

№ 3(18)  
2023

# РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Сетевое издание



12+

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет  
имени академика И. Г. Петровского»

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО  
БРЯНСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

---

---

# РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

№ 3 (18)

Брянск  
2023

# Diversity of plant world

---

---

Главный редактор *А. Д. Булохов*  
Editor-in-chief *A. D. Bulokhov*

Точка доступа: <https://dpw-brgu.ru>  
Размещено на официальном сайте журнала: 4.11.2023

Издаётся 4 раза в год в Брянске с 2019 г.  
Published 4 times a year in Bryansk since 2019

12+

---

---

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования  
«Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»

Сетевое издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций  
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.

Адрес учредителя:

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»  
241036, Россия, Брянск, ул. Бежицкая, д. 14

Адрес редакции:

РИСО ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»  
241036, Россия, Брянск, ул. Бежицкая, д. 20

Телефон редакции: +7 (4832) 66-68-34. E-mail редакции: [rbo.bryansk@yandex.ru](mailto:rbo.bryansk@yandex.ru)  
Сайт журнала в сети Internet: <https://dpw-brgu.ru>

## Редакционная коллегия

**Анепхонов Олег Арнольдович**, доктор биологических наук, заведующий лабораторией флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН, г. Улан-Удэ, Россия

**Баишева Эльвира Закирьяновна**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия

**Булохов Алексей Данилович**, доктор биологических наук, заведующий кафедрой биологии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, Председатель Брянского отделения Русского ботанического общества, г. Брянск, Россия

**Евстигнеев Олег Иванович**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Государственного природного биосферного заповедника «Брянский лес», с. Нерусса, Россия

**Заякин Владимир Васильевич**, доктор биологических наук, профессор кафедры химии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

**Ламан Николай Афанасьевич**, академик НАН Беларуси, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией роста и развития растений Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

**Лашина Елена Дмитриевна**, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии Югорского государственного университета, директор Научно-образовательного центра «Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата», г. Ханты-Мансийск, Россия

**Лысенко Татьяна Михайловна**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории Общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

**Мучник Евгения Эдуардовна**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН, Московская область, Россия

**Нотов Александр Александрович**, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Тверского государственного университета, г. Тверь, Россия

**Панасенко Николай Николаевич** (заместитель главного редактора), доктор биологических наук, доцент кафедры биологии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

**Решетников Владимир Николаевич**, академик НАН Беларуси, доктор биологических наук, профессор, директор Центрального ботанического сада НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

**Семениченков Юрий Алексеевич** (заместитель главного редактора), доктор биологических наук, профессор кафедры биологии Брянского государственного университета, учёный секретарь Брянского отделения Русского ботанического общества, г. Брянск, Россия

**Серёгин Алексей Петрович**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Гербария Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

**Чепинога Виктор Владимирович**, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Иркутского государственного университета, г. Иркутск, Россия

**Шкодова Ивета**, доктор биологии, старший сотрудник Института ботаники Словацкой Академии Наук, г. Братислава, Словакия

**Эрдош Ласло**, доктор биологии, научный сотрудник Центра экологических исследований Института экологии и ботаники Венгерской Академии Наук, г. Будапешт, Венгрия

## Editorial board

**Anenkhonov Oleg Arnol'dovich**, Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Laboratory of Flora studying and Geobotany of the Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the RAS, Ulan-Ude, Russia

**Baisheva El'vira Zakiryanovna**, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of Geobotany and Plant Resources of the Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the RAS, Ufa, Russia

**Bulokhov Alexey Danilovich**, Sc. D. in Biological Sciences, Professor, Head of the Dpt. of Biology of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Head of the Bryansk branch of Russian Botanical Society, Bryansk, Russia

**Evsstigneev Oleg Ivanovich**, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the State Biosphere Natural Reserve «Bryansky les», Bryansk Region, Russia

**Zayakin Vladimir Vasil'evich**, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Chemistry of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

**Laman Nikolay Afanas'evich**, Academician of the NAS of Belarus, Sc. D. in Agricultural Sciences, Head of the Laboratory of Plant Growth and Development of the Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**Lapshina Elena Dmitrievna**, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology of Yugorsk State University, Director of the Scientific-educational Center «Dynamics of Environment and Global Climate Change», Khanty-Mansiysk, Russia

**Lysenko Tatiana Mikhailovna**, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of General Geobotany of the Komarov Botanical Institute of the RAS, Saint-Petersburg, Russia

**Muchnik Eugenia Eduardovna**, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of Broad-leaves Forests Ecology of the Institute of Forest Science, Moscow Region, Russia

**Notov Alexander Alexandrovich**, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Botany of Tver' State University, Tver', Russia

**Panasenko Nikolay Nikolaevich** (Deputy Editor-in-chief), Sc. D. in Biological Sciences, Assistant Professor of the Dpt. of Biology of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

**Reshetnikov Vladimir Nikolaevich**, Academician of the NAS of Belarus, Sc. D. in Biological Sciences, Professor, Director of the Central Botanical Garden of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**Semenishchenkov Yuriy Alexeevich** (Deputy Editor-in-chief), Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology of Bryansk State University, Secretary of Bryansk branch of the Russian Botanical Society, Bryansk, Russia

**Seregin Alexey Petrovich**, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Herbarium of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**Chepinoga Victor Vladimirovich**, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Botany of the Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

**Škodová Iveta**, Ph. D. in Biology, OG Senior Researcher of the Plant Science and Biodiversity Center of the Slovak AS, Bratislava, Slovakia

**Erdős László**, Ph.D. in Biology, researcher, MTA Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany of the Hungarian AS, Budapest, Hungary

---

## АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

---

УДК 582.883.2:581.6

### СТРОЕНИЕ СЕКРЕТОРНЫХ СТРУКТУР ЛИСТЬЕВ *ACCA SELLOWIANA* (O. BERG) BURRE

© Ю. С. Черятова, Н. С. Михеичев  
Yu. S. Cheryatova, N. S. Mikheichev

Secretory structures of the leaves of *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre

ФГБОУ ВО «Российский государственный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»,  
кафедра ботаники, селекции и семеноводства садовых растений  
127550, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49. Тел.: +7 (499) 976-16-18, e-mail: u.cheryatova@rgau-msha.ru

Аннотация. В статье представлены результаты анатомического изучения листьев плодового и лекарственного растения *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre. При проведении микроскопического анализа листьев *A. sellowiana* установлены маркерные анатомо-диагностические признаки секреторных структур растения, которые могут быть использованы при проведении идентификации и оценке подлинности лекарственного сырья. Показано, что в листовых пластинке и черешке листа *A. sellowiana* располагались секреторные структуры, представленные эфирномасличными вместилищами сферической формы, накапливающие ценное эфирное масло жёлтого цвета. Оно характеризуется высоким содержанием фенольных веществ, флавоноидов, производных эллаговой кислоты и демонстрирует многочисленную биологическую активность: антибактериальную, противогрибковую, противоопухолевую и антиоксидантную. Эфирномасличные вместилища растения развивались сначала схизогенно, а затем лизигенно, что позволило морфологически их отнести к схизолизигенному типу. Схизолизигенные эфирномасличные вместилища в листьях растения характеризовались разной степенью своей сформированности: на ранних этапах их развития можно было наблюдать обособление, расхождение клеток постоянных тканей, а на поздних – лизис периферических клеток, окружающих полость. Петиолярная анатомия показала наличие в черешке растения крупного биколлатерального проводящего пучка. В коровой паренхиме черешка диффузно располагались многочисленные кристаллические включения в виде друз оксалата кальция звездчатой формы. Результаты микроскопического исследования листьев *A. sellowiana* могут быть рекомендованы для включения в раздел «Микроскопия» при написании фармакопейных статей. Полученные сведения об анатомо-морфологическом строении эндогенных секреторных структур растения также могут послужить для целей систематики представителей *Myrtaceae*.

Ключевые слова: *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre, *Myrtaceae*, эфирное масло, выделительные ткани, схизолизигенные эфирномасличные вместилища, анатомия листа, фармакопея.

Abstract. The article presents the results of an anatomical study of the leaves of the fruit and medicinal plant *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre. When conducting a microscopic analysis of the leaves of *A. sellowiana*, marker anatomical and diagnostic signs of the secretory structures of the plant were established, which can be used in the identification and assessment of the authenticity of medicinal raw materials. It was shown that in the leaf blade and leaf petiole of *A. sellowiana* there were secretory structures represented by essential oil receptacles of spherical shape, accumulating valuable yellow essential oil. The essential oil of the plant is characterized by a high content of phenolic substances, flavonoids, ellagic acid derivatives and exhibits numerous biological activities: antibacterial, antifungal, antitumor and antioxidant. The essential oil receptacles of the plant developed first schizogenously and then lysigenically, which allowed them to be morphologically attributed to the schizolisigenic type. Schizolisigenic essential oil receptacles in the leaves of the plant were characterized by varying degrees of their formation: at the early stages of their development, one could observe isolation, divergence of cells of permanent tissues, and at later stages, lysis of peripheral cells surrounding the cavity. Petiolar anatomy showed the presence of a large bicollateral vascular bundle in the petiole of the plant. Numerous crystalline inclusions in the form of star-shaped calcium oxalate drusen were diffusely located in the cortical parenchyma of the petiole. The results of microscopic examination of the leaves of *A. sellowiana* can be recommended for inclusion in the «Microscopy» section when writing pharmacopoeial articles. The obtained information about the anatomical and morphological structure of the endogenous secretory structures of the plant can also serve for the purposes of taxonomy of *Myrtaceae* representatives.

Keywords: *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre, *Myrtaceae*, essential oil, secretory idioblasts, schizolisigenic essential oil containers, leaf anatomy, pharmacopoeia.

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-4-9

## Введение

Фейхоа – род вечнозеленых растений семейства Миртовые (*Myrtaceae*). Известны три вида, произрастающих во влажных субтропических, умеренно теплых частях Южной Бразилии, Парагвая, Уругвая и Северной Аргентины (Quezada et al., 2021). В культуре один вид – фейхоа Селлова (*Acca sellowiana* (O. Berg) Burret, выращиваемый в Европе с конца XIX в. В России в качестве плодовой, лекарственной и декоративной культуры фейхоа возделывается в районе Сочи и на Южном берегу Крыма. Фейхоа Селлова представляет собой небольшое дерево до 3 м высотой, с раскидистой густой кроной.

Одной из основных мировых тенденций является поиск новых источников лекарственного сырья с высоким содержанием биологически активных соединений. К числу таких растений принадлежит *A. sellowiana*, плоды и листья которого являются источником разнообразных биоактивных метаболитов (Cravotto et al., 2010; Smeriglio et al., 2019). Плоды и листья *A. sellowiana* содержат клинически значимые биологически активные соединения, включая полифенолы и эфирные масла. Эфирное масло растения демонстрирует многочисленную биологическую активность: противогрибковую, противоопухолевую и антиоксидантную. Масло *A. sellowiana* также проявляет сильную антибактериальную активность в отношении грамположительных и грамотрицательных бактерий (Di Napoli et al., 2021).

Сегодня учёными проводятся всесторонние исследования по изучению химического состава эфирных масел, выделенных из листьев растения. Было установлено, что в масле листьев *A. sellowiana* преобладают кариофилленоксид (24,3%), линалоол (7,9%) и спатуленол (6,6%). Экспериментально подтверждено ингибирующее действие эфирного масла *A. sellowiana* на ацетилхолинэстеразу,  $\beta$ -секретазу, коллагеназу, эластазу и тирозиназу. Кроме того, линалоол, спатуленол и  $\tau$ -кадинол показали лучшую энергию связывания с тирозиназой. Экстракт листьев фейхоа показал сильную антиоксидантную активность и различные уровни ингибирования целевых ферментов с сильной антитирозиновой активностью (115,85 мг эквивалента койевой кислоты / г) (Saber et al., 2021). Это исследование учёных предоставляет ценные научные данные об *A. sellowiana* как о перспективном лекарственном растении для разработки натуральных фармацевтических средств в геронтологии. Недавними исследованиями приводятся весомые научные доказательства о потенциальном использовании эфирных масел *A. sellowiana* в разработке медицинских препаратов против старения и в качестве вспомогательного средства для профилактики болезни Альцгеймера (El-Nashar et al., 2022).

Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии учёными был проведён анализ биологически активных веществ листьев растения, который показал в качестве характерных компонентов высокое содержание флавоноидов и производных эллаговой кислоты или эллагитаннинов, а также алкилированных эллаговых кислот. В ходе экспериментов было отмечено ингибирующее действие флавоноидов *A. sellowiana* на тирозиназу грибов, а также цитотоксическое действие проантоцианидиновой фракции (Aoyama et al., 2018).

Фенольный состав листьев растения характеризуется наличием флавонолов (преимущественно гликозидов кверцетина), флаван-3-олов (процианидинов и катехинов) и производных фенольной кислоты. В настоящее время полифенолы листьев *A. sellowiana* являются популярным функциональным ингредиентом, используемым в пищевых продуктах из-за их антиоксидантной активности (Miraballes et al., 2013; Miraballes et al., 2019). Многочисленными исследованиями показаны функциональные свойства (ингибирование ацетилхолинэстеразы (АХЭ) и панкреатической липазы *in vitro*) листьев растения. Макронутриентные компоненты листьев *A. sellowiana* (белки, углеводы, пищевые волокна, липиды и зола), а также содержание в них жирных кислот и минеральных веществ, подтверждают высокую ценность рассматриваемого сырья. Поэтому сегодня во многих странах мира листья *A. sellowiana* используются как альтернатива чайным напиткам, внутрицевтической и фармацевтической областях (Mosbah et al., 2019). Перспективны также исследования, направленные на изучение потенциального использования эфирного масла листьев и плодов растения в качестве натурального пищевого консерванта (Phan et al., 2019).

Несмотря на экономическую ценность и фармакологический потенциал *A. sellowiana*, в настоящее время отсутствуют научные сведения о типе выделительных тканей листьев растения, накапливающих ценное эфирное масло. Поэтому целью работы послужило морфолого-анатомическое изучение секреторных структур листьев *A. sellowiana*.

### Материалы и методы

Научно-исследовательская работа проводилась на кафедре ботаники, селекции и семеноводства садовых растений Российского государственного университета – МСХА имени К. А. Тимирязева в июне 2023 г. Объектом изучения послужили свежесобранные листья *A. sellowiana*, полученные из оранжереи ботанического сада имени С. И. Ростовцева. Микроскопическое исследование растительного материала проводили в соответствии с требованиями фармакопейных статей Государственной Фармакопеи Российской Федерации XIV (Gosudarstvennaia..., 2018). Изготавливали временные окрашенные микропрепараты листьев *A. sellowiana*. Для обнаружения одревесневших элементов поперечные срезы листьев обрабатывали раствором флороглюцина с концентрированной соляной кислотой. После проведения гистохимической реакции срезы помещали в глицерин. Изучение листьев проводили в 10-кратной повторности с помощью микроскопа Carl Zeiss Primo Star и цифровой фотокамеры Canon Digital IXUS 285 HS.

### Результаты и их обсуждение

Листья *A. sellowiana* кожистые, эллиптической формы, цельнокрайние. Верхняя сторона листовой пластинки тёмно-зелёная, редко опушена; нижняя – светло-зелёная с войлочным опушением. Эпидерма листа покрыта толстой кутикулой. Анатомическое строение листа растения дорсовентральное. В мезофилле листовой пластинки и коровой паренхиме черешка листа были обнаружены эндогенные секреторные структуры, представленные схизолизигенными эфирномасличными вместилищами, накапливающими эфирное масло жёлтого цвета (рис. 1, 2).

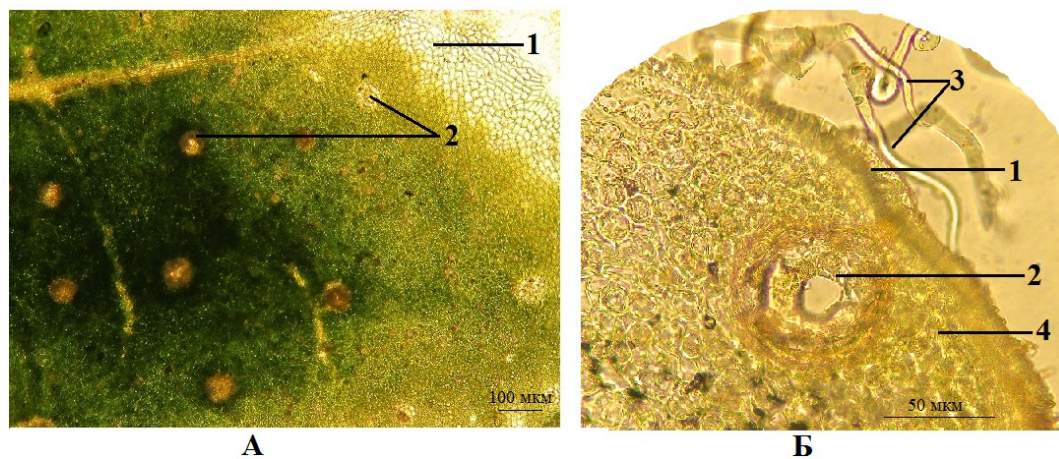


Рис. 1. Строение эфирномасличных вместищ листовой пластинки *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre: А – листовая пластинка (вид с поверхности), Б – поперечный срез листовой пластинки: 1 – клетки верхней эпидермис, 2 – схизолизигенные эфирномасличные вместилища, 3 – простой одноклеточный волосок (трихома), 4 – мезофилл. Фото: Ю. С. Черятова.

Fig. 1. Structure of the essential oil containers of the leaf blade of *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre: А – leaf blade (view from the surface), Б – transverse section of the leaf blade: 1 – cells of the upper epidermis, 2 – schizolysigenous essential oil containers, 3 – simple unicellular hair (trichome), 4 – mesophyll. Photo: Yu. S. Cheryatova.

Эфирномасличные вместилища листовой пластинки располагались в толще листа по периферии, часто субэпидермально, поэтому они хорошо обнаруживались в виде жёлтых светящихся сфер даже при малом увеличении микроскопа. Известно, что эндогенные выделительные структуры растений имеют разное происхождение: одни из них производные основной меристемы, другие – прокамбия, камбия, или специализированных постоянных тканей (Cheryatova, 2015). Выполняя серию поперечных срезов, было установлено, что эфирномасличные вместилища *A. sellowiana* диффузно формируются на месте групп клеток губчатого и столбчатого мезофилла листовой пластинки, а также паренхимы коровой части черешка. Развитие схизолизигенных вместилищ началось схизогенно, а дальнейшее увеличение их размеров осуществлялось путем лизиса окружающих клеток. Важно отметить, что схизолизигенные эфирномасличные вместилища в листьях растения характеризовались разной степенью своей сформированности: на ранних этапах их развития можно было наблюдать обособление, расхождение клеток постоянных тканей, а на поздних – лизис периферических клеток, окружающих полость. Секретия и накопление эфирного масла во вместилищах также была постепенной. Во многих вместилищах отчетливо была видна довольно крупная, круглая капля эфирного масла, прилегающая к одной из его стенок (рис. 2). В некоторых вместилищах вся его полость была заполнена секреторным содержимым в виде эфирного масла. Обнаруженные онтогенетические состояния секреторных вместилищ в листьях растения были сопряжены с разными стадиями их формирования и накопления в них эфирного масла.

Представляет дополнительный интерес полученные авторами сведения о петиолярной анатомии *A. sellowiana*. В цилиндрическом черешке располагается биколлатеральный проводящий пучок. Несмотря на то, что пучок был открытым, деятельность камбия в нём была непродолжительна, что характерно для большинства листьев вечнозеленых древесных двудольных растений, имеющих подобный тип проводящей системы (Savage, Chuine, 2021; Valdovinos-Ayala et al., 2022). Дополнительную прочность биколлатеральному пучку придавали располагающиеся небольшими группами волокна склеренхимы. В паренхиме коровой части черешка листа обнаружены многочисленные кристаллические включения в виде друз оксалата кальция звёздчатой формы.

### Заключение

В результате анатомического изучения листьев *A. sellowiana* был определён морфологический тип их секреторных структур. Установлено, что схизолизигенные эфирномасличные вместилища листа *A. sellowiana* представляли собой секреторные идиобласты, которые чётко выделялись крупной величиной и сферической формой среди групп постоянных тканей листовой пластинки и черешка. Материалы работы послужат научной основой для проведения фармакогностического анализа лекарственного растительного сырья листьев *A. sellowiana*, и могут быть рекомендованы для написания раздела «Микроскопия» фармакопейных статей.



Рис. 2. Анатомическое строение черешка листа *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre (поперечный срез): 1 – схизолизигенные эфирномасличные вместилища, 2 – волокна склеренхимы, 3 – наружная флоэма, 4 – ксилема, 5 – внутренняя флоэма, 6 – друзы оксалата кальция, 7 – пластинчатая колленхима. Фото: Ю. С. Черятова.

Fig. 2. Anatomical structure of the leaf petiole of *Acca sellowiana* (O. Berg) Burre (cross section):

- 1 – schizolysigenous essential oil containers,
- 2 – sclerenchyma fibers, 3 – outer phloem, 4 – xylem,
- 5 – internal phloem, 6 – druses of calcium oxalate,
- 7 – lamellar collenchyma. Photo: Yu. S. Cheryatova.



Резюмируя, также следует подчеркнуть, что знание генезиса и строения выделительных тканей растений, их биологической роли, имеет важнейшее таксономическое значение (Cheryatova, 2019, 2021, 2023). В связи с вышесказанным, полученные сведения о характере секреторных структур *A. sellowiana* могут послужить для целей систематики представителей семейства *Myrtaceae*.

