают рефугиумами ивняковых видов в средней и южной тайге (см. табл. 2).

В составе элемента океанические и субокеанические виды (*Saussurea alpina*, *Alchemilla glomerulans*) сочетаются с континентальными (*Saxifraga aestivalis*). На Кольском п-ове элемент можно условно назвать свитой *Alchemilla glomerulans*, однако восточнее Канина такое название уже неправомерно.

3.5. Супралиторальный гипоарктический элемент, свита *Leymus arenarius*. Помимо названного вида включает в себя сопровождающие его гипоарктические растения приморских луговин (см. пункт 1.1). Эти виды распространились в среднем дриасе вдоль берегов бывшего Карельского моря одновременно с миграцией арктических и гипоарктических субконтинентальных видов с северо-востока. Дополнительный импульс расселения наблюдался в «малую ледниковую эпоху». В это время миграция шла с запада вдоль берегов Балтики [9, 13]. Супралиторальный элемент тесно связан с пустошно-боровым, также объединяя океанические виды, но не может быть слит с ним хотя бы потому, что основные волны расселения соответствующих видов происходили в разное время.

3.6. Скальный гипоарктический элемент: *Cryptogramma stelleri*, *C. crispa* (L.) R.Br., *Woodsia glabella*, *W. ilvensis*, *Cystopteris dickieana* R.Sim., *Poa glauca* Vahl, видимо, также *Minuartia verna* (L.) Hiern. s.l. Активное расселение *Woodsia ilvensis* по скальным экотопам имело место в «малую ледниковую эпоху», однако *W. glabella* расселялась намного раньше вместе с другими ангаридскими видами [7, 13]. Скорее всего, скальные виды нейтральны в отношении фактора континентальности климата, но это требует подтверждения.

3.7. Сборный северотаежный элемент объединяет гипоарктические дериваты бореальных видов, чей специогенез еще не завершился, а таксономический статус и ранг вследствие этого не вполне ясны. Таковы *Solidago lapponica* With., *Melampyrum carpathicum* Schult. и *Pyrola grandiflora* Radius, чьими предковыми таксонами являются соответственно *Solidago virgaurea* L., *Melampyrum sylvaticum* L. и *Pyrola rotundifolia* L. Ценотический оптимум новообразованных видов, как правило, приходится на северную тайгу (в широком ее понимании) и ее монтанные аналоги. В плейстоцене полоса гипоарктических ландшафтов была отеснена к югу, в более континентальные районы бывшей Ангарида. Именно там началось выделение многих гипоарктических видов из бореальных, в частности *Pyrola grandiflora*, *Lycopodium dubium* Zoega и *Huperzia appressa* (Desv.) A. et D. Löve [4, 7, 37]. Для *Melampyrum carpathicum*, однако, вероятен европейский монтанный генезис. К северотаежному элементу не стоит относить *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *V. minus* с выраженными ценотическими оптимумами в тундровой зоне и гольцовом поясе. Эти таксоны, видимо, сформировались еще в позднеэретичное время [12, 42].

Выводы

1. В северной тайге Европейской России многие тундровые гипоарктические (в широком смысле) виды не только произрастают на болотах, но и

успешно проникают под полог хвойных лесов. Однако в средней и южной тайге лесные сообщества перестают служить рефугиумами этих видов. Они сохраняются только на болотах, отчасти также на вторичных лугах.

2. На Европейском Севере среди гипоарктических видов выражено преобладают океанические. Это соответствует как зональным характеристикам климата Гипоарктики в целом, так и меридиональным – ее восточноевропейского сектора. Нейтральные виды обильны по своему покрытию, но не столь разнообразны по числу, а континентальные появляются лишь ближе к Уралу.

3. Олиготрофные гипоарктические виды в таежной зоне представлены тремя основными флорэлементами – тундрово-болотным, мочажинно-болотным и пустошно-боровым.

4. Виды тундрово-болотного элемента тяготеют к кочкам и грядам верховых болот, заболоченным соснякам и ельникам сфагновым. Для них характерны протяженные ареалы, нейтральность в отношении фактора континентальности климата и окислительность. Этот элемент – один из самых древних в гипоарктической фракции, поскольку его представители достигают болот южной тайги.