### Список литературы

- Aoyama H., Sakagami H., Hatano T. 2018. Three new flavonoids, proanthocyanidin, and accompanying phenolic constituents from *Feijoa sellowiana* // Biosci Biotechnol Biochem. V. 82 (1). P. 31–42. <https://doi.org/110.1080/09168451.2017.1412246>
- [Cheryatova] Черятова Ю. С. 2015. Анатомия лекарственных и эфирномасличных растений. М.: Изд. РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева. 133 с.
- [Cheryatova] Черятова Ю. С. 2019. Анатомо-диагностические признаки лекарственного растительного сырья *Eucalyptus globulus* Labill. // Эпоха науки. 2019. № 20. С. 620–626. <https://doi.org/10.24411/2409-3203-2019-12130>
- Cheryatova Yu. S. 2021. Actual aspects of anatomical research of medicinal plant material of *Vinca minor* L. // IOP conference series: earth and environmental science: Agriculture, field cultivation, animal husbandry, forestry and agricultural products. V. 723. P. 022036. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/723/2/022036>
- Cheryatova Yu. 2023. Morphological and Anatomical Study of Medicinal Plant Material *Myrtus communis* L. // XV International Scientific Conference «INTERAGROMASH 2022»: Collection of materials of the 15<sup>th</sup> International Scientific Conference. Global Precision Ag Innovation 2022. V. 575. P. 2302–2308. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21219-2\\_258](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21219-2_258)
- Cravotto G., Boffa L., Genzini L. 2010. Phytotherapeutics: an evaluation of the potential of 1000 plants // Journ. Clin. Pharm. Ther. V. 35 (1). P. 11–48.
- Di Napoli M., Maresca V., Sorbo S., Varcamonti M., Basile A., Zanfardino A. 2021. Proteins of the fruit pulp of *Acca sellowiana* have antimicrobial activity directed against the bacterial membranes // Nat. Prod. Res. V. 35 (17). P. 2942–2946. <https://doi.org/10.1080/14786419.2019.1675655>
- El-Nashar H. A. S., Adel M., El-Shazly M., Yahia I. S., El Sheshtawy H. S., Almalki A. A., Ibrahim N. 2022. Chemical Composition, Antiaging Activities and Molecular Docking Studies of Essential Oils from *Acca sellowiana* (Feijoa) // Chem Biodivers. V. 19 (9). P. 202200272. <https://doi.org/10.1002/cbdv.202200272>
- [Gosudarstvvennaia... ] Государственная фармакопея Российской Федерации XIV. Ч. 1. 2018. М.: Изд. Науч. центр экспертиз и средств медицинского применения. 1814 с.
- Miraballes M., Gámbaro A., Ares G. 2013. Sensory characteristics of antioxidant extracts from Uruguayan native plants: influence of deodorization by steam distillation // Food Sci. Technol. Int. V. 19 (6). P. 485–492. <https://doi.org/10.1177/1082013212455348>
- Miraballes M., Martínez M., Gámbaro A. 2019. Strawberry jams enriched with *Acca sellowiana* extract // Food Sci. Technol. Int. V. 25 (6). P. 497–503. <https://doi.org/10.1177/1082013219835318>
- Mosbah H., Chahdoura H., Adouni K., Kamoun J., Boujbiha M. A., Gonzalez-Paramas A. M., Santos-Buelga C., Ciudad-Mulero M., Morales P., Fernández-Ruiz V., Achour L., Selmi B. 2019. Nutritional properties, identification of phenolic compounds, and enzyme inhibitory activities of *Feijoa sellowiana* leaves // Journ. Food Biochem. V. 43 (11). P. 13012. <https://doi.org/10.1111/jfbc.13012>
- Phan A. D. T., Chaliha M., Sultanbawa Y., Netzel M. E. 2019. Nutritional Characteristics and Antimicrobial Activity of Australian Grown Feijoa (*Acca sellowiana*) // Foods. V. 8 (9). P. 376. <https://doi.org/10.3390/foods8090376>
- Quezada M., Amadeu R. R., Vignale B., Cabrera D., Pritsch C., Garcia A. A. F. 2021. Construction of a High-Density Genetic Map of *Acca sellowiana* (Berg.) Burret, an Outcrossing Species, Based on Two Connected Mapping Populations // Front Plant Sci. V. 12. P. 626811. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.626811>
- Saber F. R., Ashour R. M., El-Halawany A. M., Mahomoodally M. F., Ak G., Zengin G., Mahrous E. A. 2021. Phytochemical profile, enzyme inhibition activity and molecular docking analysis of *Feijoa sellowiana* O. Berg. // Journ. Enzyme Inhib. Med. Chem. V. 36 (1). P. 618–626. <https://doi.org/10.1080/14756366.2021.1880397>
- Savage J. A., Chuine I. 2021. Coordination of spring vascular and organ phenology in deciduous angiosperms growing in seasonally cold climates // New Phytologist. V. 230 (5). P. 1700–1715. <https://doi.org/10.1111/nph.17289>
- Smerigliò A., Denaro M., De Francesco C., Cornara L., Barreca D., Bellocco E., Ginestra G., Mandalari G., Trombetta D. 2019. Feijoa Fruit Peel: Micro-morphological Features, Evaluation of Phytochemical Profile, and Biological Properties of Its Essential Oil // Antioxidants (Basel). V. 8 (8). P. 320. <https://doi.org/10.3390/antiox8080320>
- Valdovinos-Ayala J., Robles C., Fickle J. C., Pérez-de-Lis G., Pratt R. B., Jacobsen A. L. 2022. Seasonal patterns of increases in stem girth, vessel development, and hydraulic function in deciduous tree species // Annals of Botany. V. 130(3). P. 355–365. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac032>

### References

- Aoyama H., Sakagami H., Hatano T. 2018. Three new flavonoids, proanthocyanidin, and accompanying phenolic constituents from *Feijoa sellowiana* // Biosci Biotechnol Biochem. V. 82 (1). P. 31–42. <https://doi.org/110.1080/09168451.2017.1412246>
- Cheryatova Yu. S. 2015. Anatomiya lekarstvennyh i efnromaslichnyh rasteniy [Anatomy of medicinal and essential oil plants]. Moscow: Izd. RGAU-MSKHA imeni K. A. Timiryazeva. 133 p. (In Russian)

Cheryatova Yu. S. 2021. Actual aspects of anatomical research of medicinal plant material of *Vinca minor* L. // IOP conference series: earth and environmental science: Agriculture, field cultivation, animal husbandry, forestry and agricultural products. V. 723. P. 022036. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/723/2/022036>

Cheryatova Yu. 2023. Morphological and Anatomical Study of Medicinal Plant Material *Myrtus communis* L. // XV International Scientific Conference «INTERAGROMASH 2022»: Collection of materials of the 15<sup>th</sup> International Scientific Conference. Global Precision Ag Innovation 2022. V. 575. P. 2302–2308. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21219-2\\_258](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21219-2_258)

Cravotto G., Boffa L., Genzini L. 2010. Phytotherapeutics: an evaluation of the potential of 1000 plants // Journ. Clin. Pharm. Ther. V. 35 (1). P. 11–48.

Di Napoli M., Maresca V., Sorbo S., Varcamonti M., Basile A., Zanfardino A. 2021. Proteins of the fruit pulp of *Acca sellowiana* have antimicrobial activity directed against the bacterial membranes // Nat. Prod. Res. V. 35 (17). P. 2942–2946. <https://doi.org/10.1080/14786419.2019.1675655>

El-Nashar H. A. S., Adel M., El-Shazly M., Yahia I. S., El Sheshtawy H. S., Almalki A. A., Ibrahim N. 2022. Chemical Composition, Antiangi Activities and Molecular Docking Studies of Essential Oils from *Acca sellowiana* (Feijoa) // Chem Biodivers. V. 19 (9). P. 202200272. <https://doi.org/10.1002/cbdv.202200272>

Gosudarstvennaia farmakopeia Rossijskoi Federacii XIV. Chast' 1. 2018. [State Pharmacopoeia of the Russian Federation XIV. Part 1.]. Moscow: Izd. Nauch. centr ekspertiz i sredstv medicinskogo primeneniya. 1814 p. (*In Russian*)

Miraballes M., Gámbaro A., Ares G. 2013. Sensory characteristics of antioxidant extracts from Uruguayan native plants: influence of deodorization by steam distillation // Food Sci. Technol. Int. V. 19 (6). P. 485–492. <https://doi.org/10.1177/1082013212455348>

Miraballes M., Martínez M., Gámbaro A. 2019. Strawberry jams enriched with *Acca sellowiana* extract // Food Sci. Technol. Int. V. 25 (6). P. 497–503. <https://doi.org/10.1177/1082013219835318>

Mosbah H., Chahdoura H., Adouni K., Kamoun J., Boujbiha M. A., Gonzalez-Paramas A. M., Santos-Buelga C., Ciudad-Mulero M., Morales P., Fernández-Ruiz V., Achour L., Selmi B. 2019. Nutritional properties, identification of phenolic compounds, and enzyme inhibitory activities of *Feijoa sellowiana* leaves // Journ. Food Biochem. V. 43 (11). P. 13012. <https://doi.org/10.1111/jfbc.13012>

Phan A. D. T., Chaliha M., Sultanbawa Y., Netzel M. E. 2019. Nutritional Characteristics and Antimicrobial Activity of Australian Grown Feijoa (*Acca sellowiana*) // Foods. V. 8 (9). P. 376. <https://doi.org/10.3390/foods8090376>

Quezada M., Amadeu R. R., Vignale B., Cabrera D., Pritsch C., Garcia A. A. F. 2021. Construction of a High-Density Genetic Map of *Acca sellowiana* (Berg.) Burret, an Outcrossing Species, Based on Two Connected Mapping Populations // Front Plant Sci. V. 12. P. 626811. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.626811>

Saber F. R., Ashour R. M., El-Halawany A. M., Mahomoodally M. F., Ak G., Zengin G., Mahrous E. A. 2021. Phytochemical profile, enzyme inhibition activity and molecular docking analysis of *Feijoa sellowiana* O. Berg. // Journ. Enzyme Inhib. Med. Chem. V. 36 (1). P. 618–626. <https://doi.org/10.1080/14756366.2021.1880397>

Savage J. A., Chuine I. 2021. Coordination of spring vascular and organ phenology in deciduous angiosperms growing in seasonally cold climates // New Phytologist. V. 230 (5). P. 1700–1715. <https://doi.org/10.1111/nph.17289>

Smeriglio A., Denaro M., De Francesco C., Cornara L., Barreca D., Bellocco E., Ginestra G., Mandalari G., Trombetta D. 2019. Feijoa Fruit Peel: Micro-morphological Features, Evaluation of Phytochemical Profile, and Biological Properties of Its Essential Oil // Antioxidants (Basel). V. 8 (8). P. 320. <https://doi.org/10.3390/antiox8080320>

Valdovinos-Ayala J., Robles C., Fickle J. C., Pérez-de-Lis G., Pratt R. B., Jacobsen A. L. 2022. Seasonal patterns of increases in stem girth, vessel development, and hydraulic function in deciduous tree species // Annals of Botany. V. 130(3). P. 355–365. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac032>

## Сведения об авторах

### Черятова Юлия Сергеевна

к. б. н., доцент кафедры ботаники, селекции и семеноводства садовых растений  
ФГБОУ ВО «Российский государственный университет  
– МСХА имени К.А. Тимирязева», Москва  
E-mail: u.cheryatova@rgau-msha.ru

### Cheryatova Yulia Sergeevna

Ph. D. in Biological Sciences,  
Ass. Professor of the Dpt. of Botany, Plant Breeding and Seed Technology  
Russian State Agrarian University  
– Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow  
E-mail: u.cheryatova@rgau-msha.ru

### Михеичев Никита Сергеевич

Бакалавр  
ФГБОУ ВО «Российский государственный университет  
– МСХА имени К.А. Тимирязева», Москва  
E-mail: nikmik1601@gmail.com

### Mikheichev Nikita Sergeevich

Bachelor  
Russian State Agrarian University  
– Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow  
E-mail: nikmik1601@gmail.com

---

## ФЛОРИСТИКА

---

УДК 581.527.9

### ПАРЦИАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ РЕЧНЫХ ДОЛИН ЗАПАДА БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

© В. В. Нешатаев  
V. V. Neshataev

#### Partial floras of the west of the Bolshezemelskaya Tundra river valleys

ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

197022, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. +7 (951) 640-12-04, e-mail: xssa@mail.ru

Аннотация. С помощью методов сравнительной флористики проведён анализ парциальных флор ключевых участков шести речных долин на западе Большеземельской тундры. Приведены сведения о распространении видов сосудистых растений на участках, их распределение: по ведущим семействам, географическим и экологическим (по отношению к увлажнению) группам, по спектру жизненных форм. Дана подробная геоморфологическая и гидрологическая характеристика участков исследованных долин рек. На обследованных территориях выявлены 205 видов (39,8% от региональной флоры Канино-Печорского района). Первые места в систематическом спектре совокупной флоры долин занимают *Poaceae* (27 видов; 13,1%), *Asteraceae* (22 вида; 10,7%) и *Cyperaceae* (17 видов; 8,3%). Подтверждено значимое участие парциальных флор речных долин в сложении локальных флор (от 43,5% до 62,0%). По результатам анализа отмечены зональные и региональные закономерности в различии изученных флор.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, сравнительный анализ, геоморфология, местообитания, Арктика.

Abstract. Based on the comparative floristics methods, an analysis of partial floras of six river valleys key sites located in the west of the Bolshezemelskaya tundra was carried out. The data on the presence of vascular plant species in these sites and their distribution is given: by leading families, by geographical and ecological (in relation to moisture) groups, by the spectrum of life forms. A detailed geomorphological and hydrological characteristics of the studied river valleys key sites is given. In the surveyed sites 205 species were identified (39,8% of the current flora of the Kanino-Pechora region). The top places in the systematic spectrum of the total flora of the valleys are occupied by *Poaceae* (27 species; 13,1%), *Asteraceae* (22 species; 10,7%) and *Cyperaceae* (17 species; 8,3%). The significant participation of river valleys partial floras in the composition of local floras is confirmed (from 43,5% to 62,0%). According to the analysis results, zonal and regional patterns in the distinction of the studied floras are indicated.

Keywords: flora, vascular species, comparative analysis, geomorphology, habitats, Arctic.

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-10-29

#### Введение

Изучение флористического состава арктических территорий имеет высокую значимость для восстановления истории флор и ландшафтов и служит основой для охраны природы и использования её ресурсов. Географическая дифференциация флоры в Арктике в зависимости от изменений ведущих факторов окружающей среды, история её развития – это ключевой элемент познания региональных природных территориальных комплексов (ПТК). Установление закономерностей изменений флористической композиции районов не только метод для реконструкции ретроспективы растительности региона, но и основа для прогнозирования грядущих изменений. Изучение парциальных флор (ПФ) экологически и территориально обособленных элементов ландшафта даёт наиболее полное представление об экотопологической структуре локальных и конкретных флор, а также отражает историю морфогенетических процессов, формирующих экотопы, которые приводят к развитию растительных сообществ определённых синтаксонов и почвенных разностей (Arkticheskaia..., 1978).

Речные долины относятся к важнейшим элементам арктических ландшафтов, которые отличаются своеобразным микроклиматом и высоким уровнем биологического разнообразия, что обусловлено теплящим эффектом водотоков. В зоне тундры долины служат экологическими коридорами, обеспечивающими условия для расселения и миграции отдельных особей видов растений и животных и их популяций, и предоставляющими благоприятные условия для поддержания биоразнообразия (Lavrinenko et al., 2022). Своеобразие долин тундровых рек также определяется их высокой значимостью для сохранения популяций многих видов растений в течение неблагоприятных периодов. В связи с этим они служат плацдармом для распространения видов на север, и совсем не случайно в фитогеографии речные долины давно рассматриваются как своеобразные коридоры для миграции и распространения видов (Walter, Alyokhin, 1936).

Особое значение изучение флор речных долин обретает в связи с тем, что в последнее время тема освоения природных ресурсов Арктики находится в фокусе государственной политики (Leksin, Porfirjev, 2021), а речные долины, которые в условиях тундровой зоны относятся к важнейшим элементам ландшафтной структуры, неизбежно вовлечены в хозяйственно-экономическую деятельность человека.

Широко используемый метод конкретных флор, сформулированный А. И. Толмачёвым (Tolmachev, 1931), определяет конкретную флору как совокупность видов, обитающих в определённом районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий. То есть такую флору, которая распространена на всем протяжении занимаемого района, образуя различные группировки и занимая отдельные части в зависимости от местных особенностей; а участкам, одинаковым по условиям, должны в пределах занимаемого флорой района соответствовать одни и те же комбинации видов. Вслед за А. И. Толмачёвым (Tolmachev, 1974), В. М. Шмидтом (Shmidt, 1980) и Б. А. Юрцевым (Yurtsev, 1982) конкретную флору следует рассматривать в качестве природной флоры минимального размера, то есть однородную флору, дифференцированную только экологически (но не географически). Контур, ограничивающий конкретную флору, должен включать основные типы местообитаний.

В качестве синонимов конкретной флоры А. И. Толмачёв (Tolmachev, 1974) использовал также термины «локальная флора», или «элементарная флора». Однако позднее было предложено различать эти понятия (Yurtsev, Kamelin, 1991). По мнению этих авторов, локальная флора представляет собой флору небольшого по площади географического выдела нередко с произвольно проведёнными по отношению к растительному покрову границами (например, флора лесничества, озера или окрестностей какого-либо села). Территория же конкретной флоры включает набор основных типов местообитаний, характерных для данной ландшафтной зоны и физико-географического региона.

Подход к отбору флористических проб у Б. А. Юрцева (Yurtsev, 1987) позволяет применять метод конкретных флор к локальным флорам; в то же время возможно рассмотрение последних как системы ПФ, состояние которых отражает особенности распределения видов по элементам ландшафта, экотопам, геоморфологическим элементам, сообществам и т. д. (Yurtsev, 1988).

Если локальные флоры обычно имеют произвольные по отношению к растительному покрову границы, то ПФ рассматриваются как флоры экологически своеобразных подразделений ландшафта, имеющих выраженные границы, обусловленные геоморфологическими особенностями территории (Yurtsev, Kamelin, 1991). Б. А. Юрцев (Yurtsev, 1982) предложил иерархию парциальных флор, которая представляет собой несколько последовательных ступеней их деления. Предлагается выделять парциальные флоры соответственно рангу ПТК: макроэкотопов (местности), мезоэкотопов (урочищ), микроэкотопов (фаций). По мнению Б. А. Юрцева, «изучение парциальных флор должно составить основу экотопологического направления в сравнительной флористике...» (Yurtsev, 1982 : 17).

Тем не менее, несмотря на вполне отчетливую иерархическую систему ПФ, предложенную Б. А. Юрцевым (Yurtsev, 1982), понятие территориальной единицы, соответствующей

ПФ, до настоящего времени, весьма расплывчато. Об этом еще в 1998 г. писали Е. Б. Поспелова и И. Н. Поспелов (Pospelova, Pospelov, 1998), приводя ряд примеров, и с того времени ситуация мало изменилась. Так в работе «Парциальная флора сообществ с участием *Rhodiola quadrifida*...» (Kulyugina, Teteryuk, 2021) приводится характеристика отдельной ПФ, как флоры сообществ, которые встречались в пределах широкого спектра местообитаний или урочищ: «...на плосковершинных горных поднятиях на высоте 180–200 м над ур. м., на нагорных террасах и прилегающих склонах в условиях высокогорий, на щебнистых осыпных склонах, участках водоразделов, прилегающих к скальным выходам или же руслам рек» (Kulyugina, Teteryuk, 2021 : 155). Полагаю, что рассматривать флору всех перечисленных местообитаний как одну ПФ не корректно, тем более, учитывая значительную географическую дифференциацию описанных сообществ (Северный, Приполярный и Полярный Урал). Этот подход (выделение ПФ по наличию одного вида, пусть даже «краснокишечного») совершенно не согласуется с иерархической системой ПФ, предложенной Б. А. Юрцевым (Yurtsev, 1982), и такая флора едва ли нуждается в специальном термине. По-видимому, авторы эпитетом «парциальная» хотели подчеркнуть частный характер полученной флоры. Однако стоит отдать должное трудам отечественных исследователей по установлению и упорядочиванию основных понятий флористики и, во избежание путаницы, использовать термины в соответствии с данным им содержанием (Yurtsev, 1982; Yurtsev, Kamelin, 1991).

Можно утверждать, что участки речных долин (малых рек) относятся к подразделениям ландшафта преимущественно ранга мезозокотопов, которые имеют выраженные границы и существенно отличаются своеобразием местообитаний. Это, прежде всего, положение в рельефе, выраженная поёмность, структурированность долин на геоморфологическом профиле (от склона коренной террасы до прирусловой части поймы), предопределяющие формирование экологических и эколого-динамических рядов растительности.

Изучение ПФ речных долин тундровой зоны, сравнительный анализ географических и экологических особенностей видового состава растений долин на разных зональных позициях, а также исследование вклада их флористического разнообразия в локальные флоры изученных территорий, представляет значительный интерес при оценке распределения видового разнообразия растений в пределах арктических ландшафтов и выявления центров его концентрации. Мониторинг состава отдельных ПФ даёт возможность оценить интенсивность миграции бореальных видов по долинам водотоков на север в связи колебаниями климата. Последнее, хотя мы и имеем дело с ПФ, на наш взгляд вполне согласуется с идеей создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор, предложенной Б. А. Юрцевым (Yurtsev, 1997, 2004), поскольку ПФ речных долин вполне можно отнести к наиболее динамичным и чувствительным к влиянию внешних факторов элементам локальных флор, которые могут служить своеобразными индикаторами изменений флористического состава территории.

Цель настоящей работы – сравнительный анализ таксономического разнообразия, систематической и географической структуры ПФ речных долин, а также оценка вклада их видового разнообразия в соответствующие локальные флоры на территории Большеземельской тундры.

### **Характеристика района исследования**

Исследования проведены на западе Большеземельской тундры на шести ключевых участках (рис. 1). Большеземельская тундра – территория между реками Печорой и Усой, Уральскими горами, и берегом Баренцева моря. Площадь тундры более 100 000 км<sup>2</sup>. Рельеф местности – холмистая равнина с высотами 100–150 м над ур. м., которую пересекают моренные гряды с вершинами до 200–250 м – мусюры (коми: «гора»).

Пониженные относительно мусюров участки зачастую заняты заболоченными равнинами. В регионе повсеместно встречаются криогенные и посткриогенные ландшафты с множеством термокарстовых озёр, а также ледниковых водоёмов, связанных между собой не-

большими водотоками. Большинство озёр характеризуются малыми площадями и незначительными глубинами (Rumyantsev, Izmailova, 2022).

На территории Большеземельской тундры выделяют подзоны типичных и южных тундр и полосу северной лесотундры (Lavrinenko, 2013). В аспекте флористического районирования район работ расположен в Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западно-Сибирской провинции (Yurtsev, 1978). В геоботаническом отношении его относят к Восточноевропейской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции.

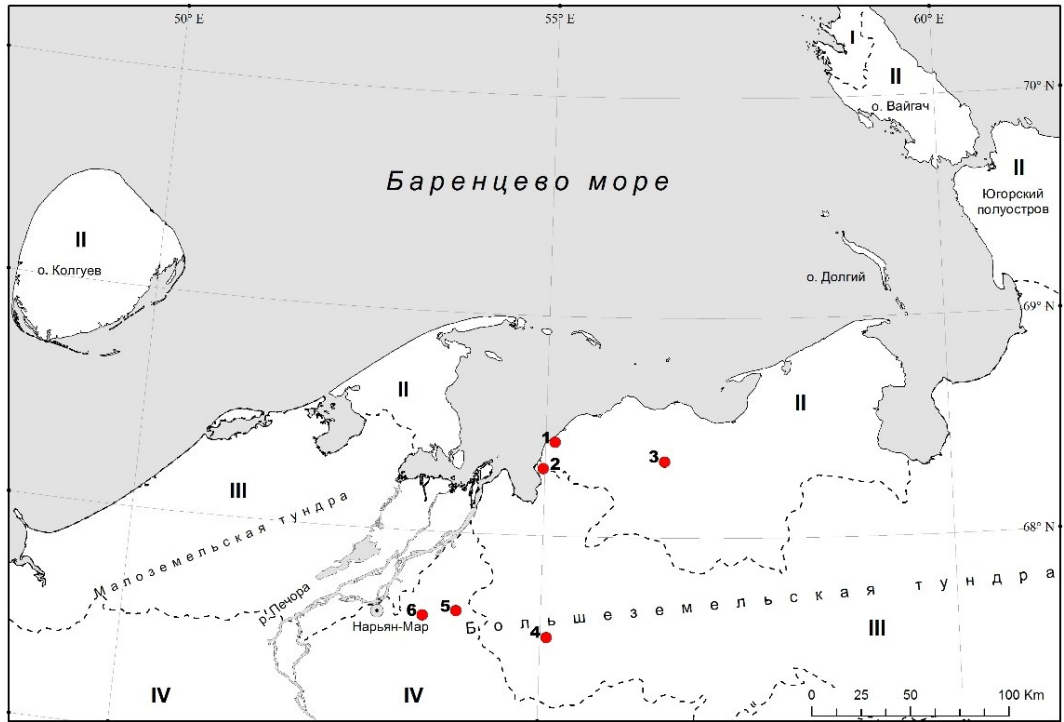


Рис. 1. Местоположение исследованных участков речных долин на западе Большеземельской тундры. 1 – р. Большая Двойничная, 2 – р. Хыльчую, 3 – р. Большая Хэхэганьяха, 4 – р. Шапкина, 5 – р. Северная, 6 – р. Куя. Пунктирной линией обозначены границы подзональных подразделений: I – арктические тундры, II – типичные тундры, III – южные тундры, IV – северная лесотундра.

Fig. 1. Location of the studied sections of river valleys on the territory of the Bolshezemelskaya Tundra. 1 – Bolshaya Dvoynichnaya River, 2 – Hyl'chuyu River, 3 – Bolshaya Heheganyakha River, 4 – Shapkina River, 5 – Severnaya River, 6 – Kuya River. Boundary of subzonal units labeled by dotted line: I – arctic tundra, II – typical tundra, III – southern tundra, IV – northern forest-tundra.

В растительном покрове района на водораздельных территориях преобладают мелкобугорковые ивняково-мелкоерниковые кустарничковые зеленомошные и мохово-лишайниковые тундры. Для ложбин стока характерны ивняки и осоково-(пушицево-) моховые сообщества. На торфяных и оторфованных почвах распространены багульниковые или мелкоерниково-багульниковые тундры и массивы плоскобугристых торфяников с багульниковыми морошково-кустарничково-лишайниково-моховыми сообществами на буграх и осоково-сфагновыми – в мочажинах. На верхних частях мусюрсов и их склонах на суглинистом субстрате обычны кустарничково-моховые и кустарничково-лишайниковые тундры, в сочетании с редкоивновыми травяно-моховыми тундрами (Lavrinenko, 2013; Lavrinenko, Lavrinenko, 2018; Lavrinenko et al., 2019).

Климат арктический морской с увеличением континентальности по направлению с запада на восток и вглубь материка. Среднегодовая температура воздуха на Большеземельском побе-

режье (метеостанция «Мыс Константиновский») –  $-3,8^{\circ}\text{C}$ , в центральной части Большеземельской тундры («Хоседа-Хард») –  $-4,3^{\circ}\text{C}$ , на юго-западе («Нарьян-Мар») –  $-2,5^{\circ}\text{C}$ . Продолжительность вегетационного периода (с температурой воздуха  $5^{\circ}\text{C}$  и выше) оценивается примерно в 3 месяца (сумма накопленного тепла за этот период –  $700\text{--}1000^{\circ}\text{C}$ ). Продолжительность холодного периода (средняя температура воздуха –  $0^{\circ}\text{C}$  и ниже) составляет от 220 до 250 дней. Годовое количество осадков варьирует от 350 до 450 мм. Снежный покров стабилен в течение 200–230 дней, его высота на открытых участках к концу марта – началу апреля обычно не менее 50 см и не более 90 см (Kochergina, 2020; Vserossiiskii..., 2023).