5. Мочажинно-болотный элемент близок к тундрово-болотному по распространению видов и времени формирования, но в числе его видов преобладают гигрофиты.

6. Океанические виды пустошно-борового элемента сформировались в позднетретичное время на приморских пустошах атлантического сектора Субарктики. Оттуда они расселились в перигляциальные и горные тундры, а из них, уже в голоцене, – в зеленомошные северотаежные леса.

7. Мезотрофные и мезозвтрофные гипоарктические виды формируют ивняково-таежный элемент, в тундровой зоне приуроченный к луговинным тундрам и травяным ивнякам из *Salix lanata*. В крайнесеверной тайге виды переходят под полог березовых криволесий и далее – ельников высоко-травных и травяно-сфагновых. В южной полосе северной тайги рефугиумами рассматриваемых видов также служат еловые леса, но в средней и южной – уже ключевые болота.

8. Деление гипоарктических видов на экоценоотические элементы и суб-элементы обусловлено особенностями генезиса этих видов в не меньшей степени, чем их современной экологией.

Список источников

1. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // *Turczaninowia*. 2021. Т. 24, № 3. С. 89–110. doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
2. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // *Turczaninowia*. 2022. Т. 25, № 3. С. 129–152. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Кучеров И.Б. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлосредных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
4. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М. ; Л. : Наука, 1966. 94 с.

5. Юдин Ю.П. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика) : дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар : Коми филиал АН СССР, 1948. 323 с.
6. 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.
7. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука, 1968. 236 с.
8. Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. : Наука, 1974. 160 с.
9. Миняев Н.А. Гипоарктические (арктобореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л. : Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1969. Вып. 2. С. 34–46.
10. Чиненко С.В. Сравнение локальных флор восточной части северного побережья Кольского полуострова с локальными флорами соседних регионов // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 1. С. 60–81.
11. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
12. Арктическая флора СССР / под ред. А.И. Толмачева, Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1980. Вып. 8. Т. 1: Geraniaceae–Scrophulariaceae. 334 с.
13. Миняев Н.А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. : Ленинград. гос. ун-т, 1966. 38 с.
14. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
15. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
16. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
17. Дедов А.А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2006. 159 с.
18. Боч М.С., Солоневич Н.Е. Болота и заболоченные редколесья и тундры // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. : Наука, 1972. С. 280–324.
19. Катенин А.Е. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. : Наука, 1972. С. 118–259.
20. Самбук Ф.В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
21. Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Труды Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Т. 1. С. 7–176.
22. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
23. Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.
24. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высототравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3–26.
25. Шевченко Н.Е. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Илычский биосферный заповедник, Собинский участок) // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5, № 3. С. 142–152. doi: 10.12737/14162
26. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитоценологию). 4-е изд. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.
27. Городков Б.Н. Растительность тундровой зоны СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935. 142 с.
28. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
29. Spearman C. The proof and measurement of association between two things // Am. J. Psychol. 1904. Vol. 15, № 1. PP. 72–101.

30. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (дата обращения: 15.11.2021).
31. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta Phytogeogr. Suec.* 1980. Vol. 67. PP. 1–105.
32. Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковые и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастиельность и палеогеография). Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
33. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 283 с.
34. Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л. : Наука, 1977. 334 с.
35. Толмачев А.И. Род *Eriophorum* L. – Пушица // Арктическая флора СССР. М. ; Л. : Наука, 1966. Вып. 3. С. 9–28.
36. Коробков А.А. Род *Saussurea* DC. – Соссюрея, горькуша // Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1987. Вып. 10. С. 237–250.
37. Толмачев А.И., Юрцев Б.А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозой. Л. : Гидрометеиздат, 1970. С. 87–100.
38. Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций. По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. 262 с.
39. Smith S.E., Read D. Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed. Oxford : Acad. Press, 2008. XVII+787 p.
40. Nordhagen R. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes: Eine pflanzensoziologische Monographie. Bd I. 1927. Skr. Norsk. Vidensk. Selsk. i. Matem.-Naturvid. Kl. N 1. S. 1–277. Bd 2. 1928. S. 278–612.
41. Hämet-Ahti L. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // *Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo.* 1963. Vol. 34, № 4. PP. 1–127.
42. Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425–468.
43. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // *Phytocoenologia.* 1981. Т. 9, № 1–2. S 53–250.
44. Городков Б.Н. Происхождение арктических пустынь и тундр // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1952. Вып. 8. С. 355–403.
45. Камелин Р.В. География растений. СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 2018. 306 с.
46. Дегтева С.В., Дубровский Ю.А. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб. : Наука, 2014. 291 с.
47. Толмачев А.И. О происхождении основных элементов высокогорных флор Северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 316–360.
48. Ребристая О.В., Юрцев Б.А. Род *Saxifraga* L. – Камнеломка // Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1984. Вып. 9. Т. 1. С. 25–88.
49. Кудряшова Г.Л. Род Камнеломка – *Saxifraga* L. // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья ; Изд-во СПбХФА, 2001. Т. X. С. 288–300.
50. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. С. 1–286.
51. Эйхвальд К.Ю. Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы // Ученые записки Тартуского государственного университета. 1959. Вып. 81. 286 с.
52. Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / отв. ред. Н.А. Миняев. Л. : Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1981. 376 с.

53. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / ред. А.Л. Буданцев, Г.П. Яковлев. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 799 с.
54. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск : Изд-во Мордов. гос. ун-та, 2010. 352 с.
55. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Тольятти : Анна, 2020. 220 с.
56. Баранова О.Г. Пути формирования основных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 4. С. 31–41.
57. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). Москва ; Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
58. Алехин В.В. Растительность Курской губернии. Курск : Советская деревня, 1926. 122 с.
59. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. 1998. Т. 12. S. 1–279.
60. Leuschner C., Ellenberg H. Vegetation ecology of Central Europe. Cham : Springer, 2017. Vol. I: Ecology of Central European forests. 971 p.; Vol. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p.
61. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1962. 440 с.
62. Житлухина Т.И. Законы растительного континуума. М. : Изд-во ЦНИЛ Минсельхоза РФ, 1995. 204 с.
63. Böcher T.W. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København : C.A. Reitzels Forlag, 1954. 336 p.
64. Haapasaaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fenn. 1988. Vol. 135. P. 1–219.
65. 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.
66. Кутенков С.А., Стойкина Н.В. Реликтовые торфяники островов Белого моря // Тр. КарНЦ РАН. 2010. № 1. С. 52–56.
67. Prentice I.C., Jolly D. BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 3. PP. 507–519.
68. Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. : Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. 312 с.
69. Филимонова Л.В. История растительности в позднеледниковье и голоцене на территории заказника «Толвоярви» (Карелия) // Тр. КарНЦ РАН. Сер: Биogeография. 2014. № 2. С. 3–13.

References

1. Kuchero IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities. *Turczaninowia*. 2021;24(3):89-110. In Russian, with an English summary. doi: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
2. Kuchero IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninowia*. 2022;25(3):129-152. In Russian, with an English summary. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
3. Kuchero IB. *Tsenoticheskoye i ekologicheskoye raznoobrazie svetlokhvoynnykh lesov sredney i severnoy taygi Evropeyskoy Rossii* [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]. St.Petersburg: Marathon; 2019. 568 p. In Russian, with an English summary.
4. Yurtsev BA. *Gipoarkicheskiy botaniko-geograficheskiy poyas i proiskhozhdeniye yego flory* [Hypoarctic phytogeographical belt and the origins of its flora]. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. 94 p. In Russian.