Особое внимание при характеристике участков уделено основным гидрологическим и, прежде всего, геоморфологическим характеристикам водотоков и их долин (табл. 1), как важнейшим показателям, определяющим формирование их ПФ и растительности.

Участок № 1 (индекс – ВД) расположен в долине р. Большая Двойничная (среднее и нижнее течение) в приморском секторе подзоны типичных тундр. Река, длиной 12 км, пересекает плоскую заболоченную морскую террасу II. В верхнем течении река больше похожа на ручей. После слияния с безымянным водотоком, примерно в 4 км от истока, сток заметно усиливается. В среднем течении реки хорошо выражена пойма, а в её пределах – дифференциация на разные уровни. В нижнем течении реки глубина вреза долины снижается, река образует маленькую дельту на границе с Печорской губой и заливом Явты. Поперечный профиль в среднем течении ассиметричный, в большей степени подмывается правый берег. Берега примерно одинакового размера (правый в среднем чуть выше). Склоны пологие – от  $10^{\circ}$  в среднем течении,  $6^{\circ}$  и менее – в нижнем, выпукло-вогнутые. Река испытывает влияние приливов, что вызывает засоление нижних уровней поймы и здесь формируются приморские марши, наиболее хорошо выраженные в нижнем течении. Полоса засоления постепенно сужается и исчезает по мере приближения к верховью реки. В нижней части долины на склонах образуется субстрат из органических материалов, принесённых штормами и нагонами. На реке встречаются зарастающие косы и пляжи с затонами и осередки. Меандрирование ограниченное. Надпойменные террасы не встречаются.

Участок № 2 (индекс – НУ) расположен в долине р. Хыльчую (нижнее течение) в приморском секторе на границе подзон южных и типичных тундр. Река дренирует бассейн площадью  $1200\text{ км}^2$  и увлекает большое количество отложений, которые в нижнем течении обуславливают русловую многорукавность и развитие небольшой дельты, окруженной приморскими маршами. Подстилающие породы участка представлены морскими отложениями пляжа и нижних террас. Поперечный профиль долины в нижнем течении планиморфный, ассиметричный. Правый берег крутой, активно подмываемый, высотой 8–10 м (местами до 12 м). Левый берег более пологий и низкий – 5–7 м. Пойма на правом берегу практически не выражена, а на левом она имеет ширину 100–300 м. Она обычно расчленена старицами и затонами на разнородные участки, граница выражена слабо. Множество осередков и русловых островов указывает на перегруженность реки наносами и аккумулятивный характер участка реки. Приливно-отливный режим хоть и наблюдается, его влияние на засоление прирусловой поймы в пределах участка (вне границ приморских маршей) не отмечено.

Участок № 3 (индекс – НН) находится в долине р. Большая Хэхэганьяха (среднее течение, в районе слияния с безымянным притоком) в подзоне типичных тундр. Долина врезается в морские отложения разных уровней, а также в ледово-морские суглинки и алевроиты с галькой и валунами. Участок находится в районе сплошного распространения многолетнемерзлых пород. Активно развиваются геоморфологические процессы: флювиальные, русловые и криогенные. Поперечный профиль долины ассиметричный. Левый берег низкий с размытыми границами элементов рельефа, относительная высота – 9–10 м. Правый – в среднем выше и круче – до 12–14 м. Ширина русла – 10–20 м. Русловый аллювий – крупнообломочный материал различной степени окатанности. Меандрирование ограниченное. Пойма развита слабо, иногда не выражена, шириной до 40 м. Промежуточные по расположению на профиле выположенные элементы рельефа представлены соллофлюкционными террасами. На склонах развиты разнообразные процессы: солифлюкционные, делювиаль-

ные и пр. Песчаные бровки коренных берегов подвержены процессам дефляции. В пределах русла встречаются пороги, перекаты, галечниковые отмели, небольшие острова, по всей видимости, сформировавшиеся при застревании на осередке смытого в результате склоновых или русловых деформаций крупного куска берега. На берегах на разных формах рельефа долины развиваются криогенные явления, сопряжённые с процессами нивации.

Участок № 4 (индекс – SH) расположен в среднем течении р. Шапкина, в месте впадения в неё р. Лабадявожж в подзоне южных тундр. Высота коренных берегов, сложенных в основном ледниковыми отложениями, – 15–20 м. Ширина долины – 300–500 м. В её пределах прослеживается хорошо развитая надпойменная терраса высотой около 5 м. Эта терраса усиленно размывается за счёт боковой эрозии реки. Сложена она бурями суглинками и глинами, переслаивающимися с песками. Пойменная терраса, высотой до 1,5 м, находится в стадии образования, сложена песками и суглинками. Чаше пойма представлена лишь узкими полосками, расширенные её участки имеются только на косах. Меандрирование ограниченное. Ширина поймы – 0–150 м. Ширина русла – 30–70 м.

В пределах этого участка также была обследована долина р. Лабадявожж – левого притока р. Шапкина (высота впадения – 57 над ур. м.). Поперечный профиль почти симметричный, V-образный. Глубина вреза – 12–15 м. Ширина долины – 80–150 м, ширина русла – 3–10 м, пойма развита слабо – до 10 м шириной. К основной долине водотока добавляется развитая сеть ложбин стока. Наблюдается развитие процессов русловой и склоновой эрозии, о чём свидетельствуют встречающиеся в долине старицы, эрозионные цирки, стенки отрыва и т. д. В ходе этих, а также криогенных (в первую очередь солифлюкции) процессов формируются террасовидные уступы с такой же, как на приречных участках растительностью.

Участок № 5 (индекс – SE) расположен в среднем течении р. Северная на границе подзоны южных тундр и полосы северной лесотундры. Меандрирование ограниченное. Долина пролегает через морские песчаные отложения казарцевского горизонта. Профиль почти симметричный, V-образный, выпукло-вогнутый. Глубина вреза долины – 7–10 м, Ширина долины – 100–300 м. Ширина русла – 15–30 м, пойма выражена слабо, ширина – до 15 м. Песчаные бровки коренных берегов подвержены процессам дефляции. Участок подвержен антропогенному воздействию, связанному в основном с рекреационной деятельностью.

Участок № 6 (индекс – KU) расположен в нижнем течении р. Куя в полосе северной лесотундры. Меандрирование свободное. Долина пролегает через озёрно-аллювиальные пески и супеси. Поперечный профиль планиморфный, ассиметричный. Ширина долины – 1,6–2,0 км. Ширина поймы – от 30 до 600 м. Ширина русла – 60–120 м. В обширной пойме развито множество элементов: старичные и пойменные озёра, гряды и пляжи, притеррасные заболоченные депрессии. Склоны пологие, их подошва зачастую не выражена, поскольку покрыта деляпсием. Бровка долины также выражена слабо.

### **Материалы и методы**

Списки видов сосудистых растений ПФ составлены на основании материалов, собранных во время экспедиционных работ в 2016, 2017, 2019, 2020 и 2021 гг. при выполнении геоботанических описаний на шести ключевых участках в пределах долин водотоков. В анализ включены списки видов из 202 геоботанических описаний, выполненных на площадках 5×5 м, заложенных на разных элементах геоморфологического профиля речных долин (включая склон коренной террасы и пойму). В пределах площадок выявляли все виды сосудистых растений. Описание большого числа площадок на геоморфологических профилях, охватывающих широкий спектр экотопического разнообразия долин, позволило учесть значительную часть видового состава шести районов работ. На основе этих списков видов определены ПФ для соответствующих участков речных долин. Собранные в ходе полевых работ гербарные образцы хранятся в лаборатории Динамики растительного покрова Арктики в отделе Геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.



Таблица 1

Гидрографические характеристики исследованных рек

Table 1

Hydrographic characteristics of the studied rivers

№	Название водотока	Бассейн	Устье	Исток	Площадь водосбора, км <sup>2</sup>	Длина реки / участка, км	Высота устья / нижнего уровня участка, м	Высота истока / верхнего уровня участка, м	Высота долины, м	Уклон реки / участка, ‰	Ширина русла участка, м	Ширина поймы участка, м	Ширина долины участка, м	Ср. высота уреза участка, м
1	Большая Двойничная	рек междуречья Печоры и Оби, впадающих в Баренцево море	Печорская губа	оз. Юрзюкто	–	12/12	0	5	6,5–8,0	0,9	40–60	20–50	140–160	0
2	Хыльчую	рек междуречья Печоры и Оби, впадающих в Баренцево море	Печорская губа	возв. Вангуреймусюр	1200	139/21	0/0	99/8	8–10	0,71/0,38	200–250	100–300	1000–1400	0
3	Большая Хэхэганьяха	рек междуречья Печоры и Оби, впадающих в Баренцево море	р. Чёрная	возв. Вангуреймусюр	–	29/4,8	2/60	165/80	89–95	3,07/4,12	10–20	0–40	200–300	76
4	Шапкина	Печора	Сухая Печора (протока реки Печоры)	оз. Бол. Шапкино	6570	499/42,5	2/40	131/58	72–82	0,26/0,42	30–70	0–150	300–500	59
4а	Лабадявожж	Печора	р. Шапкина	возв. Шапкинамусюр	–	16/9	57/60	150/80	73–77	5,81/2,22	3–10	0–10	80–150	62
5	Северная	Печора	р. Хальмерью	гряда Малый Салиндеймусюр	–	45/11,3	11/20	96/26	23–25	1,89/0,53	15–30	0–15	100–300	16,5
6	Куя	Печора	прот. Куйский Шар (Куйская Печора)	оз. Верхкуйское	3600	186/60	0,3/2	15/5	13–19	0,08/0,05	60–120	30–600	1600–2000	4,5

Номенклатура таксонов приведена по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1998), их широтные и долготные характеристики, отношения к экологическим и эколого-ценотическим группам – в соответствии со списком сосудистых растений Российской Арктики (Sekretareva, 2004). Жизненные формы даны по работам Т. Г. Полозовой (Polozova, 1978, 1981, 1986, 1990). При обработке флористических списков использовали методы эколого-биологического анализа и сравнительной флористики (Tolmachev, 1974). Проанализирована систематическая (таксономическая) и биоморфологическая структура флор, распределение географических и экологических (по отношению к увлажнению) групп видов.

Для сравнительного анализа были использованы данные о локальных флорах Большеземельской тундры (Lavrinenko et al., 2016, 2019).

### Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ шести ПФ речных долин по видовому разнообразию и участию в их сложении видов разных таксономических и географических групп, хорошо отразил зональные и региональные особенности этих флор.

**Богатство флор и таксономический анализ.** Общее богатство флор обследованных речных долин Большеземельской тундры составляет 205 видов сосудистых растений из 124 родов и 43 семейств (табл. 2), что составляет почти 40% от общего числа видов Канино-Печорского района – 515 (Sekretareva, 2004). Число видов варьирует от 64 в долине р. Северной до 112–114 в долинах рек Большая Хэхэганьяха и Шапкина. Доля ПФ речных долин в локальных флорах изученных районов (Lavrinenko et al., 2019) варьирует от 43,5% до 62,0%: 43,5% для р. Хыльчую, 44,6% для р. Большая Двойничная, 59,5% для р. Шапкина и 62,0% для р. Большая Хэхэганьяха. Эти значения подтверждают, что на речные долины вполне закономерно приходится значительная часть таксономического разнообразия локальных флор, благодаря многообразию местообитаний для растений в этих урочищах, обусловленному своеобразием геоморфологического строения долин, гидрологической и рельефообразующей динамичности.

Результаты систематического анализа флор речных долин в целом соответствуют таковым для флоры Российской Арктики (Yurtsev et al., 1978; Sekretareva, 2004). Первые три места в систематическом спектре совокупной флоры изученных речных долин Большеземельской тундры, как и во всех гипоарктических флорах, занимают *Poaceae* (27 видов; 13,1%), *Asteraceae* (22 вида; 10,7%) и *Cyperaceae* (17 видов; 8,3%). К числу ведущих семейств также относятся *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и *Salicaceae* (табл. 3). Первые шесть семейств включают 49,5% от совокупной флоры долин, 28 семейств представлены 1–3 видами.

Во всех ПФ речных долин первое место также занимает семейство *Poaceae*, второе часто у *Asteraceae*, хотя в отдельных случаях оно принадлежит другим семействам из списка ведущих, тогда как *Cyperaceae* по ключевым участкам представлено неравномерно (см. табл. 3). Достаточно высокие места в ПФ речных долин занимают семейства *Caryophyllaceae*, *Rosaceae* и *Ranunculaceae* (доля видов от общего числа достигает 6,1, 7,7 и 9,3%, соответственно), что является характерной чертой флор именно Канино-Печорского района и восточноевропейского сектора Арктики в целом. Доля видов шести ведущих семейств в изученных ПФ варьирует от 44,7% (р. Хэхэганьяха) до 56,1% (р. Большая Двойничная) и сопоставима со значениями для Канино-Печорского района в целом – 46,9%.

Симптоматичной для речных долин особенностью является широкая представленность семейства *Salicaceae* (доля видов от общего числа достигает 9,0% в ПФ р. Куя) с попаданием на ряде участков в первую триаду и с местом во второй – в совокупной флоре долин (12 видов или 5,8%), тогда как во всех региональных флорах Российской Арктики (Sekretareva, 2004) оно не поднимается выше восьмого места. Особенностью ПФ речных долин также является отсутствие *Brassicaceae* среди лидирующих семейств, тогда как в региональной Канино-Печорской флоре оно занимает седьмое место, а в целом в арктической флоре – пятое.

В списке ведущих родов ПФ речных долин – *Carex*, *Salix*, *Equisetum*, *Stellaria*, *Poa* и *Ranunculus*.

## Distribution of vascular plants in the river valleys of the Bolshezemelskaya tundra

Таксон	Участок (номер и индекс)					
	1	2	3	4	5	6
	BD	HY	HH	SH	SE	KU
<i>Equisetaceae</i>						
<i>Equisetum arvense</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>E. arvense</i> L. subsp. <i>boreale</i> (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+	+
<i>E. palustre</i> L.	+	+		+		
<i>E. pratense</i> Ehrh.		+	+	+	+	+
<i>E. scirpoides</i> Michx.		+	+	+		
<i>E. sylvaticum</i> L.						+
<i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. & Mohr	+		+	+		
<i>Lycopodiaceae</i>						
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub			+		+	
<i>D. complanatum</i> (L.) Holub						+
<i>Selaginellaceae</i>						
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) C. Mart.			+			
<i>Cupressaceae</i>						
<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.				+	+	+
<i>Poaceae</i>						
<i>Agrostis borealis</i> C. Hartm.	+					
<i>A. straminea</i> C. Hartm.	+	+		+		+
<i>Alopecurus alpestris</i> (Wahlenb.) Czer.	+	+	+	+		+
<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. & D. Löve	+		+	+	+	
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.			+			
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anders.	+					
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.	+			+	+	+
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub		+		+	+	
<i>Calamagrostis deschampsiioides</i> Trin.	+					
<i>C. lapponica</i> (Wahlenb.) C. Hartm.	+			+	+	+
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. & Scherb.	+	+		+	+	
<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	+	+			+	+
<i>Deschampsia glauca</i> C. Hartm.	+	+				
<i>Dupontia psilosantha</i> Rupr.	+					
<i>Elymus fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.					+	
<i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.		+		+	+	+
<i>Festuca ovina</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>F. rubra</i> L.	+	+	+	+	+	
<i>Hierochloë alpina</i> (Sw.) Roem. & Schult.			+	+		
<i>H. odorata</i> (L.) Beauv.		+	+	+		
<i>Phleum alpinum</i> L.	+					
<i>Poa alpigena</i> (Blytt) Lindm.	+	+	+	+		+
<i>P. alpina</i> L.		+	+	+		
<i>P. arctica</i> R. Br.	+	+	+	+		+
<i>P. palustris</i> L.	+	+	+	+		+
<i>P. pratensis</i> L.		+	+	+	+	+
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.	+	+		+		
<i>Cyperaceae</i>						
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	+	+	+	+		+
<i>C. arctisibirica</i> (Jurtz.) Czer.			+	+		
<i>C. bicolor</i> All.				+		
<i>C. cinerea</i> Poll.				+		
<i>C. capillaris</i> L.			+			
<i>C. cespitosa</i> L.	+	+				
<i>C. globularis</i> L.						+
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries			+			
<i>C. mackenziei</i> V. Krecz.	+					
<i>C. quasivaginata</i> Clarke			+			
<i>C. rariflora</i> (Wahlenb.) Smith	+	+	+			+

Таксон	Участок (номер и индекс)					
	1	2	3	4	5	6
	BD	HY	HH	SH	SE	KU
<i>C. redowskiana</i> C. A. Mey.			+			
<i>C. salina</i>	+					
<i>C. subspathacea</i> Wormsk. ex Hornem.	+					
<i>Eriophorum polystachion</i> L.	+	+	+			+
<i>E. scheuchzeri</i> Hoppe		+				
<i>E. vaginatum</i> L.				+		
<i>Juncaceae</i>						
<i>Juncus arcticus</i> Willd.	+	+	+	+		
<i>J. filiformis</i> L.	+			+		
<i>J. trifidus</i> L.				+	+	+
<i>Luzula confusa</i> Lindeb.			+	+		
<i>L. frigida</i> (Buchenau) Sam.	+	+	+	+		+
<i>L. nivalis</i> (Laest.) Spreng.			+			
<i>Melanthiaceae</i>						
<i>Tofieldia pusilla</i> (Michx.) Pers.			+		+	
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	+	+	+	+	+	+
<i>Alliaceae</i>						
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	+	+		+		
<i>Salicaceae</i>						
<i>Salix dasyclados</i> Wimm.						+
<i>S. glauca</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>S. hastata</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>S. lanata</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>S. lapponum</i> L.			+			
<i>S. myrsinites</i> L.			+			
<i>S. nummularia</i> Anderss.			+			+
<i>S. phylicifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>S. polaris</i> Wahlenb.			+			
<i>S. reptans</i> Rupr.	+					
<i>S. reticulata</i> L.			+			
<i>S. viminalis</i> L.		+		+		+
<i>Betulaceae</i>						
<i>Betula tortuosa</i> Ledeb.					+	+
<i>B. nana</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar						+
<i>Polygonaceae</i>						
<i>Bistorta major</i> S. F. Gray	+	+	+	+	+	+
<i>B. vivipara</i> (L.) S. F. Gray	+	+	+	+		
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill			+			
<i>Rumex aquaticus</i> L.		+		+		
<i>R. arcticus</i> Trautv.				+		
<i>R. lapponicus</i> (Hiit.) Czernov			+		+	
<i>Caryophyllaceae</i>						
<i>Cerastium jenisejense</i> Hult.		+	+			
<i>Dianthus superbus</i> L.	+	+	+	+	+	
<i>Gastrolychnis apetala</i> (L.) Tolm. & Kozhancikov			+			
<i>Minuartia stricta</i> (Sw.) Hiern			+			
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl				+	+	
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.			+			
<i>Stellaria bungeana</i> Fenzl						+
<i>S. crassifolia</i> Ehrh.	+	+		+		
<i>S. hebecalyx</i> Fenzl		+		+		
<i>S. humifusa</i> Rottb.	+					
<i>S. palustris</i> Retz.	+	+	+	+		+
<i>S. peduncularis</i> Bunge			+			+
<i>Ranunculaceae</i>						
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle		+		+		+
<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	+	+		
<i>Delphinium elatum</i> L.		+		+	+	+
<i>Ranunculus hyperboreus</i> Rottb.		+				
<i>R. monophyllus</i> Ovcz.		+	+	+		+

Таксон	Участок (номер и индекс)					
	1	2	3	4	5	6
	BD	HY	HH	SH	SE	KU
<i>R. propinquus</i> C. A. Mey.	+	+	+	+		
<i>R. repens</i> L.		+	+			
<i>Thalictrum alpinum</i> L.			+			
<i>T. minus</i> L.		+		+	+	+
<i>Trollius europaeus</i> L.		+	+	+	+	+
<i>Brassicaceae</i>						
<i>Barbarea stricta</i> Andrz.						+
<i>Cardamine pratensis</i> L.	+	+	+			
<i>Draba sibirica</i> (Pall.) Thell.			+			
<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.			+			
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.				+		
<i>Crassulaceae</i>						
<i>Rhodiola rosea</i> L.	+					
<i>Parnassiaceae</i>						
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+	+	+	+	
<i>Saxifragaceae</i>						
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.		+	+			
<i>Saxifraga hieracifolia</i> Woldst. & Kit.			+			
<i>Grossulariaceae</i>						
<i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark.				+	+	
<i>Rosaceae</i>						
<i>Alchemilla murbeckiana</i> Bus.			+			+
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+	+	+		+
<i>Dryas octopetala</i> L. ssp. <i>subincisa</i> Jurtz.			+			
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.		+				+
<i>Geum rivale</i> L.		+	+	+		
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) G. Beck ex Fritsch			+			
<i>P. egedii</i> Wormsk.	+					
<i>Rubus arcticus</i> L.	+	+	+	+		+
<i>R. chamaemorus</i> L.	+	+	+			+
<i>R. saxatilis</i> L.						+
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	+	+		+	+	
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.			+	+		
<i>Fabaceae</i>						
<i>Astragalus frigidus</i> (L.) A. Gray			+	+		
<i>A. subpolaris</i> Boriss. et Schischk.	+	+	+	+	+	
<i>Hedysarum arcticum</i> B. Fedtsch.			+			
<i>Lathyrus pratensis</i> L.		+		+		
<i>Oxytropis sordida</i> (Willd.) Pers.			+			
<i>Vicia cracca</i> L.		+		+	+	+
<i>V. sepium</i> L.		+		+		
<i>Geraniaceae</i>						
<i>Geranium albiflorum</i> Ledeb.	+	+	+	+	+	+
<i>Empetraceae</i>						
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	+		+	+	+	+
<i>Violaceae</i>						
<i>Viola biflora</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>V. epipsila</i> Ledeb.	+	+	+	+	+	
<i>V. epipsiloides</i> A. & D. Löve			+			
<i>Onagraceae</i>						
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.		+	+	+	+	+
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+		+		
<i>Hippuridaceae</i>						
<i>Hippuris lanceolata</i> Retz.		+				
<i>H. tetraphylla</i> L.	+					
<i>Apiaceae</i>						
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. var. <i>sylvestris</i>		+				
<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.	+	+	+	+		+
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	+	+		+	+	+
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.			+			
<i>Cornaceae</i>						

Таксон	Участок (номер и индекс)					
	1	2	3	4	5	6
	BD	HY	HH	SH	SE	KU
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Asch. & Graebn.	+	+				
<i>Pyrolaceae</i>						
<i>Pyrola grandiflora</i> Radius			+	+		
<i>P. minor</i> L.	+		+		+	
<i>Ericaceae</i>						
<i>Andromeda polifolia</i> L.	+					+
<i>Arctous alpina</i> (L.) Niedenzu	+		+	+	+	+
<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.	+		+	+	+	+
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.						+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.				+	+	+
<i>V. uliginosum</i> L. ssp. <i>microphyllum</i> Lange	+	+	+	+	+	+
<i>V. vitis-idaea</i> L.	+		+	+	+	+
<i>Primulaceae</i>						
<i>Cortusa matthioli</i> L.		+	+			
<i>Primula stricta</i> Hornem.				+		
<i>Trientalis europaea</i> L.	+	+		+	+	
<i>Limoniaceae</i>						
<i>Armeria scabra</i> Pall. ex Schult.			+			
<i>Polemoniaceae</i>						
<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. & Schult.	+	+	+	+		
<i>Boraginaceae</i>						
<i>Eritrichium villosum</i> (Ledeb.) Bunge			+			
<i>Myosotis asiatica</i> (Vestergren) Schischk. et Serg.			+			
<i>M. palustris</i> (L.) L.	+	+	+	+		+
<i>Lamiaceae</i>						
<i>Lamium album</i> L.						+
<i>Scrophulariaceae</i>						
<i>Bartsia alpina</i> L.		+		+		
<i>Euphrasia frigida</i> Pugsf.		+	+	+	+	
<i>Lagotis minor</i> (Willd.) Standl.			+			
<i>Pedicularis compacta</i> Steph.			+			+
<i>P. lapponica</i> L.				+		+
<i>P. oederi</i> Vahl			+	+		
<i>Veronica longifolia</i> L.		+	+	+	+	+
<i>Lentibulariaceae</i>						
<i>Pinguicula alpina</i> L.			+			
<i>Rubiaceae</i>						
<i>Galium boreale</i> L.		+	+	+	+	+
<i>G. trifidum</i> L.	+	+				
<i>G. uliginosum</i> L.		+	+	+		
<i>Caprifoliaceae</i>						
<i>Lonicera pallasii</i> Ledeb.				+		+
<i>Adoxaceae</i>						
<i>Adoxa moschatellina</i> L.		+	+	+	+	+
<i>Valerianaceae</i>						
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link			+			
<i>V. wolgensis</i> Kazak.	+	+		+	+	+
<i>Campanulaceae</i>						
<i>Campanula rotundifolia</i> L.					+	
<i>Asteraceae</i>						
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.					+	
<i>Arctanthemum hultenii</i> (A. & D. Löve) Tzvel.	+					
<i>Aster sibiricus</i> L.		+		+		
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill				+	+	
<i>Crepis sibirica</i> L.						+
<i>Erigeron politus</i> Fries		+		+		
<i>Hieracium alpinum</i> L.				+		
<i>H. laevigatum</i> Willd.				+	+	+
<i>Ligularia arctica</i> Pojark.	+			+		
<i>Omalotheca supina</i> (L.) DC.				+		

Таксон	Участок (номер и индекс)					
	1	2	3	4	5	6
	BD	HY	HH	SH	SE	KU
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries		+	+	+		
<i>P. radiatus</i> (J. F. Gmel.) Toman				+		
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.		+	+	+	+	
<i>Senecio nemorensis</i> L.						+
<i>Solidago lapponica</i> With.	+	+	+	+	+	+
<i>Tanacetum bipinnatum</i> (L.) Sch. Bip.	+	+	+	+	+	
<i>T. vulgare</i> L.					+	+
<i>Taraxacum ceratophorum</i> (Ledeb.) DC.		+	+			
<i>Tephrosieris integrifolia</i> (L.) Holub			+		+	
<i>Tripleurospermum hookeri</i> Sch. Bip.		+		+		
Таксонов всего: 205	82	97	114	112	64	78

Примечание. Здесь и далее в таблицах: BD – долина р. Большая Двойничная; HY – р. Хыльчую; HH – р. Большая Хэхэганьяха; SH – р. Шапкина; SE – р. Северная; KU – р. Куя.