5. Yudin YuP. 1948. *Temnokhvoinye lesa Komi ASSR (geobotanicheskaya kharakteristika)* [Dark-coniferous forests of the Komi ASSR (a geobotanical record)]: *Doct. Sci. Thesis*. Syktyvkar: Komi Branch of the USSR Academy of Sciences. 323 p. In Russian.
6. 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.
7. Yurtsev BA. *Flora Suntar-Khayata: Problemy istorii vysokogornyykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri* [Flora of Suntar-Khayata Ridge: Problems of history of alpine landscapes of North-Eastern Siberia]. Leningrad: Nauka; 1968. 236 p. In Russian.
8. Yurtsev BA. *Problemy botanicheskoy geografii Severo-Vostochnoy Azii* [Problems of botanical geography of North-Eastern Asia]. Leningrad: Nauka; 1974. 160 p. In Russian.
9. Minyaev NA. Gipoarkticheskiye (arkto-borealnye) elementy vo flore Severo-Zapada evropeyskoy chasti SSSR [Hypoarctic (arctic-boreal) elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR]. *Arealy rastenii flory SSSR* [Areas of plants of the USSR flora]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta; 1969. Iss. 2. P. 34-46. In Russian.
10. Chinenko SV. The comparison of local floras of the eastern part of the northern coast of Kola Peninsula with local floras of adjacent regions. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2008;93(1):60-81. In Russian, with an English summary.
11. Ramenskaya ML. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii* [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka; 1983. 203 p. In Russian.
12. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR] / Tolmachev AI, Yurtsev BA, eds. / Leningrad: Nauka; 1980. Vol. 8. Pt. 1: *Geraniaceae-Scrophulariaceae*. 334 p. In Russian.
13. 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]: *Abstr. Doct. Sci. Thesis*. Leningrad: Leningrad State University; 1966. 38 p. In Russian.
14. Khotinskiy NA. *Golotsen Severnoy Evrazii* (Holocene of the Northern Eurasia). Moscow: Nauka; 1977. 200 p. In Russian.
15. Dahl E. *The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas)*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. 297 p.
16. Zverev AA. *Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova* [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press; 2007. 304 p. In Russian.
17. Dedov AA. *Rastitelnost Malozemel'skoy i Timanskoy tundry* [Vegetation of Malozemel'skaya and Timanskaya Tundras]. Syktyvkar: Komi Research Centre of Uralian Branch RAS; 2006. 159 p. In Russian.
18. Boch MS, Solonevich NE. Bolota i zabolochennyye redkolesya i tundry [Mires and bogged open woodlands and tundras]. *Pochvy i rastitelnost vostochnoevropeskoj lesotundry* [Soils and vegetation of the East-European forest-tundra]. Leningrad: Nauka; 1972. P. 280-324. In Russian.
19. Katenin AE. *Rastitelnost lesotundrovogo statsionara* [Vegetation of the forest-tundra research station]. *Pochvy i rastitelnost vostochnoevropeskoj lesotundry* [Soils and vegetation of the East-European forest-tundra]. Leningrad: Nauka; 1972. P. 118-259. In Russian.
20. Sambuk FV. *Pechorskiye lesa* [Forests of the Pechora R. reaches]. *Trudy Botanicheskogo Muzeia Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1932;24:63-245. In Russian, with a German summary.
21. Nekrasova TP. *Rastitelnost alpiyskogo i subalpiyskogo poyasov Chuna-tundry* [Vegetation of the alpine and subalpine belts of the Chuna-Tundra]. *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proc. Lapland State Nature Reserve]. Moscow; 1938;1:7-176. In Russian.
22. Korotkov KO. *Lesy Valdaya* [Forests of Valday]. Moscow: Nauka; 1991. 160 p. In Russian.
23. Morozova OV, Zaugolnova LB, Isayeva LV, Kostina VA. Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitelnost Rossii = Vegetation of Russia*. 2008;13: 61-82. In Russian, with an English summary.