Таблица 3

Число таксонов и положение ведущих семейств в парциальных и региональных флорах

Table 3

Number of taxa and position of leading families in partial and regional floras

Ключевой участок	BD		HY		HH		SE		SH		KU		DBT		KP	
Число семейств	31		31		34		29		33		29		43		66	
Число родов	57		70		76		51		79		56		124		218	
Число видов	82		97		114		64		113		78		205		515	
Семейство	A	Б	A	Б	A	Б	A	Б	A	Б	A	Б	A	Б	A	Б
<i>Poaceae</i>	19/ 23,2	1	16/ 16,5	1	12/ 10,5	1	11/ 17,2	1	18/ 15,9	1	11/ 14,1	1	27/ 13,1	1	63/ 12,2	1
<i>Asteraceae</i>	19/ 23,2	3-6	9/ 9,3	2-3	7/ 6,1	5-6	9/ 14,1	2	14/ 12,4	2	6/ 7,7	4-5	22/ 10,7	2	52/ 10,2	2
<i>Cyperaceae</i>	5/ 6,1	2	5/ 5,2	5-7	8/ 7	3-4	-	-	5/ 4,4	4-12	4/ 5,1	7	17/ 8,3	3	40/ 4,8	3
<i>Caryophyllaceae</i>	7/ 8,5	7	5/ 5,2	5-7	7/ 6,1	5-6	2/ 3,1	6-13	5/ 4,4	4-12	3/ 3,8	8-11	12/ 5,8	4-6	36/ 7,0	4
<i>Rosaceae</i>	4/ 4,9	3-6	6/ 6,2	4	8/ 7	3-4	1/ 1,6	-	5/ 4,4	4-12	6/ 7,7	4-5	12/ 5,8	4-6	24/ 4,7	6
<i>Salicaceae</i>	5/ 6,1	3-6	5/ 5,2	5-7	9/ 7,9	2	4/ 6,3	4	5/ 4,4	4-12	7/ 9,0	2-3	12/ 5,8	4-6	20/ 3,9	8
<i>Ranunculaceae</i>	5/ 6,1	-	9/ 9,3	2-3	6/ 5,3	7	3/ 4,7	5	7/ 6,2	3	5/ 6,4	6	10/ 4,9	7	26/ 5,0	5
<i>Ericaceae</i>	2/ 2,4	3-6	1/ 1,0	-	4/ 3,5	-	5/ 7,8	3	5/ 4,4	4-12	7/ 9,0	2-3	7/ 3,4	8-11	15/ 2,9	-
Всего в 6 ведущих семействах	46/ 56,1		50/ 51,5		51/ 44,7		34/ 53,1		54/ 47,8		42/ 53,8		102/ 49,5		241/ 46,9	

Примечание. А – число видов и подвидов (в числителе – абсолютное, в знаменателе – доля от общего числа видов района, %); Б – место семейства (прочерк – семейство не входит в число ведущих семейств); DBT – все изученные речные долины Большеземельской тундры, KP – Канино-Печорский район.

**Географический анализ.** Анализ соотношения широтных географических элементов ПФ показал, что в совокупной флоре речных долин доля видов бореальной фракции (аркто-бореальные и бореальные) составляет 50,0%, на арктическую фракцию приходится 28,0%, на гипоарктическую – 22,0% (рис. 2). Активное участие бореальных видов, характерное в целом для Канино-Печорского района – 46,6% (Sekretareva, 2004), во флоре речных долин проявляется еще более значительно.

Закономерно наиболее низкая доля видов бореальной фракции (менее 50%) отмечена в ПФ долин рек Большая Хэхэганьяха и Большая Двойничная, которые расположены в подзоне типичных тундр. Остальные ПФ можно отнести к бореальным, с долей видов бореаль-

ной фракции более 50% (60–68%). Кроме участков из подзоны южных тундр и лесотундры, в эту группу попадает ПФ долины р. Хыльчую (приморский участок на границе подзон южных и типичных тундр). Это, по-видимому, связано со слабой представленностью тундровых ландшафтов, прилегающих к долине реки в её нижнем течении, а также с широким распространением пойменных кустарников (ивняков), формирующих более благоприятный микроклимат для видов южных широтных групп.

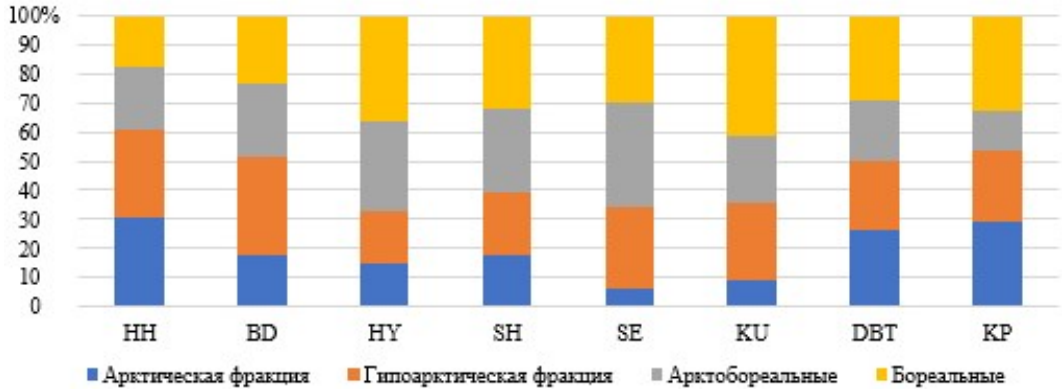


Рис. 2. Соотношение широтных географических элементов в парциальных (НН–КУ) и совокупной (ДВТ) флорах речных долин и во флоре Канино-Печорского района (КР).

Fig. 2. Proportion of latitudinal geographic elements in partial (НН–КУ) and total (ДВТ) floras of river valleys and in the flora of the Kanin-Pechora region (КР).

Доля видов арктической фракции варьирует от 5,0% в ПФ долины р. Северная до 30,0% – р. Большая Хэжганяха. Гипоарктическая фракция наиболее представлена в ПФ долины р. Большая Двойничная (33,0%), наименее – в ПФ долины на р. Хыльчую (17,0%).

Сравнительный анализ соотношения долготных географических элементов показал преобладание в совокупной флоре речных долин видов с циркумполярным и евразийским ареалами – 43,6% и 36,8%, соответственно (рис. 3).

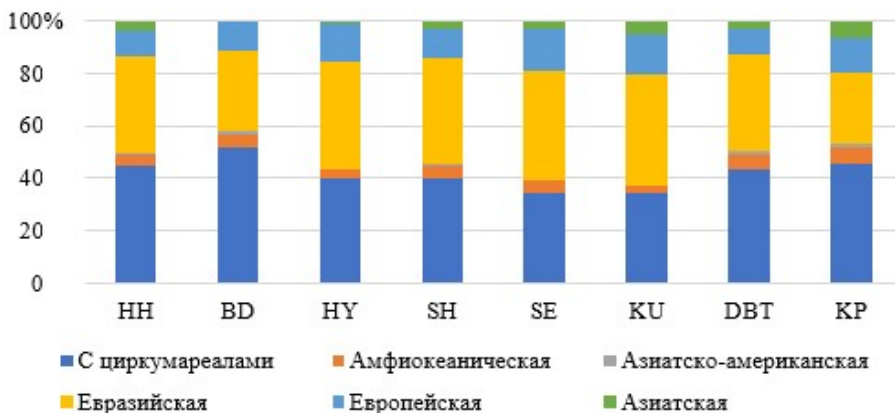


Рис. 3. Соотношение долготных географических групп элементов в парциальных (НН–КУ) и совокупной (ДВТ) флорах речных долин и во флоре Канино-Печорского района (КР).

Fig. 3. Proportion of longitudinal geographical groups of elements in partial (НН–КУ) and total (ДВТ) floras of river valleys and in the flora of the Kanin-Pechora region (КР).



Европейские виды составляют 9,8%. Характерная для Арктики группа с амфиокеаническими ареалами немногочисленна – 5,4%. Прочие элементы (азиатские и азиатско-американские виды) представлены незначительно (0–4%). В общих чертах эти соотношения соответствуют таковым для всего Канино-Печорского флористического района и по ключевым участкам варьируют незначительно. Наиболее показательной можно считать высокую долю видов с циркумполярным ареалом для ПФ наиболее северного участка – долина р. Большая Двойничная (51,9%) при минимальных значениях для ПФ долин южных рек – Северная и Куя (около 34,0%). Азиатские виды, и без того слабо представленные в совокупной флоре речных долин, практически полностью отсутствуют в ПФ приморских участков.

**Биоморфологический анализ флоры.** В спектре жизненных форм совокупной флоры обследованных речных долин Большеземельской тундры преобладают короткокорневищные и длиннокорневищные поликарпические растения: слабовегетативноподвижные (рыхлодерновинные, короткокорневищные) или сильновегетативноподвижные (длиннокорневищные) автотрофные травянистые поликарпики (табл. 4).

Таблица 4

Распределение видов во флорах по биоморфологическим группам

Table 4

Distribution of species in floras by biomorphological groups

Группа/ПФ	НН	BD	НУ	SH	SE	KU	DBT
ДК	0/0	0/0	1/1	1/0,9	1/1,6	3/3,8	3/1,5
Кг	6/5,3	5/6,2	4/4,1	4/3,6	4/6,3	4/5,1	7/3,4
К	1/0,9	1/1,2	1/1	3/2,7	2/3,1	3/3,8	4/2
Кст	0/0	0/0	0/0	1/0,9	1/1,6	1/1,3	1/0,5
КСпр	6/5,3	2/2,5	0/0	2/1,8	2/3,1	4/5,1	7/3,4
КСг	2/1,8	3/3,7	1/1	2/1,8	2/3,1	3/3,8	3/1,5
КС	1/0,9	1/1,2	0/0	2/1,8	2/3,1	2/2,6	2/1
Тдж	30/26,3	23/28,4	30/30,9	32/28,6	17/26,6	19/24,4	52/25,5
Тк	19/16,7	9/11,1	18/18,6	16/14,3	10/15,6	13/16,7	31/15,2
Тстл	1/0,9	3/3,7	3/3,1	3/2,7	2/3,1	1/1,3	4/2
Трд	10/8,8	11/13,6	6/6,2	13/11,6	5/7,8	6/7,7	18/8,8
Тнпл	5/4,4	2/2,5	4/4,1	2/1,8	1/1,6	3/3,8	8/3,9
Тл	0/0	1/1,2	1/1	1/0,9	0/0	0/0	1/0,5
Тст	9/7,9	3/3,7	4/4,1	3/2,7	2/3,1	1/1,3	13/6,4
Дв	0/0	0/0	1/1	2/1,8	0/0	1/1,3	3/1,5
Тнпл-рд	0/0	1/1,2	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0,5
Ткис	7/6,1	6/7,4	8/8,2	11/9,8	5/7,8	5/6,4	13/6,4
Ткот-ст	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1,6	0/0	1/0,5
Тпд	5/4,4	3/3,7	4/4,1	4/3,6	4/6,3	2/2,6	10/4,9
Тст.пр	1/0,9	0/0	1/1	0/0	0/0	0/0	1/0,5
Т-КС	4/3,5	4/4,9	3/3,1	2/1,8	1/1,6	3/3,8	6/2,9
Тпд-к	0/0	0/0	0/0	1/0,9	0/0	0/0	1/0,5
Од	1/0,9	0/0	1/1	1/0,9	1/1,6	0/0	1/0,5
Тдж-ст	4/3,5	3/3,7	3/3,1	3/2,7	0/0	3/3,8	8/3,9
Тцеп	0/0	0/0	3/3,1	3/2,7	1/1,6	1/1,3	3/1,5
Тнас	1/0,9	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0,5
Тст.пд	1/0,9	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0,5

Примечание. Указано число видов (в числителе абсолютное значение, в знаменателе – доля от общего числа видов, %). Древесные и полудревесные: ДК – дерево-куст; кустарники: К – прямостоячие, Кг – гемипростратные, Кст – стланики; кустарнички: КС – прямостоячие, КСг – гемипростратные, КСпр – простратные; полукустарнички: Т-КС – прямостоячие. Поликарпические травы: Тст – стержнекорневые, Тст.пд – то же, подушковидные, Тст.пр – то же, простратные; Тдж-ст – длиннокорневищно-стержнекорневые; Тдж – длиннокорневищные; Ткот-ст – корнеотпрысково-стержнекорневые; Тнпл – наземноползучие, Тнпл-рд – наземноползучие рыхлодерновинные, Тстл – столонообразующие, Тцеп – цепляющиеся, Тк – короткокорневищные, Ткис – кистекокорневые, Трд – рыхлодерновинные с короткоползучими корневищами, Тпд – плотнодерновинные, Тпд-к – плотнодерновинные, образующие кочки, Тл – луковичные, Тнас – насекомоядные. Моно- и олигокарпические травы: Од – однолетники, Дв – двулетники.

Этому спектру в целом соответствует и распределение видов по жизненным формам в отдельных ПФ. Преобладающие жизненные формы: длиннокорневищные (24,4–30,9%), короткокорневищные (11,1–18,6%), рыхлодерновинные с короткоползучими корневищами (6,2–13,6%), кистеконовые (6,1–9,8%) и стержнеконовые (1,3–7,9%) поликарпические травы. Стабильной долей (3,6–6,3%) представлены гемипростратные кустарники. Положение ПФ долины р. Куя в полосе лесотундры подчеркивается представленностью трёх видов с жизненной формой дерево-куст, тогда как столько же видов этой жизненной формы встречено во всех других ПФ, а на участках Большая Двойничная и Большая Хэжганьяха такие виды отсутствуют.

**Анализ экологических групп.** Распределение видов совокупной флоры речных долин Большеземельской тундры по группам, отражающим отношение к увлажнению, приведено на рис. 4. Во флоре преобладают мезофиты – 83 вида (40,7%), свойственные луговым и склоновым местообитаниям с умеренным увлажнением (*Achillea millefolium*, *Calamagrostis purpurea*, *Veratrum lobelianum* и др.). Значительное участие во флоре характерно для мезогигрофитов (*Eriophorum scheuchzeri*, *E. vaginatum*, *Juncus arcticus*, *J. filiformis*, *Myosotis palustris* и др.) – 43 вида (21,1%) и гигромезофитов (*Geranium albiflorum*, *Parnassia palustris*, *Veronica longifolia* и др.) – 32 вида (15,7%). Это виды, обычные для экотопов с обильным увлажнением, широко распространены в поймах рек и прилегающих понижениях. Виды более сырых местообитаний – гигрофиты (*Carex aquatilis* s. l., *C. subspathacea*, *Caltha palustris* и др.) и, напротив, более-менее засушливых – ксеромезофиты (*Festuca ovina*, *Tanacetum bipinnatum*, *Vaccinium vitis-idaea* и др.) присутствуют в меньшем числе – по 15 видов (7,4%). Число эвритопных растений также невелико – 13 видов (6,4%), среди них есть виды, широко распространенные в тундровых сообществах: *Betula nana*, *Bistorta vivipara*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Salix glauca*, *S. phylicifolia*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Мезоксерофиты представлены слабо – 3 вида (1,5%), это *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Tephrosieris integrifolia*.

Распределение видов по группам по отношению к увлажнению в отдельных ПФ сопоставимо в общих чертах с таковым для совокупной флоры речных долин (рис. 5). Более высокая доля влаголюбивых растений в ПФ долины р. Большая Двойничная соответствует более широкому спектру обильно увлажнённых и сырых местообитаний, что обусловлено разным уровнем засоления субстрата приустьевых участков поймы и распространению видов-галофитов (*Carex subspathacea*, *Arctanthemum hultenii*, *Potentilla egedii* и др.). Широкая представленность видов всех групп в долине р. Большая Хэжганьяха отражает высокое разнообразие местообитаний на этом участке, обусловленное наиболее динамичным состоянием рельефа долины вследствие криогенных процессов (термоэрозия, солифлюкция и др.), в сочетании с относительно глубоким ее врезом (до 14 м) в моренные гряды возвышенности Вангуреймюр. Последнее приводит к размыву и обнажению горизонтов грунта, различающихся по механическому составу и другим показателям.

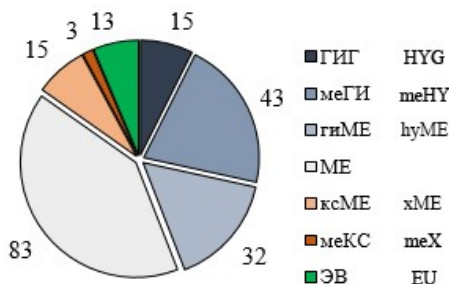


Рис. 4. Распределение видов речных долин Большеземельской тундры по группам по отношению к увлажнению. Здесь и на рис. 5: ГИГ – гигрофиты, меГИ – мезогигрофиты, гиМЕ – гигромезофиты, МЕ – мезофиты, ксМЕ – ксеромезофиты, меКС – мезоксерофиты, ЭВ – эврифиты.

Fig. 4. Distribution of species of river valleys of the Bolshezemelskaya Tundra into groups in relation to moisture. Here and in Fig. 5: HYG – hygrophytes, meHY – mesohygrophytes, hyME – hygromesophytes, ME – mesophytes, xME – xeromesophytes, meX – mesoxerophytes, EU – euryphytes.

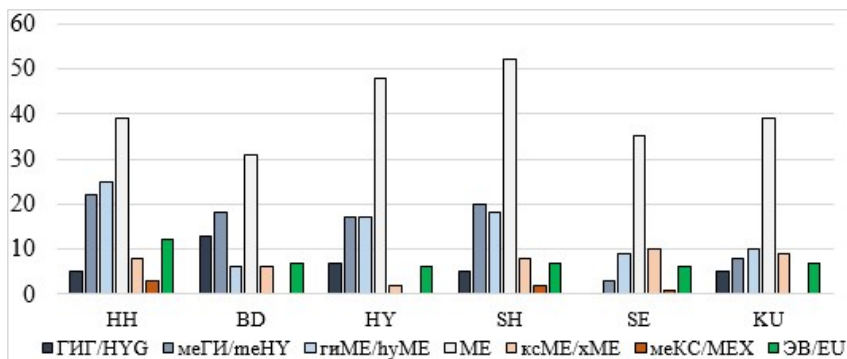


Рис. 5. Число видов в ПФ речных долин по группам по отношению к увлажнению.

Fig. 5. Number of species in the PF of river valleys by groups in relation to moisture

Разные геологические, гидрологические и геоморфологические условия могут серьезно повлиять на состав ПФ различных речных долин, определяя конфигурацию экотопов и растительности. Так, например, в приморских районах (реки Большая Двойничная и Хыльчую) доля видов ПФ в локальных флорах почти на 20% ниже таковой, чем в континентальных районах. Можно предположить, что это в определённой степени связано с галофитизацией приморских долин, как фактором, ограничивающим распространение ряда видов. В речных долинах с планиморфными, перегруженными наносами, с малым уклоном участками (р. Хыльчую и Куя) формируются местообитания, благоприятные для пойменных лугов и кустарников. На плоских долинах с невысокими берегами, в отличие от относительно глубоко врезанных, долинный ряд сопряженных фаций представлен в усечённом виде, что сказывается и на составе и пропорциях видов ПФ. Так наиболее богатые флоры соответствуют наиболее глубоким долинам р. Шапкина и Большая Хэхэганьяха (112 и 114 видов при глубинах до 23 и 19 м соответственно). С точки зрения влияния подстилающих пород симптоматична бедность флоры участка долины р. Северная, которая протекает среди однородного песчаного массива.

### Заключение

Число видов сосудистых растений в совокупной флоре обследованных речных долин Большеземельской тундры составляет 205 видов, или 39,8% от региональной флоры Канино-Печорского района.

В число ведущих семейств ПФ речных долин и их совокупной флоры входят *Poaceae*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*. Первые три лидирующих семейства из этого перечня объединяют 32,1% видов. Такое положение характерно как для флоры Канино-Печорского района, так и в целом для всех голарктических флор.

Результаты анализа показали, что флоры речных долин, растительность которых азональна, тем не менее, имеют зональные и региональные черты. При этом доля видов бореальных фракций в них выше, чем во флоре Канино-Печорского района. Четыре из шести ПФ, расположенных в южных тундрах и лесотундре, относятся к бореальным по преобладанию в их составе видов южных широтных групп. Закономерно доля видов арктической и гипоарктической фракций выше в ПФ долин самых северных рек в типичных тундрах.

Распределение долготных географических элементов не продемонстрировало особых закономерностей на относительно небольшой по протяжённости с запада на восток территории, а лишь ещё больше подчеркнуло зональные тренды. Например, сокращение доли циркулярных видов в ПФ речных долин на градиенте север – юг.

Биоморфологический анализ флор показал преобладание поликарпических трав трёх жизненных форм: длиннокорневищных, короткорневищных и рыхлодерновинных с короткоползучими корневищами (25,5, 15,2 и 8,8% от общего числа видов, соответственно).

По отношению растений к увлажнению во флоре доминируют мезофиты, мезогигрофиты и гигромезофиты (в сумме 87,5% от общего числа видов). Это согласуется с преобладанием в долинах рек обильно и умеренно увлажнённых местообитаний, а также с разнообразием луговых сообществ, свойственных пойменным и склоновым ландшафтам. Изменение соотношения видов биоморфологических и экологических групп в ПФ изученных долин рек частично связано как с широтным положением ключевых участков (например, большее число древесных жизненных форм в долине р. Куя и большая представленность ксерофильных видов на р. Большая Хээганьяха), так и с некоторыми региональными особенностями речных долин (например, преобладание гигрофильных видов на подверженных приливам местообитаниях в долине р. Большая Двойничная). Распределение видов по биоморфологическим и особенно экологическим группам в отдельных ПФ в целом соответствует такому для совокупной флоры долин. Более интересные выводы из распределения этих групп следует ожидать при изучении ценофлор отдельных синтаксонов растительности, представленных в речных долинах, или ПФ отдельных элементов рельефа долин рек.

Полученные результаты свидетельствуют о высокой значимости долин водотоков тундровой зоны, как центров концентрации видового разнообразия растений, и необходимости охраны этих биотопов при проведении работ, связанных с техногенным воздействием (строительство мостов, переходов трубопроводов и т. п.). Более детальные представления о механизмах организации растительности речных долин в связи с экологическими факторами может позволить вскрыть дальнейший анализ флор и отдельных их вариантов и частей, таких как ПФ более мелких экотопов или ценофлор конкретных сообществ. А также привлечение дополнительных данных, например, эколого-ценотических групп и результатов классификации сообществ, и, соответственно, таких методов, как фитосоциологический и эколого-ценотический анализ.

*Автор выражает глубокую признательность сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за всестороннюю помощь в проведении исследования. В их числе: Н. В. Матвеева, И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко, А. М. Лапина, Д. Д. Карсонова, В. В. Петровский. Также благодарен работникам Ненецкого государственного природного заповедника: С. А. Золотому, Н. В. Першиной, Т. В. Дьячковой, государственным инспекторам заповедника, и сотруднику КУ НАО «ЦПиООС» И. Ю. Пронину за обеспечение возможности проведения работ и гостеприимство.*

*Работа проведена за счёт средств гранта Российского научного фонда (проект № 20-17-00160) в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме № 122041100242-5.*

### Список литературы

- [Arkticheskaia...] Арктическая флористическая область. 1978. Л.: Наука. 166 с.
- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья. 992 с.
- [Kochergina] Кочергина А. Г. 2020. Ценофлоры ивовых сообществ на западе Большеземельской тундры // Бот. журн. Т. 105. № 9. С. 888–908. DOI: 10.31857/S0006813620090070
- [Kulyugina, Teteryuk] Кулюгина Е. Е., Тетерюк Л. В. 2021. Парциальная флора сообществ с участием *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Meу на территории северных секторов Уральского хребта и предгорных территорий северо-восточной части Большеземельской тундры // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 20 (2). С. 154–158.
- [Lavrinenko] Лавриненко И. А. 2013. Геоботаническое районирование восточноевропейских тундр как основа сохранения их ресурсов и биоразнообразия. В сб.: Доклады II Всерос. науч. конф. «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана». Сыктывкар. С. 64–71.
- [Lavrinenko et al.] Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Кулюгина Е. Е. 1999. Флора и растительность запада Большеземельской тундры (правобережье реки Ортина) // Бот. журн. Т. 84. № 6. С. 95–105.
- [Lavrinenko, Lavrinenko] Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. 2018. Классификация растительности соленых и солоноватых маршей Большеземельской тундры (побережье Баренцева моря) // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. 12 (3). С. 82–143. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10028
- [Lavrinenko et al.] Лавриненко О. В., Петровский В. В., Лавриненко И. А. 2016. Локальные флоры островов и юго-восточного побережья Баренцева моря // Бот. журн. Т. 101. № 10. С. 1144–1190.
- [Lavrinenko et al.] Лавриненко О. В., Петровский В. В., Лавриненко И. А. 2019. Новые локальные флоры и материалы к флористическому районированию восточноевропейских тундр // Бот. журн. Т. 104. № 1. С. 58–92.

[Lavrinenko et al.] *Lavrinenko O. V., Tyusov G. A., Petrovsky V. V.* 2022. Impact of climate warming on floristic diversity of the East European tundra // *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. V. 13. N. 1. P. 35–48. DOI: [10.18822/edgcc101643](https://doi.org/10.18822/edgcc101643)

[Leksin, Porfiruyev] *Лексин В. Н., Порфирьев Б. Н.* 2021. Государственная арктическая политика России // *Федерализм*. Т. 26. № 1 (101). С. 15–43. DOI: <http://dx.doi.org/10.21686/2073-1051-2021-1-15-43>

[Polozova] *Полозова Т. Г.* 1978. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // *Структура и функции биоценозов Таймырской тундры*. Л. С. 114–143.

[Polozova] *Полозова Т. Г.* 1981. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // *Жизненные формы: структура, спектры, эволюция*. М. С. 265–281.

[Polozova] *Полозова Т. Г.* 1986. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // *Южные тундры Таймыра*. Л. С. 122–134.

[Polozova] *Полозова Т. Г.* 1990. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix (Salicaceae)* на острове Врангеля // *Бот. журн.* Т. 75. № 12. С. 1700–1712.

[Pospelova, Pospelov] *Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н.* 1998. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр центрального Таймыра: эколого-топологическая дифференциация // *Бот. журн.* Т. 83. № 3. С. 28–47.

[Rebristaia] *Ребристая О. В.* 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л. 334 с.

[Rumyantsev, Izmailova] *Румянцев В. А., Измайлова А. В.* 2022. Районирование Арктической зоны РФ как основа разработки системы наблюдений за пресными водами. URL: <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2022-68-2-173-190>. Дата обращения: 16.07.2022.

[Sekretareva] *Секретарева Н. А.* 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 131 с.

[Shmidt] *Шмидт В. М.* 1980. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. 176 с.

[Vserossiiskii...] Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных. URL: <http://mete.ru/>. Дата обращения: 8.10.2023.

[Tolmachev] *Толмачёв А. И.* 1931. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // *Журн. РБО*. Т. 16. № 1. С. 111–124.

[Tolmachev] *Толмачёв А. И.* 1974. Введение в географию растений. Л.: Изд. ЛГУ. 244 с.

[Walter, Alyokhin] *Вальтер Г., Алёхин В. В.* 1936. Основы ботанической географии. Л.: Биомедгиз. 715 с.

[Yurtsev] *Юрцев Б. А.* 1982. Флора как природная система // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* Т. 87. Вып. 4. С. 3–22.

[Yurtsev] *Юрцев Б. А.* 1987. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // *Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики*. Л.: Наука. С. 47–66.

[Yurtsev] *Юрцев Б. А.* 1988. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // *Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Мат. III рабочего совещания по сравнительной флористике*. Кунгур. СПб.: Наука. С. 15–33.

[Yurtsev] *Юрцев Б. А.* 1997. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // *Бот. журн.* Т. 82. № 6. С. 60–69.

[Yurtsev] *Юрцев Б. А.* 2004. Сравнительная флористика в России: вклад школы А. И. Толмачёва // *Бот. журн.* Т. 89. № 3. С. 385–399.

[Yurtsev, Kamelin] *Юрцев Б. А., Камелин П. В.* 1991. Основные понятия и термины флористики: Учеб. пособие по спецкурсу. Пермь: Пермский ун-т. 80 с.

[Yurtsev et al.] *Юрцев Б. А., Толмачёв А. И., Ребристая О. В.* 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики // *Арктическая флористическая область*. Л.: Наука. С. 9–104.

## References

- Arkticheskaja floristicheskaja oblast' [Arctic floristic region]. 1978. Leningrad: Nauka. 166 p. (*In Russian*)
- Cherepanov S. K.* 1995. Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)]. SPb.: Mir i sem'ya. 992 p. (*In Russian*)
- Kochergina A. G.* 2020. Tsenoflory ivovykh soobshchestv na zapade Bol'shezemel'skoi tundry [Coenofloras of willow communities in the west of the Bolshezemelskaya tundra] // *Bot. zhurn.* Т. 105. № 9. P. 888–908. DOI: [10.31857/S0006813620090070](https://doi.org/10.31857/S0006813620090070) (*In Russian*)
- Kulyugina E. E., Teteriuk L. V.* 2021. Partzial'naiа flora soobshchestv s uchastiem *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey na territorii severnykh sektorov Ural'skogo khrebra i predgornyykh territorii severo-vostochnoi chasti Bol'shezemel'skoi tundry [Partial flora of communities involving *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey on the territory of the northern sectors of the Ural ridge and the foothill territories of the northeastern part of the Bolshezemelskaya tundra] // *Problemy botaniki Iuzhnoi Sibiri i Mongolii*. 20 (2). P. 154–158. (*In Russian*)
- Lavrinenko I. A.* 2013. Geobotanicheskoe raionirovanie vostochnoevropеiskikh tundr kak osnova sokhraneniia ikh resursov i bioraznoobrazzia [Geobotanical zoning of the East European tundra as the basis for the protection of their resources and biodiversity]. V sb.: Doklady II Vseros. nauch. konf. «Bioraznoobrazie ekosistem Krainego Severa: inventariatsiia, monitoring, okhrana». Syktyvkar. P. 64–71. (*In Russian*)
- Lavrinenko I. A., Lavrinenko O. V., Kuliugina E. E.* 1999. Flora i rastitel'-nost' zapada Bol'shezemel'skoi tundry (pravoberezh'e reki Ortina) [Flora and vegetation of the West of the Bolshezemelskaya tundra (right bank of the Ortina river)] // *Bot. zhurn.* Т. 84. № 6. S. 95–105. (*In Russian*)
- Lavrinenko O. V., Lavrinenko I. A.* 2018. Klassifikatsiia rastitel'nosti solenykh i solonovatykh marshei Bol'shezemel'skoi tundry (poberezh'e Barentseva moria) [Classification of salt and brackish marshes vegetation of the Bolsheze-

mel'skaya tundra (Barents Sea coastal)] // Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy. T. 12 (3). P. 82–143. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10028 (In Russian)

Lavrinenko O. V., Petrovskii V. V., Lavrinenko I. A. 2016. Lokal'nye flory ostrovov i yugo-vostochnogo poberezh'ia Barentseva moria [Local floras of the islands and the southeastern coast of the Barents Sea] // Bot. zhurn. T. 101. № 10. P. 1144–1190. (In Russian)

Lavrinenko O. V., Petrovskii V. V., Lavrinenko I. A. 2019. Novye lokal'nye flory i materialy k floristicheskomu raionirovaniu vostochnoevropetskikh tundr // Bot. zhurn. T. 104. № 1. P. 58–92. (In Russian)

Lavrinenko O. V., Tyusov G. A., Petrovskiy V. V. 2022. Impact of climate warming on floristic diversity of the East European tundra // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. 13. N. 1. P. 35–48. DOI: 10.18822/edgcc101643

Leksin V. N., Porfir'ev B. N. 2021. Gosudarstvennaia arkticheskaia politika Rossii [State Arctic Policy of Russia] // Federalizm. T. 26. № 1 (101). P. 15–43. DOI: <http://dx.doi.org/10.21686/2073-1051-2021-1-15-43> (In Russian)

Polozova T. G. 1978. Zhiznennye formy sosudistykh rastenii Taimyrskogo statsionara [Life forms of vascular plants of the Taimyr hospital] // Struktura i funktsii biognotsenozov Taimyrskoi tundry. L. P. 114–143. (In Russian)

Polozova T. G. 1981. Zhiznennye formy sosudistykh rastenii v razlichnykh podzonakh Taimyrskoi tundry [Life forms of vascular plants in different subzones of the Taimyr tundra] // Zhiznennye formy: struktura, spektry, evoliutsiia. Moscow. P. 265–281. (In Russian)

Polozova T. G. 1986. Zhiznennye formy sosudistykh rastenii podzony iuzhnykh tundr na Taimyre [Life forms of vascular plants subzones of the southern tundra in Taimyr] // Iuzhnye tundry Taimyra. L. P. 122–134. (In Russian)

Polozova T. G. 1990. Zhiznennye formy kustarnikovykh vidov *Salix* (*Salicaceae*) na ostrove Vrangelia [Life forms of the shrub species of *Salix* (*Salicaceae*) on the Wrangel Island] // Bot. zhurn. T. 75. № 12. P. 1700–1712. (In Russian)

Pospelova E. B., Pospelov I. N. 1998. Partzial'nye flory dvukh smezhnykh landshaftov podzony tipichnykh tundr tsentral'nogo Taimyra: ekologo-topologicheskaiia differentsiatsiia [The partial floras of the two djacent landscapes of typical tundra subzone in the central Taimyr: ecotopological, differentiation] // Bot. zhurn. T. 83. № 3. P. 28–47. (In Russian)

Rebristaia O. V. 1977. Flora vostoka Bol'shezemel'skoi tundry [Flora of the eastern Bolshezemel'skaya tundra]. Leningrad. 334 p. (In Russian)

Rumiantsev V. A., Izmailova A. V. 2022. Raionirovanie Arkticheskoi zony RF kak osnova razrabotki sistemy nabliudeniia za presnymi vodami [Zoning of the Arctic zone of the Russian Federation as the basis for developing a freshwater conservation system]. URL: <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2022-68-2-173-190>. Date of access: 16.07.2022. (In Russian)

Sekretareva N. A. 2004. Sosudistye rasteniia Rossiiskoi Arktiki i sopredel'nykh territorii [Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories]. Moscow. 131 p. (In Russian)

Shmidt V. M. 1980. Statisticheskie metody v sravnitel'noi floristike [Statistical methods in comparative floristics]. Leningrad. 176 p. (In Russian)

Vserossiiskii nauchno-issledovatel'skii institut gidrometeorologicheskoi informatsii – Mirovoi tsentr dannykh [All-Russian Research Institute of Hydrometeorological Information – World Data Center]. URL: <http://mete.ru/>. Date of access: 8.10.2023. (In Russian)

Tolmachev A. I. 1931. K metodike sravnitel'no-floristicheskikh issledovaniia. Poniatie o flore v sravnitel'noi floristike [On the methodology of comparative floristic research. The concept of flora in comparative floristry] // Zhurn. RBO. T. 16. № 1. P. 111–124. (In Russian)

Tolmachev A. I. 1974. Vvedenie v geografiu rastenii [Introduction to plant geography]. Leningrad: Izd. LGU. 244 p. (In Russian)

Walter G., Alekhin V. V. 1936. Osnovy botanicheskoi geografii [Fundamentals of Botanical Geography]. Leningrad: Biomedgiz. 715 p. (In Russian)

Yurtsev B. A. 1982. Flora kak prirodnaia sistema [Flora as a natural system] // Biul. MOIP. Otd. biol. T. 87. Vyp. 4. P. 3–22. (In Russian)

Yurtsev B. A. 1987. Elementarnye estestvennye flory i opornye edinitsy sravnitel'noi floristiki [Elementary natural floras and reference units of comparative floristics] // Teoreticheskie i metodicheskie problemy sravnitel'noi floristiki. Leningrad: Nauka. P. 47–66. (In Russian)

Yurtsev B. A. 1988. O nekotorykh diskussionnykh voprosakh sravnitel'noi floristiki [On some controversial issues of comparative floristics] // Aktual'nye problemy sravnitel'nogo izucheniia flor: Mat. III rabocheho soveshchaniia po sravnitel'noi floristike. Kungur. St. Petersburg: Nauka. P. 15–33. (In Russian)

Yurtsev B. A. 1997. Monitoring bioraznoobrazia na urovne lokal'nykh flor [The biodiversity monitoring at the level of local floras] // Bot. zhurn. T. 82. № 6. P. 60–69. (In Russian)

Yurtsev B. A. 2004. Sravnitel'naia floristika v Rossii: vklad shkoly A. I. Tolmacheva [Comparative floristics in Russia: the contribution of A.I. Tolmachev's school.] // Bot. zhurn. T. 89. № 3. P. 385–399. (In Russian)

Yurtsev B. A., Kamelin R. V. 1991. Osnovnye poniatia i terminy floristiki: Ucheb. posobie po spetskursu [Basic concepts and terms of floristry: A textbook for a special course]. Perm': Permskii un-t. 80 p. (In Russian)

Yurtsev B. A., Tolmachev A. I., Rebristaia O. V. 1978. Floristicheskoe ograniichenie i razdelenie Arktiki [The floristic delimitation and subdivision of the Arctic] // Arkticheskaiia floristicheskaiia oblast'. Leningrad: Nauka. P. 9–104. (In Russian)

## Сведения об авторах

**Нешатаев Василий Васильевич**

м. н. с. лаборатории Динамики растительного покрова Арктики  
ФГБУН Ботанический институт  
имени В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург  
E-mail: xssa@mail.ru

**Neshataev Vasilii Vasil'evich**

Junior Researcher at the Laboratory  
of the dynamics of the Arctic vegetation cover  
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg  
E-mail: xssa@mail.ru

---

## ГЕОБОТАНИКА

---

УДК 582.29; 502.3 (470.311)

### ТИПОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ БОЛОТ НА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© **Е. М. Волкова, Д. В. Зацаринная**  
E. M. Volkova, D. V. Zatsarinnaia

The typology and distribution of mires on the Middle-Russian Upland

ФГБОУ ВО «Тульский государственный университет»  
300012, Россия, г. Тула, пр. Ленина, д. 92. Тел.: +7 (910) 941-56-21, e-mail: convallaria@mail.ru

Аннотация. На Среднерусской возвышенности болота формируются на разных элементах рельефа, отличаются водно-минеральным питанием, разнообразием растительности, составом и строением торфяных залежей. Обобщение имеющихся сведений позволило выделить 38 типов болот и 13 вариантов, относящихся к трём классам типов. Максимальное разнообразие свойственно классу типов водораздельных болот в карстово-суффозионных депрессиях, минимальное – классу типов пойменных и балочных болот. Ведущими факторами, определяющими разнообразие болот, являются геолого-гидрологические особенности региона. Анализ распространения разных типов болот показал его неравномерность. Редкими для региона являются олиготрофные сосново-сфагновые, берёзово-сфагновые, очеретниково-сфагновые и кустарничково-сфагновые типы болот.

Ключевые слова: типы болот, растительность, торфяная залежь, Среднерусская возвышенность.

Abstract. On the Middle-Russian Upland, the mires are formed on different elements of the relief, they are differing in water and mineral nutrition, a variety of vegetation, the composition and structure of peat deposits. The generalization of the available information allowed us to identify 38 types of mires and 13 variants which are assigned to the 3<sup>rd</sup> classes of types. The maximum diversity is typical for the class of types of watershed mires in karst-suffusion depressions, the minimum – is characteristic of the class of types of floodplain and ravine mires. The leading factors determining the diversity of mire ecosystems are the geological and hydrological features of the region. Analysis of the distribution of different types of mires showed their unevenness. Oligotrophic pine-sphagnum, birch-sphagnum, white beak-sedge-sphagnum and shrub-sphagnum types of mires are rare for the region.

Keywords: types of mires, vegetation, peat deposit, position in relief, Middle-Russian Upland.

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-30-43

### Введение

Разработка типологии болот как сложных природных экосистем основана на разных подходах, которые учитывают положение болот в рельефе, типы вмещающих котловин, трофность биотопов, водно-минеральное питание, характер торфонакопления, растительность болотных участков и др. (Abolin, 1928; Tsinzerling, 1938; Kats, 1941; Turemnov, Vinogradova, 1953; Piavchenko, 1958, 1972; Galkina, 1959; Nitsenko, 1967; Lopatin, 1980, 1983; Iurkovskaia, 1992; Kuznetsov, 2017; др.). Для регионов России разработан ряд классификаций болот/болотных массивов с учётом разных принципов, при этом единая типология болотных экосистем отсутствует. Оценка разнообразия таких экосистем актуальна для регионов с разной заболоченностью, однако крайне слабо разработаны подходы к типологии для регионов, где заболоченность низкая.

Среднерусская возвышенность является одним из слабозаболоченных регионов России – доля болот не превышает 0,5% от площади территории (Volkova, 2018). Однако, несмотря на это, здесь представлены типы болот (Khmelev, 1985; Volkova, 2017), сформированные на разных элементах рельефа и в условиях различного водно-минерального питания, что обуславливает специфику растительного покрова, структуру и строение торфяных залежей (Volkova, 2018, 2022, 2023). Имеющиеся сведения являются основой для разработки типологии болотных массивов, что позволит сформировать подходы к их сохранению.

### **Методы и материалы исследований**

Для лесостепных регионов Европейской России предложены классификации болот и торфяников Н. И. Пьявченко (Piyavchenko, 1958), А. И. Кузьмичева (Kuz'micheva, 1974), К. Ф. Хмельёва (Khmelev, 1975) и И. В. Благовещенского (Blagoveshchenskii, 2006). На основе анализа применяемых подходов разработана типология болот Среднерусской возвышенности, включающая комплекс признаков.

На первом этапе выделяли классы типов болот (болотных массивов) на основании их приуроченности к наиболее крупным геоморфологическим выделам региона, которые характеризуются разным происхождением депрессий, подстилающими породами и источниками водно-минерального питания, определяющими свойства других компонентов экосистем (включая, строение и структуру торфяных залежей). Такими выделами являются водоразделы и их склоны с разными подстилающими породами, а также речные долины, в которых следует различать террасы и пойму. Особой формой рельефа являются балки, верховья которых располагаются на водоразделах, а устья связаны с поймами рек.

На втором этапе болота дифференцировали в зависимости от трофности болотных биотопов на группы типов: эвтрофный, мезотрофный и олиготрофный. В качестве основополагающего критерия использовали минерализацию болотных вод биотопов (Volkova, 2018).

Различия в водно-минеральном питании определяют характер растительности болота, что рассматривали как диагностический признак при дифференциации типов болот на третьем этапе классификации. Оценка разнообразия растительности болот Среднерусской возвышенности, проведённая на основе эколого-фитоценологического подхода, позволила выявить 44 ассоциации, 31 субассоциацию, 12 вариантов, 10 безранговых сообществ, относящихся к 28 формациям, 9 группам формаций и 5 типам растительности (древесный, древесно-моховой, кустарниковый, гидрофильно-травяной и гидрофильно-моховой) (Volkova, 2018, 2022, 2023). При этом, максимальное количество синтаксонов характерно для гидрофильно-травяного типа растительности (16 ассоциаций). Древесный и древесно-моховой типы характеризуются близким числом синтаксонов (8–9 ассоциаций). Гидрофильно-моховой тип представлен десятью мезо- и олиготрофными ассоциациями.

Относительно принадлежности выделенных синтаксонов (прежде всего, ассоциаций) к классам типов болот, показано, что наиболее высоким ценотическим разнообразием характеризуются водораздельные болота (44% выделенных синтаксонов). Пойменным и балочным болотам, несмотря на богатое водно-минеральное питание, свойственно наиболее низкое число синтаксонов (22%). Следует отметить, что редкие для региона мезо- и олиготрофные ассоциации сформированы на террасных и водораздельных болотах (как на зандровых отложениях, так и вне таковых).

Синтаксономическое разнообразие каждого болота/массива определяется спецификой водно-минерального питания, которое зависит от соотношения источников (грунтовые, делювиальные или атмосферные воды). При доминировании в питании одного источника растительность гомогенна, то есть представлена сообществами одной ассоциации. Такая растительность может быть, как эвтрофной, так и мезо- и олиготрофной. При этом, гомогенная эвтрофная структура растительности встречается на небольших по площади и равномерно увлажнённых болотах разных типов, но чаще на пойменных, балочных, в то время как гомогенная мезо- и олиготрофная структура свойственна болотам на зандровых и моренных отложениях.



Если растительность представлена разными ассоциациями, которые формируются в близких условиях по трофности, но отличаются по режиму увлажнения, то такая структура является гетерогенной гомотрофной. Она может быть эвтрофной, мезотрофной и олиготрофной в зависимости от слагающих сообществ. При смешанном питании горизонтальная структура растительности болот всегда является гетерогенной и может быть представлена не только разными ассоциациями и группами формаций, но и типами растительности. Такую структуру следует рассматривать как гетеротрофную. Комбинация сообществ разного типа водно-минерального питания позволяет выделять эвтрофно-мезотрофную, мезо-олиготрофную, эвтрофно-мезо-олиготрофную, а также эвтрофно-олиготрофную структуру растительности.

Различия в горизонтальной структуре свойственны болотам на разных геоморфологических уровнях. На террасах и склонах речных долин, подстилаемых зандровыми и моренными отложениями, встречаются болота с гомогенной и гетерогенной гомотрофной мезотрофной или олиготрофной, а также с гетеротрофной мезо-олиготрофной структурой растительности, что связано с бедностью подстилающих песков и «утратой» эвтрофных ценозов по окрайкам. При этом, мезо-олиготрофная структура не встречается на болотах водоразделов, подстилаемых суглинками и глинами. Причиной этого является регулярный делювиальный сток, обеспечивающий привнос элементов питания. На водоразделах наиболее высоким фитоценотическим разнообразием характеризуются сплавинные болота с гетерогенной гомотрофной эвтрофной и гетеротрофной эвтрофно-мезо-олиготрофной структурой растительного покрова. Пойменные и балочные болота представлены, в основном, гомогенной или гетерогенной гомотрофной эвтрофной структурой растительности.

Различия в структуре растительности болот и, в особенности, растительность «генетического центра» болота, а также её отнесение к формациям или, при экологической специфичности, – ассоциациям, стали определяющим при выделении типов болот. В пределах типов выделяли варианты болот по доминирующим на них ассоциациям или субассоциациям.

Развитие болот в разных геолого-гидрологических условиях способствует формированию разных торфов и торфяных залежей. Состав и структура торфяных залежей также учитывали при выделении типов болот. На основании разработанной динамической классификации торфяных залежей выделяли гомотрофные и гетеротрофные, гомогенные или гетерогенные залежи (Volkova, 2018). В гетеротрофных залежах указывали наличие торфов других типов (в сравнении с основным, по которому выделяли тип залежи).

Гомогенные залежи включают только гомотрофные низинные типы, которые образуются на болотах в стабильных условиях водно-минерального питания. Гетерогенные гомотрофные залежи представлены только низинным типом, который образован разными видами торфов. Такие залежи имеют широкое распространение на болотах изучаемого региона. Гетерогенные залежи включают большую группу гетеротрофных залежей. При этом залежи низинного типа могут иметь в своем составе переходные и верховые торфа, что обнаружено для террасных и водораздельных болот на разных подстилающих породах. Переходные типы залежей могут характеризоваться наличием низинных торфов в придонных горизонтах и/или перекрываться верховыми торфами небольшой мощности (до 50 см). Увеличение мощности верховых торфов, наряду с переходными и низинными торфами, является признаком смешанного типа залежи. Такие переходные и смешанные залежи свойственны только болотам на зандровых и моренных отложениях речных террас и склонов водоразделов.