24. Zaugolnova LB, Smirnova OV, Braslavskaya TYu, Degteva SV, Prokazina TS, Lugovaya DL. Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia. *Rastitelnost Rossii = Vegetation of Russia*. 2009;15:3-26. In Russian, with an English summary.
25. Shevchenko NE. Pine-fir forests in the Pechora R. upper reaches (Pechora-Ilych biosphere reserve, Sobinsky area. *Lesotekhnicheskij Zhurnal = Forest-Technical Journal*. 2015;5(3):142-152. In Russian, with an English summary. doi: 10.12737/14162
26. Sukachev VN. *Rastitelnye soobshchestva (Vvedeniye v fitotsotsiologiyu)* [Plant communities (Introduction to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga; 1928. 232 p. In Russian.
27. Gorodkov BN. *Rastitelnost tundrovoy zony SSSR* [Vegetation of the tundra zone of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1935. 142 p. In Russian.
28. Isachenko TI, Lavrenko EM. Phytogeographical subdivision. *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the european part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1980. P. 10-22. In Russian.
29. Spearman C. The proof and measurement of association between two things. *Am. J. Psychol.* 1904;15(1):72-101.
30. *NASA prediction of worldwide energy resources*. 2018. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> Accessed on November 15, 2021.
31. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1980;67:1-105.
32. 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.
33. Gorchakovskiy PL. *Rastitelnyy mir vysokogornogo Urala* [Plant world of the Highland Urals]. Moscow: Nauka; 1975. 283 p. In Russian.
34. Rebristaya OV. *Flora vostoka Bolshezemelskoy tundry* [Flora of the East of the Bolshezemelskaya Tundra]. Leningrad: Nauka; 1977. 334 p. In Russian.
35. Tolmachev AI. Rod [Genus] *Eriophorum* L. – Pushitsa [Cottongrass]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. Vol. 3. P. 9-28. In Russian.
36. Korobkov AA. Rod [Genus] *Saussurea* DC. – Sossyureya, gorkusha [Saussurea] *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1987. Vol. 10. P. 237-250. In Russian.
37. Tolmachev AI, Yurtsev BA. Istoriya arkticheskoy flory v yeyo svyazi s istoriyey Severnogo Ledovitogo okeana [History of the Arctic flora in its connections with the Arctic Ocean history]. *Severnnyy Ledovityy okean i yego poberezhye v kaynozoe* [Arctic Ocean and its shores in the Cenozoic]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1970. P. 87-100. In Russian.
38. Minyaev NA. *Struktura rastitelnykh assotsiatsiy. Po materialam issledovaniya chernichno-voronichnoy serii assotsiatsiy v Khibinskoy gornom massive* [Structure of vegetation associations. Based upon the data on the bilberry-crowberry series of associations in the Khibiny massif]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1963. 262 p. In Russian.
39. Smith SE, Read D. *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. Oxford: Acad. Press; 2008. XVII+787 p.
40. Nordhagen R. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes: Eine pflanzensoziologische Monographie. *Skr. Norsk. Vidensk. Selsk. i. Matem.-Naturvid. Kl. N 1*. 1927;1:1-277. - 1928;2:278-612. In German.
41. Hämet-Ahti L. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*. 1963;34(4):1-127.
42. Bogdanovskaya-Guihéneuf YD. O proiskhozhdenii flory borealnykh bolot Evrazii [On the origin of the Eurasian swamp and bog flora]. *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1946. Fasc. 2. P. 425-468. In Russian, with an English summary.

43. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. *Phytocoenologia*. 1981;9(1-2):53-250. In German.
44. Gorodkov BN. Proiskhozhdeniye arkticheskikh pustyn i tundr [The origins of polar deserts and tundras]. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3: Geobotanika* [Proc. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]. 1952;8:355-403. In Russian.
45. Kamelin RV. *Geografiya rasteniy* [Plant geography]. St.Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2018. 306 p. In Russian.
46. Degteva S.V., Dubrovskiy Yu.A. *Lesnaya rastitelnost basseyna r. Ilych v granitsakh Pechora-Ilychskogo zapovednika* [Forest vegetation of the Ilych R. basin within the Pechora-Ilych Nature Reserve]. St.Petersburg: Nauka; 2014. 291 p. In Russian.
47. Tolmachev AI. O proiskhozhdenii osnovnykh elementov vysokogornyykh flor Severnogo polushariya [On the origin of the main elements of highland floras of the Northern hemisphere]. *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; 1958. Fasc. 3. P. 316-360. In Russian.
48. Rebristaya OV, Yurtsev BA. Rod [Genus] *Saxifraga* L. - Kamnelomka [Rockfoil]. *Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1984. Vol. 9. Pt. 1. P. 25-88. In Russian.
49. Kudryashova GL. Rod Kamnelomka [Genus Rockfoil] - *Saxifraga* L. *Flora Vostochnoy Evropy* [Flora Europae Orientalis], St.Petersburg: Mir i semya; Izdatelstvo SPbKhFA; 2001. T. X. P. 288-300. In Russian.
50. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala [Main problems of historical biogeography of the Urals]. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR* [Proc. Institute of Plant and Animal Ecology of the Uralian Branch of the USSR Academy of Sciences]. Sverdlovsk; 1969;66:1-286. In Russian.
51. Eichwald KJ. Die Untergattung der Brombeeren *Cylactis* Rafin. Untersuchung der Phylogenie einer borealen Pflanzengruppe. *Uchenye zapiski Tartuskogo gosudarstvennogo universiteta* [Tartu riikliku ülikooli toimetised]. 1959;81:1-286. In Russian, with German and Estonian summaries.
52. *Opredelitel vysshikh rasteniy Severo-Zapada Evropeyskoy chasti RSFSR (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [Key to higher plants of the North-West of European part of Russian Federation (Leningrad, Pskov, and Novgorod Regions)]. /Minyaev NA, ed./ Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo Universiteta; 1981. 376 p. In Russian.
53. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Leningradskoi oblasti* [Illustrated key to plants of Leningrad Region]. / Budantsev AL, Yakovlev GP, eds./ Moscow: KMK Scientific Press; 2006. 799 p. In Russian.
54. Silayeva TB. (Ed.) *Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory)* [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo gosudarstvennogo universiteta; 2010. 352 p. In Russian.
55. Vasyukov VM, Saksonov SV. *Konspekt flory Penzenskoy oblasti* [Conspectus of flora of the Penza Region]. Togliatti: Anna; 2020. 220 p. In Russian.
56. Baranova OG. The ways of formation of the major floristic complexes in the interfluvium between the Kama and Vyatka rivers. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle* [Bull. Udmurt State Univ. Series Biology. Earth Sciences]. 2010;4:31-41. In Russian, with an English summary.
57. Baranova OG, Puzyryov AN. *Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistye rasteniya)* [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk: Institut komputernykh issledovaniy; 2012. 212 p. In Russian.
58. Alekhin VV. *Rastitelnost Kurskoy gubernii* [Vegetation of the Kursk Governorate]. Kursk: Sovetskaya Derevnaya; 1926. 122 p. In Russian.
59. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. *NINA Temahefte*. 1998;12:1-279. In Norwegian, with an English prodromus.