Учёт всех параметров болотных экосистем, начиная с геоморфологического положения и заканчивая характером растительности с учётом структуры торфяных залежей, позволил разработать типологию болот Среднерусской возвышенности.

Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995); мохообразных – по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006).

## Результаты исследований

Разработанная классификация является геоморфолого-фитоценотической и состоит из трёх ступеней: класс типов, группа типов и типы болотных массивов. В пределах некоторых типов выделяются варианты (табл.).

В соответствии с разработанными подходами выделены 3 класса типов болот.

I. Водораздельные болота в карстово-суффозионных депрессиях.

II. Террасные и склоновые водораздельные болота на зандровых и моренных отложениях в суффозионных депрессиях.

III. Пойменные и балочные болота.

На водораздельных пространствах болота образуются в депрессиях карстово-суффозионного происхождения. Подстилающими породами являются озёрные глины и делювиальные суглинки. Обводнение депрессий зависит от преимущественного поступления грунтовых или поверхностных вод. В результате, формируются депрессии с разным объемом воды, которые заболачиваются по-разному (Volkova, 2010 a, 2010 b, 2011, 2018; Volkova et al., 2021), что обеспечивает образование целостных, сплавинных и разорванных торфяных залежей (Volkova, 2022, 2023; Volkova et al., 2022, 2023; Zatsarinnaia, Volkova, 2021).

На террасах и склонах водоразделов, перекрытых зандровыми и моренными отложениями, болота формируются, преимущественно, в суффозионных понижениях. Питающие их воды характеризуются низкой минерализацией, поскольку являются флювиогляциальными, аллювиальными четвертичной системы (Khmelev, 1975), делювиальными (стекают по пескам) и атмосферными. Дренирующая способность грунтов обеспечивает слабое или умеренное увлажнение, что обеспечивает вертикальный прирост торфа и формирование целостных торфяных залежей.

Пойменные и балочные болота относятся к одному классу типов, поскольку балки «генетически» связаны с долинами рек. Однако имеющиеся отличия позволяют рассматривать такие болота в качестве самостоятельных подклассов.

В поймах рек болота располагаются в прирусловой, центральной и притеррасной частях. Подстилающими породами являются аллювиальные суглинки и глины. Увлажнение пойменных болот осуществляется, преимущественно, речными (аллювиальными) водами, а также в питании могут участвовать грунтовые и поверхностные (делювиальные) воды. Гидрологический режим таких болот нестабильный, характеризуется высокой сезонной амплитудой уровня болотных вод (УБВ) и достаточно высокой минерализацией питающих вод. Заболачивание «со дна» обеспечивает формирование целостных торфяных залежей.

Балки – эрозионные формы рельефа, устья которых часто выходят в пойму. Располагаясь по уклону поверхности, такие формы рельефа увлажняются временными водотоками, что свидетельствует о нестабильном гидрологическом режиме, а также обеспечивает накопление на дне балок делювия. Привнос мелкозема обеспечивает минерализованное питание балочных болот. Наряду с делювиальным стоком возможно грунтовое питание. Состав и структура торфяных залежей сходны с описанными выше.

Таким образом, болота на разных уровнях рельефа характеризуется различными подстилающими породами и имеют особенности водно-минерального питания. Увлажнение образующихся депрессий также отличается и потому их заболачивание происходит по-разному, что способствует формированию торфяных залежей различной структуры. Перечисленные признаки свидетельствует о правомерности выделения указанных классов типов болот.

На второй ступени классификации болотные экосистемы дифференцировали на группы типов: эвтрофный, мезотрофный и олиготрофный. Отнесение к указанным группам типов не вызывает сомнений при равномерном распределении питающих вод по поверхности болота, что обеспечивает формирование соответствующей гомогенной или гетерогенной гомотрофной горизонтальной структуры растительности. Однако большинство болот имеет несколько источников питания: например, центральная часть использует атмосферные во-

ды, а крайки подпитываются делювиальным или грунтовым стоком. В этом случае, выделение групп типов основано на трофности биотопов центральной части болота (так называемого «генетического центра»). Если эта часть болота использует слабоминерализованные воды, а окраинные биотопы находятся под влиянием богатого водно-минерального питания, поступающего с берегов, то болото будет относиться к олиготрофной группе типов. Важно отметить, что при выделении этой группы типов болот пользовались подходами Дю Рие (Du Rietz, 1954). Разнообразие питающих вод в разных частях болот определяет гетерогенную гетеротрофную структуру растительности (Volkova, 2018). При этом, отнесение растительности «генетического центра» к формациям (реже – ассоциациям) являлось основополагающим при выделении типов болот (болотных массивов).

Горизонтальная структура растительности позволила разделять болота разных классов типов. Например, как в поймах, так и на водоразделах (вне зандровых и моренных отложений) встречаются эвтрофные черноольховые болота, представленные черноольхово-папоротниковым вариантом. В поймах такие болота характеризуются равномерным увлажнением поверхности, что обеспечивает формирование гомогенной эвтрофной структуры растительности. При этом, водораздельным болотам небольших размеров также свойственна гомогенность. Однако на окрайках обширных сплавин образуются иные эвтрофные сообщества, что позволяет рассматривать такую структуру растительности как гетерогенную гомотрофную. Кроме того, пойменным болотам свойственна целостная структура торфяных залежей, а водораздельным – сплавинная или разорванная.

Более существенные отличия в структуре растительного покрова выявлены для болот водоразделов и речных долин на разных подстилающих породах. Так, в депрессиях на террасах и водоразделах сформированы олиготрофные берёзово-сфагновые болота. Для болот на песчаных отложениях наиболее характерна гомогенная олиготрофная или гетерогенная гетеротрофная мезо-олиготрофная, редко – эвтрофно-мезо-олиготрофная структура растительности. Водораздельным болотам, подстилаемым глинами и суглинками, свойственна только гетерогенная гетеротрофная эвтрофно-мезо-олиготрофная и эвтрофно-олиготрофная горизонтальная структура растительности. Следует отметить, что, помимо растительности, болота отличаются также строением торфяных отложений. Например, для террасных и склоновых водораздельных берёзово-сфагновых болот характерны целостные залежи, а для водораздельных болот, подстилаемых глинами и суглинками, – сплавинные или разорванные.

Важно отметить, что в каждом классе типов представлены специфические типы болот. Так, эвтрофные берёзово-сфагновые и олиготрофные очеретниково-сфагновые сплавинные болота характерны для водоразделов (первый класс типов). Только среди террасных болот (второй класс типов) встречаются эвтрофные омскоосоковые, а также мезо- и олиготрофные сосново-сфагновые типы. Среди пойменных болот, относящихся к третьему классу типов, специфичными являются таволговые и остроосоковые типы.

Оценка разнообразия болотных массивов Среднерусской возвышенности позволила выделить 38 типов болот и 13 вариантов, относящихся к 3-м классам типов. Максимальное разнообразие показано для класса типов водораздельных болот в карстово-суффозионных депрессиях – 14 типов и 8 вариантов. При этом болота относятся к 3 группам типов и большинство – к эвтрофной группе (7 типов, 7 вариантов). Среди класса типов террасных и склоновых водораздельных болот на зандровых и моренных отложениях в суффозионных депрессиях также представлены 3 группы типов, к которым относятся по 4–5 типов болот.

Наиболее низкое разнообразие типов болот характерно для класса типов пойменных и балочных болот (10), представленных двумя подклассами. Выявленное типологическое разнообразие болот относится к эвтрофной группе типов. Максимальное разнообразие (8 типов) свойственно пойменным болотам.

Выделенные типы болот имеют специфику распространения на территории Среднерусской возвышенности. Например, водораздельные болота в карстово-суффозионных депрессиях свойственны основной (центральной) части Среднерусской возвышенности, однако

различаются представленностью разных типов. Северная часть территории характеризуется разнообразием сплавинных болот, приуроченных к зонам активной тектоники. Здесь представлены как эвтрофные черноольховые, берёзовые и берёзово-сфагновые, так и мезотрофные берёзово-сфагновые, волосистоплодноосоково-сфагновые, тростниково-сфагновые болота. Однако специфичными для рассматриваемой территории являются олиготрофные вздутоосоково-сфагновые, очеретниково-сфагновые, кустарничково-сфагновые с *Oxycoccus palustris* и берёзово-сфагновые болота с *Eriophorum vaginatum*.

Центральная часть Среднерусской возвышенности, в силу комплекса природных условий, характеризуется наиболее низкой заболоченностью (до 0,01%). Здесь на водоразделах редко встречаются мелкозалежные ивовые, вейниковые и дернистоосоковые болота.

В юго-западной части исследуемой территории на водоразделах олиготрофные болота отсутствуют, однако встречаются эвтрофные и мезотрофные берёзово-сфагновые, а также мезотрофные тростниково-сфагновые болота. Следует отметить, что, наряду с ними, на террасах рек Псел и Сейм сформированы мезотрофные берёзово-сфагновые и, редко, олиготрофные – сосново-сфагновые болота.

Для западной и восточной окраин Среднерусской возвышенности специфичными являются террасные и склоновые водораздельные болота на зандровых и моренных отложениях в суффозионных депрессиях. Такие болота являются олиготрофными сосново-сфагновыми. При этом, если на западных склонах возвышенности распространены болота сосново-кустарничково-пушицево-сфагнового и сосново-пушицево-сфагнового вариантов, то на восточной окраине (на границе с Окско-Донской низменностью) также встречаются сосново-кустарничково-сфагновые болота с *Andromeda polifolia* и *Rhynchospora alba*. Редко представлены олиготрофные берёзово-сфагновые болота. Специфичными для восточных склонов возвышенности и террас р. Воронеж являются олиготрофные кустарничково-сфагновые болота с *Chamaedaphne calyculata* и эвтрофные омскоосоковые болота.

Наиболее распространёнными являются болота класса типов пойменные и балочные, что обусловлено развитием гидрографической сети. Площади болот определяются шириной речной долины и гидрологическим режимом рек. Наиболее высокая встречаемость пойменных болот характерна для восточной и юго-восточной частей Среднерусской возвышенности. При этом, восточные склоны возвышенности принадлежат узкой и наиболее дренированной долине верхнего течения р. Дон, что способствует развитию небольших по площади эвтрофных травяных болот. В среднем течении Дона долина становится весьма широкой, что сопровождается увеличением площади пойменных болот. Пойменные болота также активно формируются в долине р. Оскол. Доминирующими типами болот являются тростниковые и розговые, реже встречаются таволговые. На террасах Оскола и других рек формируются небольшие по площади западинные, преимущественно, эвтрофные, реже – мезотрофные болота, характеризующиеся сегодня максимальной антропогенной трансформацией (Yudina, Ukrainskii, 2015). Балочные болота встречаются реже, закономерностей в их распространении не выявлено.

### Заключение

Проведённые исследования разнообразия и структурно-функциональных особенностей болот Среднерусской возвышенности позволили выделить 38 типов болот и 13 вариантов, относящихся к трём классам типов. Максимальное разнообразие свойственно классу типов водораздельных болот в карстово-суффозионных депрессиях, минимальное – классу типов пойменных и балочных болот.

Анализ распространения разных типов болот показал, что разнообразие физико-географических условий Среднерусской возвышенности определяет формирование и доминирование в ландшафтах разных типов и классов типов болот. Ведущими факторами, определяющими разнообразие болот, являются геолого-гидрологические особенности региона, что следует учитывать при формировании сети ООПТ и разработке природоохранных мероприятий.

## The classification scheme of mire types of the Middle-Russian Upland

Типологические единицы	Характерные черты основных типологических единиц
Класс типов – водораздельные болота в карстово-суффозионных депрессиях	
<i>Группа типов – Эвтрофные болота</i>	
Тип – Черноольховые болота	Растительный покров болот развивается на сплаvine. Структура растительности может быть как однородной, так и гетерогенной гомотрофной, сочетая сообщества асс. <i>Alnus glutinosa–Athyrium filix-femina+Thelypteris palustris</i> в центре и асс. <i>Thelypteris palustris, Calla palustris</i> , реже – асс. <i>Comarum palustre</i> по окрайкам. Торфяные залежи сплавинные или разорванные, гетерогенные гомотрофные низинного типа.
Тип – Берёзовые болота	Болота образуются в разных по глубине депрессиях. Торфяные залежи однородные или гетерогенные гомотрофные низинные, различные по структуре, что зависит от гидрологического режима болот и определяет характер растительности. Она образована эвтрофными сообществами формации <i>Betuleta pubescentis</i> и имеет различную структуру. Однородная структура растительности типична для мелкозалежных болот. Гетерогенная гомотрофная растительность формируется на сплавинных болотах, различающихся увлажнением на трансекте «центр – окрайка». В зависимости от увлажнения в составе растительных сообществ произрастают <i>Calla palustris, Cicuta virosa, Carex vesicaria, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata, Scirpus sylvaticus, Solanum dulcamara, Thelypteris palustris</i> и др.
Берёзово-камышовый вариант	Болота образуются в пологих депрессиях и имеют мощность торфяных отложений не более 1 м, представленных обычно разными низинными торфами. Растительность однородна, образована асс. <i>Betula pubescens–Scirpus sylvaticus</i> .
Берёзово-осоковый вариант	Болота сходны с предыдущим вариантом. Растительность представлена асс. <i>Betula pubescens–Carex vesicaria</i> .
Берёзово-вахтовый вариант	Болота образуются в глубоких депрессиях, могут быть как со сплошной, так и с разорванной структурой торфяных залежей, которые всегда гетерогенные гомотрофные низинные. Растительность гетерогенная, образована различными эвтрофными сообществами: асс. <i>Betula pubescens–Menyanthes trifoliata</i> в центре болот, гидрофильно-травяные сообщества по окрайкам.
Берёзово-белокрыльничковидный вариант	Болота характеризуются сплавинной или разорванной гетерогенной гомотрофной низинной торфяной залежью. Растительность обычно гетеротрофная гомотрофная. Доминируют сообщества асс. <i>Betula pubescens–Calla palustris</i> (субасс. <i>typicum</i> и <i>Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Plagiomnium ellipticum</i> ). По окрайкам широко распространены сообщества асс. <i>Calla palustris</i> , включая вар. <i>Solanum dulcamara</i> .
Берёзово-телиптерисовый вариант	В горизонтальной структуре растительности доминируют сообщества субасс. <i>Betula pubescens–Thelypteris palustris</i> (асс. <i>Betula pubescens–Calla palustris</i> ), по окрайкам – гидрофильно-травяные ценозы (преимущественно, асс. <i>Calla palustris</i> ). Торфяные залежи сходны с предыдущим вариантом.
Тип – Берёзово-сфагновые болота	Развитие болот происходит под действием разных источников водно-минерального питания, что определяет их генезис, состав и структуру торфяных отложений, особенности растительного покрова. Выклинивающиеся грунтовые воды обеспечивают интенсивное обводнение болота и формирование сплавинной или разорванной залежи. Нестабильное увлажнение, связанное с использованием поверхностных (делювиальных) вод способствует образованию целостной торфяной залежи. Несмотря на различия в структуре, торфяные отложения болот являются гетерогенными гомотрофными низинными. Растительность болот образована эвтрофными сообществами формации <i>Betuleto–Sphagneta</i> и характеризуется гетерогенной гомотрофной, реже – однородной структурой с хорошо выраженным ярусом сфагновых мхов.
Берёзово-сфагновый вариант	Растительность формируют сообщества асс. <i>Betula pubescens–Sphagnum centrale</i> . В моховом покрове представлены также <i>Sphagnum wulfianum, S. fimbriatum</i> . Болота характеризуются целостной структурой торфяных залежей.
Берёзово-вахтово-сфагновый вариант	В растительности доминируют сообщества асс. <i>Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Sphagnum riparium</i> . Вариант объединяет болота с разной структурой торфяных отложений (целостная, сплавинная, разорванная).
Тип – Ивовые болота	Болота характерны для неглубоких суффозионных понижений («блюдец») и занимают небольшую площадь. Их растительность, представленная асс. <i>Salix cinerea–Calla palustris</i> , является однородной. Торфяные залежи маломощные, обычно однородные, реже – с участием разных низинных торфов.
Тип – Вейниковые болота	Болота образуются в небольших пологих суффозионных понижениях. Растительность однородна (асс. <i>Calamagrostis canescens</i> ). Торфяные отложения мелкозалежные и образованы одним видом торфа (однородные низинные залежи).

Типологические единицы	Характерные черты основных типологических единиц
Тип – Дернисто-осоковые болота	Болота встречаются редко в неглубоких суффузионных понижениях. Равномерность увлажнения обеспечивает формирование гомогенной растительности, представленной сообществами асс. <i>Carex cespitosa</i> . Торфяные отложения – гомогенные или гетерогенные гомотрофные низинные.
Тип – Рогозовые болота	Болота образуются в различных по глубине депрессиях, характеризующихся высоким увлажнением. В растительном покрове представлены эвтрофные ценозы (гетерогенная гомотрофная структура с доминированием асс. <i>Typha latifolia</i> , включая субасс. <i>Typha latifolia-Comarum palustre</i> ). Торфяные отложения могут быть целостными гомогенными или разорванными гетерогенными гомотрофными низинными.
<i>Группа типов – Мезотрофные болота</i>	
Тип – Берёзово-сфагновые болота	Болота образуются в глубоких обводнённых депрессиях. Растительность формируется на славинах, разные участки которых отличаются по мощности торфяных отложений и водному режиму. При этом в питании центральной части славин принимают участие атмосферные осадки, в результате чего формируется асс. <i>Betula pubescens-Carex lasiocarpa-Sphagnum fallax</i> с <i>Carex rostrata</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Sphagnum fallax</i> , <i>S. magellanicum</i> и <i>S. angustifolium</i> . По окрайкам славин представлены эвтрофные древесные и травяные ценозы. Результатом этого является образование гетерогенной гетеротрофной эвтрофно-мезотрофной горизонтальной структуры растительности. Торфяные залежи – сплавинные или разорванные, гетерогенные гетеротрофные низинные (с переходными торфами в верхней части залежи), редко – переходные.
Тип – Волосисто-плодноосоково-сфагновые болота	Болота образуются в глубоких обводнённых провалах и характеризуются гетеротрофной эвтрофно-мезотрофной структурой растительности, развивающейся на славинах. Основная часть славин представлена сообществами асс. <i>Carex lasiocarpa-Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , по окрайкам развиваются эвтрофные кустарниковые (асс. <i>Salix cinerea-Calla palustris</i> ), древесно-травяные (асс. <i>Betula pubescens-Menyanthes trifoliata-Sphagnum riparium</i> ) и травяные (асс. <i>Calla palustris</i> ) ценозы. Торфяные залежи являются сплавинными или разорванными, по составу торфов сходны с болотами предыдущего типа.
Тип – Тростниково-сфагновые болота	В растительности ценозы асс. <i>Phragmites australis-Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> располагаются в центральной части болот, иногда комбинируются с асс. <i>Carex lasiocarpa-Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> . При этом сообщества асс. <i>Salix cinerea-Calla palustris</i> , <i>Thelypteris palustris</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> и др. формируются по окрайкам, что свидетельствует об эвтрофно-мезотрофной структуре. Торфяные залежи обычно гетеротрофные низинные, могут быть как целостными, так и сплавинными.
<i>Группа типов – Олиготрофные болота</i>	
Тип – Берёзово-сфагновые болота	На водоразделах в глубоких обводнённых провалах болота этого типа встречаются редко. Берёзово-сфагновые ценозы (асс. <i>Betula pubescens-Eriophorum vaginatum-S. angustifolium</i> ) формируются в центре славин и окружены мезо- (асс. <i>Phragmites australis-Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> , <i>Comarum palustre-Sphagnum teres</i> ) и эвтрофными (асс. <i>Betula pubescens-Phragmites australis</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Comarum palustre</i> и др.) сообществами. Структура растительного покрова всегда гетерогенная гетеротрофная и может быть как эвтрофно-мезо-олиготрофная, так и эвтрофно-олиготрофная. Торфяные залежи обычно сплавинные, реже разорванные, по составу – гетерогенные гетеротрофные переходные (придонные слои торфа низинные).
Тип – Вздугоосоково-сфагновые болота	Болота образуются в глубоких обводнённых депрессиях и характеризуются сочетанием олиготрофных ценозов в центральных частях славин (асс. <i>Carex rostrata-Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> , б/с <i>Carex rostrata-S. fuscum+S. magellanicum</i> ), мезо- (асс. <i>Carex lasiocarpa-Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , <i>Comarum palustre-Sphagnum angustifolium</i> ) и эвтрофных сообществ (асс. <i>Betula pubescens-Calla palustris</i> , <i>Salix cinerea-Calla palustris</i> и др.) – по окрайкам. Структура растительного покрова сходна с описанным выше типом болот. Торфяные отложения чаще сплавинные или разорванные, реже – целостные; гетерогенные гетеротрофные переходные (иногда – с верховыми торфами в верхней части залежи) или низинные.
Тип – Очеретниково-сфагновые болота	Болота характеризуются гетерогенной гетеротрофной эвтрофно-мезо-олиготрофной структурой растительного покрова с доминированием сообществ асс. <i>Rhynchospora alba - Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> на славинах. По окрайкам славин сформированы различные травяно-моховые, древесно-моховые и травяные мезотрофные и эвтрофные сообщества (например, асс. <i>Carex lasiocarpa - Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , <i>Betula pubescens - Menyanthes trifoliata - Sphagnum riparium</i> , <i>Betula pubescens - Calla palustris</i> , <i>Salix cinerea - Calla palustris</i> , <i>Calla palustris</i> ). Торфяные отложения сходны по составу с описанными выше, сплавинные или разорванные.
Тип – Кустарниково-сфагновые болота	Болота образуются в депрессиях с разным режимом увлажнения, что определяет различия в их генезисе и структуре торфяных отложений. Залежи могут быть как целостные, так и сплавинные; по составу – гетерогенные гетеротрофные переходные (с верховыми