60. Leuschner C, Ellenberg H. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cham: Springer; 2017. Vol. I: *Ecology of Central European forests*. 971 p. – Vol. II: *Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats*. 1093 p.
61. Shumilova LV. *Botanicheskaya geografiya Sibiri* [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta; 1962. 440 p. In Russian.
62. Zhitlukhina TI. 1995. *Zakony rastitelnogo kontinuum* [Regularities of vegetation continuum]. Moscow: Izdatelstvo TSNIL Minselkhoza RF. 204 p. In Russian, with an English summary.
63. Böcher TW. *Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland*. København: C.A. Reitzels Forlag; 1954. 336 p.
64. Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta Bot. Fenn.* 1988;135:1-219.
65. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258. In German, with an English summary.
66. Kutenkov SA, Stoykina NV. Reliktovye torfyaniki ostrovov Belogo morya [Relict peat bogs of the White Sea islands]. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN* [Proc. Karelian Research Centre RAS]. 2010;1:52-56. In Russian.
67. Prentice IC, Jolly D, BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *J. Biogeogr.* 2000;27(3): 507-519.
68. Rebristaya OV. *Flora poluostrova Yamal: sovremennoye sostoyaniye i istoriya formirovaniya* [Flora of the Yamal Peninsula: Current state and history of formation]. St.Petersburg: Izdatelstvo SPbGETU "LETI"; 2013. 312 p. In Russian, with an English summary.
69. Filimonova LV. Istoriya rastitelnosti v pozdnelednikovye i golotsene na territorii zakaznika "Tolvojärvi" (Kareliya) [Late Glacial and Holocene vegetation history in Tolvojärvi Partial Nature Reserve, Karelia]. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN. Seriya Biogeografiya* [Proc. Karelian Research Centre RAS. Series Biogeography]. 2014;2:3-13. In Russian, with an English summary.

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).

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

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

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

E-mail: ibiss@rambler.ru

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

Чиненко Светлана Валентиновна – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории географии и картографии растительности, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: chinenko@binran.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

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

E-mail: atragene@mail.ru

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

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

E-mail: ibiss@rambler.ru

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

Svetlana V. Chinenko, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Dept. Geography and Cartography of Vegetation, V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

E-mail: chinenko@binran.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5724-651>

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 28.03.2023;
одобрена после рецензирования 13.06.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 28.03.2023;
approved after reviewing 13.06.2023; accepted for publication 02.08.2023.*