Типологические единицы	Характерные черты основных типологических единиц
	торфами в верхних горизонтах), редко – смешанные. Растительный покров гетерогенен и характеризуется комбинацией олиготрофных ценозов с мезо- и эвтрофными. Доминирующими являются сообщества асс. <i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Oxycoccus palustris</i> - <i>Sphagnum angustifolium</i> , представленные на большинстве болот субасс. <i>Oxycoccus palustris</i> + <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. magellanicum</i> , редко – безранговое сообщество <i>Andromeda polifolia</i> - <i>Sphagnum magellanicum</i> + <i>S. angustifolium</i> . Такая структура растительности характерна для сплавинных болот.
Кассандрово-сфагновый вариант	В растительности представлены сообщества субасс. <i>Chamaedaphne calyculata</i> - <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fallax</i> , которые сформированы на целостной торфяной залежи.
Класс типов – террасные и склоновые водораздельные болота на зандровых и моренных отложениях в суффузионных депрессиях	
<i>Группа типов – Эвтрофные болота</i>	
Тип – Берёзовые болота	Болота образуются на ранних этапах заболачивания суффузионных депрессий. В растительном покрове наиболее распространены сообщества асс. <i>Betula pubescens</i> - <i>Phragmites australis</i> . По окрайкам болот развиваются гидрофильно-травяные ценозы (асс. <i>Phragmites australis</i> , <i>Scirpus sylvaticus</i> и др.), что формирует гетерогенную гомотрофную структуру растительности. В составе торфяной залежи представлены различные низинные торфа (гетерогенная гомотрофная низинная залежь).
Тип – Ивовые болота	Болота чаще формируются в неглубоких суффузионных понижениях и характеризуются гомогенной структурой растительности (асс. <i>Salix cinerea</i> - <i>Calla palustris</i> ), реже – с участием травяных сообществ по окрайкам. Увлажнение нестабильное, болота часто пересыхают. Торфяные залежи могут быть как гомогенными, так и гетерогенными гомотрофными низинными.
Тип – Рогозовые болота	Болота формируются в депрессиях, подпитываемых выклинивающимися грунтовыми водами. В процессе зарастания происходит формирование различных гидрофильных травяных ценозов асс. <i>Typha latifolia</i> (в состав сообществ могут внедряться <i>Sphagnum squarrosum</i> , <i>S. subsecundum</i> ). Структура растительности – гетерогенная гомотрофная. Торфяные залежи маломощные и являются гомогенными низинными.
Тип – Вейниковые болота	Болота характерны для небольших по площади суффузионных западин. Равномерное увлажнение поверхностными водами способствует формированию гомогенной растительности (асс. <i>Calamagrostis canescens</i> ). Торфяные залежи маломощные и гомогенные низинные.
Тип – Омскоосокковые болота	Болота этого типа сформированы только на зандровых отложениях речных террас. Питание осуществляется поверхностными или грунтовыми водами. Как и в предыдущих типах болот, горизонтальная структура растительности может быть гомогенной (асс. <i>Carex omskiana</i> ) или гетерогенной гомотрофной (с участием асс. <i>Phragmites australis</i> , <i>Calla palustris</i> , <i>Calamagrostis canescens</i> и др.). Торфяные залежи также являются гомогенными или гетерогенными гомотрофными низинными.
<i>Группа типов – Мезотрофные болота</i>	
Тип – Сосново-сфагновые болота	Болота являются специфическими для данного класса типов. На мелкозалежных болотах (глубина до 1 м) растительность обычно гомогенная мезотрофная (асс. <i>Pinus sylvestris</i> - <i>Carex rostrata</i> - <i>Sphagnum fallax</i> ). При увеличении мощности залежей по окрайкам болот формируются мезо- (асс. <i>Carex rostrata</i> , <i>Calamagrostis canescens</i> - <i>Sphagnum fallax</i> ) и эвтрофные (асс. <i>Calamagrostis canescens</i> и др.) ценозы и горизонтальная структура растительного покрова становится гетерогенной гетеротрофной эвтрофно-мезотрофной. Торфяные залежи характеризуются сочетанием разных видов и типов торфов, чаще являются гетерогенными гетеротрофными низинными (с переходными торфами), реже – переходными.
Тип – Берёзово-сфагновые болота	Болота формируются в дренируемых суффузионных понижениях и увлажняются поверхностными водами. Равномерность увлажнения обеспечивает возникновение гомогенной мезотрофной структуры растительности, представленной асс. <i>Betula pubescens</i> - <i>Carex lasiocarpa</i> - <i>S. fallax</i> . Участки болот в обширных понижениях отличаются по водно-минеральному питанию, что способствует возникновению эвтрофных кустарниковых и гидрофильно-травяных ценозов и появлению гетеротрофной эвтрофно-мезотрофной структуры растительности. Нестабильный водный режим болот способствует активному разложению растительных остатков и низкой скорости вертикального прироста торфа, поэтому залежи маломощные (до 1 м) и являются гетерогенными гетеротрофными низинными или переходными.
Тип – Волосистоосокково-сфагновые болота	Болота характеризуются гомогенной структурой растительности, которая образована сообществами асс. <i>Carex lasiocarpa</i> - <i>Sphagnum fallax</i> + <i>S. angustifolium</i> , реже – гетерогенной эвтрофно-мезотрофной. Торфяные залежи гетеротрофные низинные и переходные.
Тип – Тростниково-сфагновые болота	Болота встречаются редко и характерны для неглубоких депрессий, в питании которых участвуют грунтовые воды. Структура растительного покрова зависит от размеров депрессии и равномерности увлажнения и потому может быть как гомогенной (асс. <i>Phragmites australis</i> -

Типологические единицы	Характерные черты основных типологических единиц
	<i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fallax</i> ), так и гетерогенной, сочетающей эвтрофные и мезотрофные ценозы. Строение торфяных залежей сходно с болотами описанных выше типов.
	<i>Группа типов – Олиготрофные болота</i>
Тип – Сосново-сфагновые болота	Болота данной группы типов являются уникальными элементами ландшафтов Среднерусской возвышенности, рефугиумами редких видов и сообществ. Слабоминерализованное питание способствует быстрому переходу к мезо- и олиготрофному этапам развития, поэтому торфяные залежи болот всегда гетерогенные гетеротрофные: на «молодых» болотах они низинные (с участием переходных торфов), на более «зрелых» – переходные и смешанные. В неглубоких понижениях структура растительности болот обычно гомогенная олиготрофная (формация <i>Pineto–Sphagneta</i> ), иногда с включением других олиготрофных сообществ (асс. <i>Betula pubescens–Eriophorum vaginatum–S. angustifolium</i> , <i>Carex rostrata–Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> , <i>Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium</i> ). В более глубоких и обширных депрессиях такие ценозы комбинируются с мезо- (асс. <i>Phragmites australis–Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> , <i>Carex lasiocarpa–Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , <i>Calamagrostis canescens–Sphagnum fallax</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> ) и редко эвтрофными сообществами (асс. <i>Salix cinerea–Calla palustris</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Calamagrostis canescens</i> ) на окрайках.
Сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый вариант	Растительность представлена сообществами асс. <i>Pinus sylvestris–Ledum palustre+ Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium</i> с участием <i>Oxycoccus palustris</i> и <i>S. magellanicum</i> , возможно формирование грядово-мочажинного комплекса: на грядах – субасс. <i>Pinus sylvestris–Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium</i> , в мочажинах – асс. <i>Carex rostrata–Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> . Болота этого варианта образуются в глубоких (до 3–4 м) депрессиях. Торфяные залежи гетерогенные гетеротрофные переходные, смешанные, реже – низинные.
Сосново-пушицево-сфагновый вариант	Болота формируются в пологих понижениях. Растительность небольших болот может быть гомогенной и представлена сообществами субасс. <i>Pinus sylvestris–Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium</i> либо гетерогенной гетеротрофной мезо-олиготрофной. Торфяные залежи гетеротрофные переходные и низинные.
Сосново-кустарничково-сфагновый вариант	Болота этого варианта описаны на террасах р. Воронеж. В структуре растительности доминируют сообщества асс. <i>Pinus sylvestris–Andromeda polifolia–Sphagnum fallax+S. magellanicum</i> с <i>Rhynchospora alba</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Drosera rotundifolia</i> . В отличие от других вариантов болота характеризуются разорванной торфяной залежью (гетеротрофная низинная с переходными торфами).
Тип – Берёзово-сфагновые болота	Болота образуются в неглубоких дренируемых понижениях. Структура растительности разнообразна, встречается как гомогенная олиготрофная, так и гетерогенная гетеротрофная мезо-олиготрофная и эвтрофно-мезо-олиготрофная. Доминирующими являются сообщества асс. <i>Betula pubescens–Eriophorum vaginatum–S. angustifolium</i> (включая субасс. <i>Betula pubescens–Eriophorum vaginatum–Sphagnum fallax</i> ). При изменении характера водно-минерального питания у окраев болот формируются асс. <i>Carex lasiocarpa–Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , <i>Calamagrostis canescens–Sphagnum fallax</i> , <i>Carex omskiana</i> , <i>Calamagrostis canescens</i> . Торфяные залежи гетерогенные гетеротрофные низинные и переходные с участием верховых торфов.
Тип – Вдугоосокково-сфагновые болота	Болота описаны при зарастании торфяных разработок на террасах. Структура растительности чаще является гомогенной (асс. <i>Carex rostrata–Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> ), реже – гетерогенной гетеротрофной мезо-олиготрофной (с асс. <i>Carex lasiocarpa–Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , <i>Phragmites australis–Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> , <i>Carex rostrata</i> , др.). Торфяные залежи являются гетерогенными гетеротрофными низинными или переходными.
Тип – Кустарничково-сфагновые болота	Болота встречаются редко и описаны на террасе р. Воронеж. Растительность характеризуется гетерогенной гетеротрофной мезо-олиготрофной структурой с доминированием сообществ асс. <i>Chamaedaphne calyculata+Oxycoccus palustris–Sphagnum angustifolium</i> (субасс. <i>Chamaedaphne calyculata–Sphagnum angustifolium+S. fallax</i> ). По окрайкам болот представлены сообщества асс. <i>Carex lasiocarpa–Sphagnum fallax+S. angustifolium</i> , <i>Calamagrostis canescens–Sphagnum fallax</i> и др. Растительность формируется на разорванной гетеротрофной переходной торфяной залежи.
Тип – Пушицево-сфагновые болота	Формирование болот этого типа является как результатом естественной динамики их развития, так и стадией восстановления после климатических изменений или антропогенного воздействия (пожары), способствующих деградации древесного яруса. Бедность подстилающих пород является причиной низкой минерализации стекающих поверхностных вод и, как следствие, гомогенного олиготрофного растительного покрова (асс. <i>Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium</i> ). Реже структура растительности является гетеротрофной мезо-



Типологические единицы	Характерные черты основных типологических единиц
	олиготрофной (с участием асс. <i>Betula pubescens</i> – <i>Carex lasiocarpa</i> – <i>S. fallax</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Sphagnum fallax</i> + <i>S. angustifolium</i> , др.). В процессе развития болот происходит изменение водно-минерального питания, что обеспечивает появление гетерогенных гетеротрофных переходных или смешанных торфяных залежей.
Класс типов – пойменные и балочные болота	
Подкласс – пойменные болота	
<i>Группа типов – Эвтрофные болота</i>	
Тип – Черноольховые болота	Болота формируются в притеррасной, реже – центральной и прирусловой частях пойм. Горизонтальная структура растительности обычно гомогенная (формация <i>Alnetum glutinosae</i> ), редко – гетерогенная гомотрофная (с гидрофильно-травяными ценозами по окрайкам). Торфяные залежи целостные гомогенные или гетерогенные гомотрофные низинные.
Черноольхово-крапивный вариант	Растительность формируют сообщества асс. <i>Alnus glutinosa</i> – <i>Urtica dioica</i> .
Черноольхово-папоротниковый	Растительность обычно гомогенная и представлена сообществами асс. <i>Alnus glutinosa</i> – <i>Athyrium filix-femina</i> + <i>Thelypteris palustris</i> (субасс. <i>Alnus glutinosa</i> – <i>Thelypteris palustris</i> ).
Тип – Берёзовые болота	Болота встречаются нечасто, преимущественно формируются после осушения. В растительном покрове представлены различные эвтрофные ценозы на трансекте «центр – окрайка», что позволяет охарактеризовать структуру растительности как гетерогенную гомотрофную. В центральной части болот обычно формируется асс. <i>Betula pubescens</i> – <i>Phragmites australis</i> , по окрайкам обычно узкой полосой встречаются асс. <i>Salix cinerea</i> – <i>Calla palustris</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Scirpus sylvaticus</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Carex cespitosa</i> и др. Торфяные залежи болот являются гетерогенными гомотрофными низинными.
Тип – Ивовые болота	Болота чаще формируются в неглубоких старичных понижениях пойм и характеризуются гомогенной (асс. <i>Salix cinerea</i> – <i>Calla palustris</i> ), реже – гетерогенной гомотрофной структурой растительности. Стабильность увлажнения пойм обеспечивает образование гомогенных низинных залежей. Торфяные отложения часто переслаиваются минеральными наносами.
Тип – Тростниковые болота	Болота обычны для прирусловой части пойм. Их растительный покров гомогенный – асс. <i>Phragmites australis</i> . Гидрологический режим болот, связанный с деятельностью реки, обеспечивает формирование гомогенных низинных залежей.
Тип – Рогозовые болота	Условия формирования болот близки к болотам предыдущего типа, но отличаются амплитудой увлажнения. Растительность сформирована сообществами асс. <i>Typha latifolia</i> .
Тип – Таволговые болота	Болота развиваются в центральной или притеррасной частях пойм, при сезонной изменчивости режима увлажнения. Растительный покров гетерогенный и представлен разными эвтрофными ценозами: асс. <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Scirpus sylvaticus</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> и др. Торфяные залежи являются как гомогенными, так и гетерогенными гомотрофными низинными.
Тип – Остроосковые болота	Болота характерны для пойм небольших рек и характеризуются гомогенной растительностью (асс. <i>Carex acuta</i> ). Торфяные залежи гомогенные низинные.
Тип – Дернистоосковые болота	Болота образуются чаще в центральной, реже – притеррасной частях пойм и являются мелкозалежными. Растительный покров гомогенный (асс. <i>Carex cespitosa</i> ) или образован комбинацией эвтрофных ценозов. Торфяные отложения образованы одним видом торфа (гомогенные низинные).
Подкласс – балочные болота	
<i>Группа типов – Эвтрофные болота</i>	
Тип – Черноольховые болота	Болота образуются в крупных балках, которые часто выпадают в поймы рек. Равномерность увлажнения обеспечивает формирование гомогенной растительности, представленной асс. <i>Alnus glutinosa</i> – <i>Urtica dioica</i> . Торфяные залежи могут быть как гомогенными, так и гетерогенными гомотрофными низинными.
Тип – Тростниковые болота	Болота образуются на ранних этапах заболачивания балок и характеризуются гомогенностью растительности, представленной сообществами асс. <i>Phragmites australis</i> . Торфяные отложения часто гомогенные низинные.

*Исследования выполнены при поддержке гранта РНФ № 23-24-10054 «Оценка роли разных типов болот Среднерусской возвышенности в углеродном обмене с атмосферой как основа для создания карбонового полигона (на примере Тульской области)» и соглашения с комитетом Тульской области по науке и инноватике № 10 от 11.04. 2023 г.*

## Список литературы

- [Abolin] *Аболин Р. И.* 1928. К вопросу о классификации болот Северо-Западной области // Мат. по опытно-мелиоративному делу. Т. 2. М. С. 3–55.
- [Blagoveshchenskii] *Благовещенский И. В.* 2006. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем Центральной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск. 48 с.
- [Cherapanov] *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья'95. 992 с.
- Du Rietz G. E.* 1954. Die Mineralbodenwasserzeigergränze als Grundlage einer natulichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropaischen Moore // Vegetatio. S. 56–219.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A.* et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–130.
- [Jurkovskaia] *Юрковская Т. К.* 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с.
- [Galkina] *Галкина Е. А.* 1959. Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск. С. 3–48.
- [Kats] *Кац Н. Я.* 1941. Болота и торфяники. М.: Учпегиз. 400 с.
- [Khmelev] *Хмельёв К. Ф.* 1975. Ботанико-географическое районирование болот Центрального Черноземья // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 6. С. 65–70.
- [Khmelev] *Хмельёв К. Ф.* 1985. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж: Изд. Воронежского ун-та. 168 с.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 2017. Разнообразие типов болот таёжной зоны Европейского севера России // Мат. Пятого междунар. полевого симпозиума «Западно-сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее» (Ханты-Мансийск, 19–29 июня 2017 г.). Томск: Изд. Дом Томского гос. ун-та. С. 26–28.
- [Kuz'michev] *Кузьмичёв А. И.* 1974. Геоморфологические типы болот лесостепи Украины // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л. С. 133–137.
- [Loratin] *Лопатин В. Д.* 1980. О некоторых общих вопросах болотоведения // Болота Европейского Севера. Петрозаводск. С. 5–13.
- [Loratin] *Лопатин В. Д.* 1983. Экологические ряды растительности болот // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск. С. 5–38.
- [Nitsenko] *Ниценко А. А.* 1967. Краткий курс болотоведения. М. 148 с.
- [Piavchenko] *Пьявченко Н. И.* 1958. Торфяники Русской лесостепи. М. 191 с.
- [Piavchenko] *Пьявченко Н. И.* 1972. О типах болот и торфа в болотоведении // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. С. 35–43.
- [Tsinzerling] *Цинзерлинг Ю. Д.* 1938. Растительность болот // Растительность СССР. Т. 1. М.; Л. С. 355–428.
- [Turemnov, Vinogradova] *Туремнов С. Н., Виноградова Е. А.* 1953. Геоморфологическая классификация торфяных месторождений // Тр. Московского торф. ин-та. Вып. 2. М. С. 3–51.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2010 а. Заболачивание карстовых и карстово-суффозионных депрессий на территории Тульской области // Направления исследований в современном болотоведении России (под ред. Юрковской Т. К.). СПб.–Тула. С. 146–163.
- Volkova E. M.* 2010 b. The way of floating peat formation in karst depressions of European Russia // The Open Geography Journ. P. 67–72.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2011. Редкие болота северо-востока Среднерусской возвышенности: растительность и генезис // Бот. журн. Т. 96. № 12. С. 1575–1590.
- Volkova E.* 2012. The origin, development, and modern state of karst mires in the Tula Region of Russia // The Finnish Environment «Mires from pole to pole» (T. Lindholm & R. Heikkilä – eds.). № 38. Helsinki: Finnish Environment Institute. P. 281–293.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2017. О типах болот Среднерусской возвышенности // Бюл. Брянского отделения РБО. № 4 (12). С. 29–38.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2018. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 46 с.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2022. Древесная, древесно-моховая и кустарниковая растительность болот Среднерусской возвышенности // Разнообразие растительного мира. № 2 (13). С. 5–29.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2023. Гидрофильно-моховая растительность болот Среднерусской возвышенности // Разнообразие растительного мира. № 2 (17). С. 44–58.
- [Volkova et al.] *Волкова Е. М., Зацаринная Д. В., Леонова О. А.* 2021. Разнообразие растительности и направления генезиса болот Среднерусской возвышенности // Вестник Тульского гос. ун-та. Мат. Всерос. науч. конф. «Изучение и сохранение биоразнообразия Тульской области и других регионов России», посвящённой перспективам создания национального парка «Тульские засеки» (23–26 ноября 2021 г.). Тула. С. 32–41.
- Volkova E. M., Leonova O. A., Boikova O. I., Novenko E. Yu, Olchev A. V.* 2022. Carbon accumulation dynamics of the Klukva peatland at the southern boundary of broad-leaved forest zone in European Russia // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 1093 (2022) 012006. DOI: 10.1088/1755-1315/1093/1/012006

[Volkova et al.] Волкова Е. М., Леонова О. А., Зацаринная Д. В. 2023. Развитие сплавинных карстовых болот на северо-востоке Среднерусской возвышенности и аккумуляция углерода в торфяных залежах // Бот. журн. Т. 108. № 7. С. 41–54.

[Yudina, Ukrainskyi] Юдина Ю. В., Украинский П. А. 2016. К вопросу охраны болотных экосистем Белгородской области // Мат. I Междунар. науч.-практ. Интернет-конф. «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования», 29 февраля 2016 г. Изд. Прикаспийский науч.-исследовательский ин-т аридного земледелия. С. 743–758.

[Zatsarinnaia, Volkova] Зацаринная Д. В., Волкова Е. М. 2021. Разнообразие растительности водораздельных карстовых болот Среднерусской возвышенности (на примере болот у д. Ясная Поляна, Тульская область) // Изв. Тульского гос. ун-та. Естественные науки. № 1. С. 20–28.

## References

Abolin R. I. 1928. K voprosu o klassifikatsii bolot Severo-Zapadnoi oblasti [On the classification of marshes of the North-Western region] // Mat. po opytno-meliorativnomu delu. T. 2. Moscow. P. 3–55.

Blagoveshchenskii I. V. 2006. Struktura rastitel'nogo pokrova, sistematicheskii, geograficheskii i ekologo-biologicheskii analiz flory bolotnykh ekosistem Tsentral'noi chasti Privolzhskoi vyzvshennosti [Structure of vegetation cover, systematic, geographical and ecological-biological analysis of the flora of swamp ecosystems of the Central part of the Volga Upland]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Ulianovsk. 48 p.

Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)]. St. Petersburg: Mir i sem'ia'95. 992 p.

Du Rietz G. E. 1954. Die Mineralbodenwasserzeigergrenzen als Grundlage einer natulichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropaischen Moore // Vegetatio. P. 56–219.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–130.

Iurkovskaia T. K. 1992. Geografiia i kartografiia rastitel'nosti bolot Evropeiskoi Rossii i sopredel'nykh territorii [Geography and cartography of the vegetation of mires of European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg. 256 p.

Galkina E. A. 1959. Bolotnye landshafty Karelii i printsipy ikh klassifikatsii klassifikatsii [Wetland landscapes of Karelia and the principles of their classification] // Torfianye bolota Karelii. Petrozavodsk. P. 3–48.

Kats N. Ia. 1941. Bolota i torfianiki [Bogs and peatlands]. Moscow: Uchpegiz. 400 p.

Khmelev K. F. 1975. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie bolot Tsentral'nogo Chernozem'ia [Botanical and geographical zoning of marshes of the Central Chernozem region] // Nauchnye doklady vys. shkoly. Biol. nauki. № 6. P. 65–70.

Khmelev K. F. 1985. Zakonomernosti razvitiia bolotnykh ekosistem Tsentral'nogo Chernozem'ia [The patterns of development of swamp ecosystems of the Central Chernozem region]. Voronezh: Izd. Voronezhskogo un-ta. 168 p.

Kuznetsov O. L. 2017. Raznoobrazie tipov bolot taezhnoi zony Evropeiskogo severa Rossii [Diversity of types of swamps in the taiga zone of the European north of Russia] // Мат. Piatogo mezhdunar. polevogo simpoziuma «Zapadno-sibirskie torfianiki i tsikl ugleroda: proshloe i nastoiashchee» (Khanty-Mansiisk, 19–29 iunია 2017 g.). Tomsk: Izd. Dom Tomskogo gos. un-ta. P. 26–28.

Kuz'michev A. I. 1974. Geomorfologicheskie tipy bolot lesostepi Ukrainy [Geomorphological types of swamps of the forest-steppe of Ukraine] // Tipy bolot SSSR i printsipy ikh klassifikatsii. Leningrad. P. 133–137.

Lopatin V. D. 1980. O nekotorykh obshchikh voprosakh bolotovedeniia [On some general issues of mire science] // Bolota Evropeiskogo Severa. Petrozavodsk. P. 5–13.

Lopatin V. D. 1983. Ekologicheskie riady rastitel'nosti bolot [Ecological series of mire vegetation] // Struktura rastitel'nosti i resursy bolot Karelii. Petrozavodsk. P. 5–38.

Nitsenko A. A. 1967. Kratkii kurs bolotovedeniia. [Short course in mire science]. Moscow. 148 p.

Piavchenko N. I. 1958. Torfianiki Russkoi lesostepi. [Peat bogs of the Russian forest-steppe]. Moscow. 191 p.

Piavchenko N. I. 1972. O tipakh bolot i torfa v bolotovedenii [Peat bogs of the Russian forest-steppe] // Osnovnye printsipy izucheniia bolotnykh biogeotsenozov. Leningrad. P. 35–43.

Tsinzlering Iu. D. 1938. Rastitel'nost' bolot [Vegetation of mires] // Rastitel'nost' SSSR. T. 1. Moscow; Leningrad. P. 355–428.

Tiuremnov S. N., Vinogradova E. A. 1953. Geomorfologicheskaiia klassifikatsiia torfiannykh mestorozhdenii [Geomorphological classification of peat deposits] // Tr. Moskovskogo torf. in-ta. Vyp. 2. Moscow. P. 3–51.

Volkova E. M. 2010 a. Zabolachivanie karstovykh i karstovo-suffuzionnykh depressii na territorii Tul'skoi oblasti [Swamping of karst and karst-suffusion depressions in the Tula Region] // Napravleniia issledovaniia v sovremennom bolotovedenii Rossii (pod red. Iurkovskoi T. K.). St. Peterburg –Tula. P. 146–163.

Volkova E. M. 2010 b. The way of floating peat formation in karst depressions of European Russia [The paludification of karst and karst-suffusion depressions on the area of Tula region] // The Open Geography Journ. P. 67–72.

Volkova E. M. 2011. Redkie bolota severo-vostoka Srednerusskoi vyzvshennosti: rastitel'nost' i genesis [Rare mires of the north-east of the Middle-Russian Upland: vegetation and genesis] // Bot. zhurn. T. 96. № 12. P. 1575–1590.

Volkova E. M. 2012. The origin, development, and modern state of karst mires in the Tula Region of Russia // The Finnish Environment «Mires from pole to pole» (T. Lindholm & R. Heikkilä – eds.). № 38. Helsinki: Finnish Environment Institute. P. 281–293.

Volkova E. M. 2017. O tipakh bolot Srednerusskoi vyzvshennosti [About the types of mires of the Middle-Russian Upland] // Biul. Brianskogo otdeleniia RBO. № 4 (12). P. 29–38.

Volkova E. M. 2018. Bolota Srednerusskoi vozvyshennosti: genesis, strukturno-funktsional'nye osobennosti i prirodokhrannoe znachenie [The mires of the Middle-Russian Upland: genesis, structural and functional features and environmental significance]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. St. Peterburg. 46 p.

Volkova E. M. 2022. Drevesnaia, drevesno-mokhovaia i kustarnikovaia rastitel'nost' bolot Srednerusskoi vozvyshennosti [The woody, woody-moss and shrubby vegetation of mires of the Middle-Russian Upland] // Raznoobrazie rastitel'nogo mira. № 2 (13). P. 5–29.

Volkova E. M. 2023. Gidrofil'no-mokhovaia rastitel'nost' bolot Srednerusskoi vozvyshennosti [The hydrophilous-moss vegetation of mires of the Middle-Russian Upland] // Raznoobrazie rastitel'nogo mira. № 2 (17). P. 44–58.

Volkova E. M., Zatsarinaia D. V., Leonova O. A. 2021. Raznoobrazie rastitel'nosti i napravleniia genezisa bolot Srednerusskoi vozvyshennosti [The diversity of vegetation and development direction of mires of Middle-Russian Upland] // Vestnik Tul'skogo gos. un-ta. Mat. Vseros. nauch. konf. «Izuchenie i sokhranenie bioraznoobraziia Tul'skoi oblasti i drugikh regionov Rossii», posviashchennoi perspektivam sozdaniia natsional'nogo parka «Tul'skie zaseki» (23–26 noiabria 2021 g.). Tula. P. 32–41.

Volkova E. M., Leonova O. A., Boikova O. I., Novenko E. Yu., Olchev A. V. 2022. Carbon accumulation dynamics of the Klukva peatland at the southern boundary of broad-leaved forest zone in European Russia // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 1093 (2022) 012006. DOI: 10.1088/1755-1315/1093/1/012006

Volkova E. M., Leonova O. A., Zatsarinaia D. V. 2023. Razvitie splavinnykh karstovykh bolot na severo-vostoke Srednerusskoi vozvyshennosti i akumulatsiia ugleroda v torfianykh zalezakh [Development of floating karst mires in the north-eastern part of the Middle Russian Upland, and carbon accumulation in peat deposits] // Bot. zhurn. T. 108. № 7. P. 41–54.

Iudina Iu. V., Ukrainskii P. A. 2016. K voprosu okhrany bolotnykh ekosistem Belgorodskoi oblasti [On the issue of protecting wetland ecosystems in the Belgorod region] // Mat. I Mezhdunar. nauch.-prakt. Internet-konf. «Sovremennoe ekologicheskoe sostoianie prirodnoi sredy i nauchno-prakticheskie aspekty ratsional'nogo prirodopol'zovaniia», 29 fevralia 2016 g. Izd. Prikaspiiskii nauch.-issledovatel'skii in-t aridnogo zemledeliia. P. 743–758.

Zatsarinaia D. V., Volkova E. M. 2021. Raznoobrazie rastitel'nosti vodorazdel'nykh karstovykh bolot Srednerusskoi vozvyshennosti (na primere bolot u d. Iasnaia Poliana, Tul'skaia oblast') [The diversity of vegetation of watershed karst mires of Mid-Russian Upland (on example of mires near v. Yasnaya Polyana, Tula region)] // Izv. Tul'skogo gos. un-ta. Estestvennye nauki. № 1. P. 20–28.

## Сведения об авторах

**Волкова Елена Михайловна**

д. б. н., заведующая кафедрой биологии, доцент  
ФГБОУ ВО «Тульский государственный университет», Тула  
E-mail: convallaria@mail.ru

**Зацирина Дина Владимировна**

к. б. н., доцент кафедры биологии  
ФГБОУ ВО «Тульский государственный университет», Тула  
E-mail: visloguzova@mail.ru

**Volkova Elena Mikhailovna**

Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Dpt. of Biology, Ass. Professor  
Tula State University, Tula  
E-mail: convallaria@mail.ru

**Zatsarinnaia Dina Vladimirovna**

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Biology  
Tula State University, Tula  
E-mail: visloguzova@mail.ru

---

## ГЕОБОТАНИКА

---

УДК 581.552

### СООБЩЕСТВА С *ARTEMISIA SALSOLOIDES* WILLD. В АРИДНЫХ СРЕДНЕГОРЬЯХ ДАГЕСТАНА

© П. М. Галимова<sup>1,2</sup>, Р. А. Муртазалиев<sup>1</sup>, А. Ю. Королюк<sup>3</sup>  
P. M. Galimova<sup>1,2</sup>, R. A. Murtazaliev<sup>1</sup>, A. Yu. Korolyuk<sup>3</sup>

Plant communities with *Artemisia salsoloides* Willd. in vegetation of arid Inner Dagestan

<sup>1</sup> Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН  
367000, Россия, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45.  
Тел.: +7 (960) 414-02-82, e-mail: murtazaliev.ra@yandex.ru

<sup>2</sup> МБОУ «Школа № 11»  
607183, Россия, г. Саров, ул. Павлика Морозова, д. 11. Тел.: +7 (960) 176-64-49, e-mail: pgalimova92@mail.ru

<sup>3</sup> ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, д. 101. Тел.: +7 (913) 206-78-94, e-mail: akorolyuk@rambler.ru

Аннотация. Сообщества с *Artemisia salsoloides* Willd. имеют широкое распространение в среднегорной зоне Дагестана. Они размещаются, в основном, на наиболее крутых южных и смежных с ними склонах. В основу работы положены материалы полевых исследований, проведённых в 2015–2021 гг. в Среднегорном Дагестане. В качестве базовых использовались общепринятые флористические и геоботанические методики. Описания выполнялись на площадках 25 м<sup>2</sup>. Определено положение сообществ в системе традиционной доминантной классификации. Они отнесены к солянковиднополюнной (*Artemisia salsoloides*) формации и серии ассоциаций. С позиций флористической классификации описана новая ассоциация – *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* ass. nov., включающая три варианта: **typica**, ***Onobrychis cornuta*** и ***Helianthemum dagestanicum***. Ассоциация объединяет полидоминантные петрофитные сообщества участием *Artemisia salsoloides*, распространённые в бассейнах рек Андийское Койсу, Аварское Койсу и Кара-Койсу. Диагностические виды ассоциации – *Artemisia salsoloides* (доминант), *Salvia canescens*, *Scabiosa gumbetica*. В солянковиднополюнных сообществах выявлены 13 видов, занесённых в Красные Книги Российской Федерации и Республики Дагестан.

Ключевые слова: Среднегорный Дагестан, сообщества *Artemisia salsoloides*, нагорно-ксерофитная растительность, флористическая и доминантная классификация.

Abstract. Plant communities dominated by *Artemisia salsoloides* Willd. are widespread in arid mountains of Central Dagestan. They are confined to dry rocky habitats and located mainly on steep southern slopes. Our study is based on the field research conducted in 2015–2021. Traditional geobotanical methods were used for classification of relèves that were made on 25m<sup>2</sup> plots. In the traditional dominant classification, they are assigned to the *Artemisia salsoloides* formation and a series of associations. A new association, *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* ass. nov. (*holotypus* – Table, reléve 1) with three variants (**typica**, ***Onobrychis cornuta*** and ***Helianthemum dagestanicum***) is described within the framework of floristic classification. Diagnostic species of association: *Artemisia salsoloides* (dominant), *Salvia canescens*, *Scabiosa gumbetica*. The association represents polydominant petrophytic communities with *Artemisia salsoloides* common in the basins of the Andi Koisu, Avar Koisu and Kara-Koisu rivers. In sagebrush communities, 13 species listed in the Red Data Books of the Russian Federation and the Republic of Dagestan are noted.

Keywords: Central Dagestan, *Artemisia salsoloides* communities, upland xerophytic vegetation, syntaxonomy, dominant classification.

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-44-52

## Введение

Среднегорный Дагестан является районом широкого распространения нагорно-ксерофитной растительности, он характеризуется сложной геологической структурой и рельефом, как следствие, и высоким разнообразием местообитаний. Данный регион представляет собой один из крупных центров эндемизма не только в Дагестане, но и на Кавказе. Согласно мнению О. Е. Агаханянц (Agakhanyants, 1981), аридизация климата и связанная с ней ксерофитизация флоры и растительности в Среднегорном Дагестане начались с середины плиоцена. Установление аридного климатического режима, равно как и переход флоры этой области в изолированное положение, стали возможными после позднеплиоценового геоморфологического оформления передовых хребтов, отделивших Предгорный и Равнинный Дагестан от Среднегорного. Один из интересных типов растительных сообществ региона представляют полынные ценозы с доминированием *Artemisia salsoloides* Willd., имеющие широкое распространение в среднегорной зоне Дагестана. Они отличаются высоким видовым разнообразием и участием редких и нуждающихся в охране видов растений. Детальных работ по изучению солянковиднополынных ценозов в Дагестане ранее не проводилось. Данные о них важны в теоретическом плане, в том числе для создания единой системы классификации нагорно-ксерофитной растительности и понимания путей флорогенеза Кавказа. Также они необходимы для разработки мероприятий по сохранению биологического разнообразия на видовом и фитоценотическом уровнях организации растительного покрова.

Цель работы – выявление видового состава, структуры и распространения сообществ с *Artemisia salsoloides* в пределах Среднегорного Дагестана, определение их положения в системе доминантной и флористической классификаций растительности.

## Материалы и методы

В основу работы положены материалы полевых исследований, проведённых в 2015–2021 гг. в Среднегорном Дагестане (рис. 1) с использованием детально-маршрутного метода.

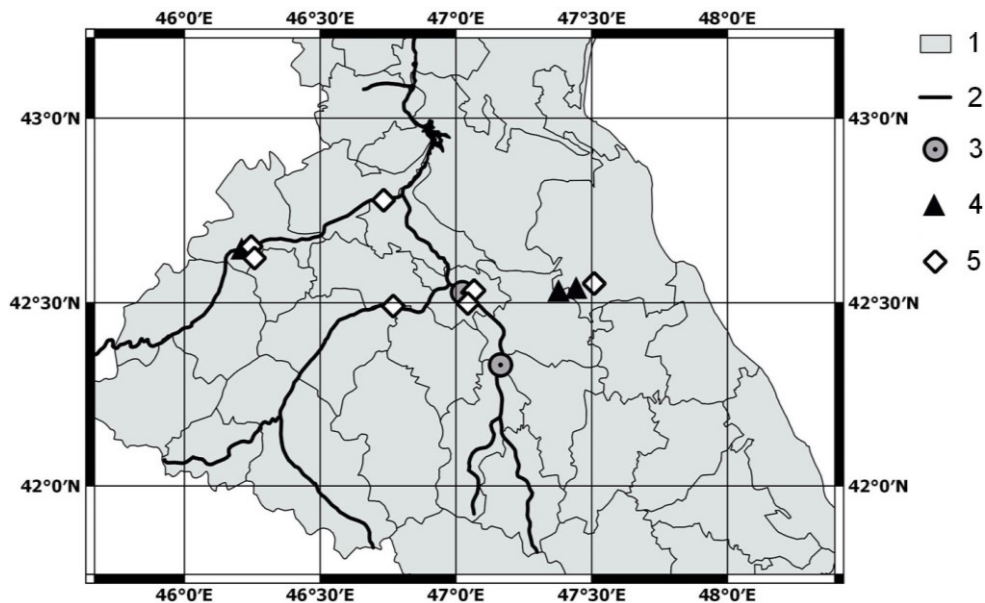


Рис. 1. Распространение сообществ асс. *Salvia canescentis*-*Artemisietum salsoloides* ass. nov.:

1 – административные районы Республики Дагестан, 2 – реки;  
варианты ассоциации: 3 – *typica*, 4 – *Onobrychis cornuta*, 5 – *Helianthemum dagestanicum*.

Fig. 1. Distribution of communities of the ass. *Salvia canescentis*-*Artemisietum salsoloides* ass. nov.:

1 – administrative districts of the Republic of Dagestan, 2 – rivers;  
variants of the association: 3 – *typica*, 4 – *Onobrychis cornuta*, 5 – *Helianthemum dagestanicum*.

В качестве базовых использовались общепринятые методы исследования растительности (Ramenskii, 1971). Геоботанические описания выполнены на пробных площадках квадратной формы размером 25 м<sup>2</sup>, что традиционно используется для сообществ с доминированием трав и низкорослых кустарничков (Chytrý, Otýrková, 2003). Особое внимание уделялось сообществам с участием редких и эндемичных видов растений. Исследования проводились в течение всего вегетационного периода, что позволило полно выявить состав ценофлоры полынных сообществ. Географические координаты определялись с помощью GPS-навигатора, фиксировались высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склона. Для хранения и обработки данных использовался программный пакет IBIS 7.2 (Zverev, 2007). Названия видов приведены по «Конспекту флоры Кавказа» (Conspectus..., 2003; Conspectus..., 2006; Conspectus..., 2012), «Конспекту флоры Дагестана» (Murtazaliev, 2009 a, b, c, d).

### Результаты и их обсуждение

*Artemisia salsoloides* Willd. – листопадный полукустарник, петрофит и кальцефит, произрастает на известняковых склонах, в разреженных злаково-разнотравных сообществах нижнего и среднего горных поясов. Несмотря на широкий ареал, является уязвимым видом, численность которого во многих районах сокращается из-за интенсивного выпаса скота. Вид включён в Красную книгу Дагестана (Krasnaia ..., 2020) и Российской Федерации (Krasnaia ..., 2008).

С позиций доминантной классификации описываемые сообщества относятся к солянководнопопынной (*Artemisia salsoloides*) формации из состава нагорно-ксерофитного типа растительности (Rastitel'nost'..., 1980). Ранее на известняках северо-восточной части Среднегорного Дагестана П. Л. Львов (L'vov, 1982) описал разнообразные фитоценозы фриганы, которые могут рассматриваться как формации: полидоминантные и с преобладанием следующих видов: *Artemisia salsoloides*, *Bothriochloa caucasica*, *Gypsophila capitata*, *Psathyrostachys daghestanica*, *Salvia canescens*, *Scabiosa gumbetica*, *Teucrium polium* и др. В окрестности с. Ботлих была описана ассоциация (L'vov, 1982) с содоминированием *Artemisia salsoloides*, *Bothriochloa caucasica*, *Gypsophila capitata*, *Salvia canescens*, *Thymus daghestanicus*, которая может быть отнесена к полидоминантной формации. Для известняковых каменисто-щепнистых юго-восточных склонов у с. Губден приводится шалфеево-попынная (*Artemisia salsoloides*, *Salvia canescens*) ассоциация.

Формация солянководнопопынной полыни описана нами в Левашинском (окрестности с. Цудахар), Ботлихском (сел. Нижний Алак, окрестности Преображенской крепости), Гумбетовском (окрестности с. Чирката), Гунибском (между сс. Карадах и Голотль), Гергебильском (окрестности с. Кикуни) и Карабудахкентском (окрестности с. Губден) районах. Она представлена следующими ассоциациями: полидоминантной (с 3 и более содоминантами), шалфеево-попынной (*Artemisia salsoloides* + *Salvia canescens*), бородачëво-попынной (*Bothriochloa ischaemum* + *Salvia canescens*).

С позиций флористической классификации описываемые сообщества относятся к асс. *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* ass. nov.

Номенклатурный тип (*holotypus*) – табл., оп. 1\* (полевой номер RM-152): Республика Дагестан, Карабудахкентский р-н, восточнее с. Урма, у трассы Губден-Леваши; дата описания: 8.06.2022; автор – П. М. Галимова.

Диагностические виды: *Artemisia salsoloides* (доминант), *Salvia canescens*, *Scabiosa gumbetica*.

Сообщества ассоциации занимают крутые южные и смежные с ними склоны. Фитоценозы обычно полидоминантные с проективным покрытием, которое зависит от степени каменистости местообитания и изменяется в широких пределах – от 35 до 85%. Чаще других растений доминантом с покрытием до 40% выступает *Artemisia salsoloides*, формирующая верхний горизонт высотой 20–45 см. Такого же покрытия на отдельных участках может достигать *Bothriochloa ischaemum*. В качестве содоминантов зачастую выступают

*Onobrychis cornuta*, *Salvia canescens* и *Satureja subdentata*, изредка *Stipa daghestanica*. Видовое богатство ценозов варьирует от 5 до 26 видов на описание.

Из европейских классов данная ассоциация ближе всего к классу *Helianthemo-Thymetea* Romaschenko, Didukh et Solomakha 1996, в состав диагностической комбинации которого входит *Artemisia salsoloides* и *Teucrium polium*. Необходимо отметить самобытность описываемых сообществ, определение их положения в системе синтаксонов высокого ранга возможно лишь после сравнительного анализа географически репрезентативного материала из сопредельных регионов.

В составе ассоциации мы выделяем 3 варианта, используя в качестве признаков как диагностические виды, так и доминирование определённых растений. Вар. **typica** (табл., оп. 1–14) представляет широко распространённые шалфейно-бородачёво-полынные сообщества (рис. 2, 3). Вар. ***Onobrychis cornuta*** (табл., оп. 15–23) объединяет полидоминантные сообщества, характеризующиеся активным участием *Onobrychis cornuta* (диагностический вид), проективное покрытие которого на отдельных участках может достигать 20–25%. Доминирование этого растения создаёт своеобразный облик ценозов с многочисленными плотными подушками размерами до 60 см в диаметре (рис. 4, 5). Вар. ***Helianthemum dagestanicum*** (табл., оп. 24–29), диагностические виды: *Bilacunaria microcarpa*, *Cerasus incana*, *Elytrigia gracillima*, *Gypsophila acutifolia*, *Helianthemum dagestanicum*, *Satureja subdentata*, *Silene chloropetala*. Вариант представляет наиболее богатые видами сообщества – от 15 до 26 видов на описание. Общее проективное покрытие составляет 50–75%. Обычно содоминируют *Artemisia salsoloides*, *Salvia canescens* и *Satureja subdentata*, при этом многие другие растения могут достигать покрытия 5–10%.

Наиболее значительные площади сообщества ассоциации занимают в бассейне Андийского Койсу, где они распространены в нижних поясах примерно до 800 м н. у. м. Здесь они начинают появляться в районе с. Чирката и далее по обоим бортам ущелья идут прерывистой полосой до с. Игали. Обширные площади они занимают и в окрестности с. Инхо, после небольшого перерыва появляются у с. Тлох. Относительно широко полынные ценозы распространены в Ботлихской аридной котловине. Вверх по Андийскому Койсу сообщества с *Artemisia salsoloides* встречаются до с. Гигатли-Урух. В бассейне Аварского Койсу небольшие участки данных сообществ отмечены нами в районе сс. Гимры, Унцукуль, Чалда и Карадах, их распространение заканчивается у с. Голотль. В бассейне Кара-Койсу обширные контуры полынных ценозов отмечены у сс. Кикунь, Гергебиль, Кумри, выше Гуниба они не встречаются. Также они описаны нами в районе с. Хаджалмахи. В предгорных ландшафтах *Artemisia salsoloides* обычна вдоль дороги Губден-Леваши, а также в районе Чиркейского водохранилища.

По результатам наших исследований, всего на учётных площадках выявлены 92 вида растений, относящихся к 66 родам и 33 семействам. В совокупности к лидирующим семействам относятся 44 вида, что составляет 45,4% от их общего количества. Лидируют семейства *Asteraceae* (12 видов и 7 родов), *Fabaceae* (9 видов и 4 рода), *Lamiaceae* (8 видов и 6 родов), *Poaceae* (6 видов и 5 родов) и *Caryophyllaceae* (5 видов и 4 рода).

Наибольший интерес с точки зрения оригинальности флоры и её истории имеют эндемики. Сведения об эндемизме флоры Дагестана приводятся в работах А. А. Гроссгейма (Grossgeim, 1936), А. П. Хохрякова (Khokhryakov, 1991), С. А. Литвинской, Р. А. Муртазалиева (Litvinskaia, Murtazaliev, 2009), Р. А. Муртазалиева (Murtazaliev, 2016). В видовом составе исследованных нами сообществ выявлены 10 эндемичных видов Дагестана: *Allium mirzajevii*, *Centaurea ruprechtii*, *Convolvulus ruprechtii*, *Helianthemum dagestanicum*, *Iris timofejewii*, *Limoniopsis owerinii*, *Psephellus boissieri*, *Salsola daghestanica*, *Scutellaria granulosa*, *Silene chloropetala*.

Из 92 видов, встречающихся в сообществах описываемой ассоциации, редкими и охраняемыми являются 13 видов, занесённые в Красные книги Республики Дагестан и Российской Федерации. Значительная доля эндемичных и охраняемых видов позволяет констатировать высокую соэкологическую значимость солянковидно-полынных сообществ. Следует отметить, что, несмотря на довольно высокую долю редких и эндемичных видов растений, данные сообщества не охраняются в существующих особо охраняемых природных территориях республики.





Рис. 2. Бородачево-полынное (*Artemisia salsoloides* + *Bothriochloa ischaemum*) сообщество (Гергебильский р-н, окрестности с. Гергебиль). Асс. *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* вариант **typica**.

Fig. 2. Community dominated by *Artemisia salsoloides* and *Bothriochloa ischaemum* (Gergebil District, near Gergebil). Ass. *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* var. **typica**.



Рис. 3. Шалфейно-полынное (*Artemisia salsoloides* + *Salvia canescens*) сообщество (Левашинский р-н, окрестности с. Цудахар). Асс. *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* вариант **typica**.

Fig. 3. Community dominated by *Artemisia salsoloides* and *Salvia canescens* (Levashinsky District, near Tsudahar). Ass. *Salvia canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* var. **typica**.





Рис. 4. Эспарцетово-полынное (*Artemisia salsoloides* + *Onobrychis cornuta*) сообщество (Ботлихский р-н, окрестности сел. Муни). Асс. *Salvio canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* вариант *Onobrychis cornuta*.

Fig. 4. Community dominated by *Artemisia salsoloides* and *Onobrychis cornuta* (Botlikh District, near Muni). Ass. *Salvio canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* var. *Onobrychis cornuta*.



Рис. 5. Эспарцетово-полынное (*Artemisia salsoloides* + *Onobrychis cornuta*) сообщество (Карабудахкентский р-н, окрестности с. Губден). Асс. *Salvio canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* вариант *Onobrychis cornuta*.

Fig. 5. Community dominated by *Artemisia salsoloides* and *Onobrychis cornuta* (Karabudakhkent District, near Gubden). Ass. *Salvio canescentis*–*Artemisietum salsoloidis* var. *Onobrychis cornuta*.

Acc. *Salvio canescens*–*Artemisietum salsoloidis* ass. nov.Ass. *Salvio canescens*–*Artemisietum salsoloidis* ass. nov.

Табличный номер описания	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Постоянство, %
Полевой номер описания	RM-152	RM-071	RM-080	RM-079	RM-150	RM-149	RM-151	RM-148	RM-075	RM-077	RM-067	RM-068	RM-070	RM-069	RM-122	RM-120	RM-144	RM-121	RM-143	RM-147	RM-146	RM-145	RM-066	RM-045	RM-044	RM-047	RM-046	RM-043	RM-078	
Вариант	typica															Onobrychis cornuta			Helianthemum dagestanicum											
Количество видов	8	11	17	16	7	13	8	5	10	8	17	11	15	14	11	12	11	9	8	8	6	9	19	26	21	15	15	24	15	
Проективное покрытие, %	75	40	65	75	60	50	65	40	85	85	50	40	35	45	80	80	55	85	75	75	60	60	60	75	50	60	70	70	55	
Широта	42.5523	42.7785	42.5169	42.5172	42.5523	42.5523	42.5523	42.4911	42.4911	42.4911	42.6340	42.6336	42.7781	42.7782	42.5332	42.5332	42.5412	42.5332	42.5412	42.5412	42.5412	42.5412	42.6343	42.3309	42.3309	42.3309	42.3309	42.3309	42.5174	
Долгота	47.5088	46.7333	47.0362	47.0354	47.5088	47.5088	47.5088	46.7689	46.7689	46.7689	46.2331	46.2324	46.7335	46.7338	47.3775	47.3775	47.4423	47.3775	47.4423	47.4423	47.4423	47.4423	46.2322	47.1639	47.1639	47.1639	47.1639	47.1639	47.0343	
Диагностические виды (д. в.) acc. <i>Salvio canescens</i> – <i>Artemisietum salsoloidis</i> ass. nov.																														
<i>Salvia canescens</i>	3	2	3	4	3	3	3	3	2	1	1	2	2	3	2	3	3	1	3	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	10
<i>Artemisia salsoloides</i> (H-T)	4	3	3	4	3	3	3	3	4	4	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	3	3	4	2	3	4	3	3	10
<i>Scabiosa gumbetica</i>	+	.	1	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	1	+	45
Д. в. вариантов																														
<i>Onobrychis cornuta</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	3	3	2	4	2	3	3	3	3	1	1	1	1	.	59	
<i>Satureja subdentata</i>	.	2	.	.	.	.	.	1	.	.	.	2	1	.	1	1	.	.	.	.	.	2	.	2	3	3	3	1	41	
<i>Helianthemum dagestanicum</i>	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	1	2	1	1	31	
<i>Silene longipetala</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	+	21	
<i>Cerasus incana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	1	21	
<i>Bilacunaria microcarpa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	1	17	
<i>Gypsophila acutifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	17	
<i>Elytrigia gracillima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	14	
Прочие виды																														
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	2	1	3	3	2	2	3	.	4	4	3	3	1	1	2	2	1	3	3	3	3	3	2	1	.	.	.	.	79	
<i>Teucrium polium</i> (H-T)	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	.	1	1	.	1	1	1	.	1	.	.	.	1	2	1	1	2	2	1	79
<i>Allium inaequale</i>	.	1	.	1	+	+	+	.	+	.	1	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	38
<i>Ziziphora serpyllacea</i>	.	.	.	.	+	.	.	1	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	.	.	.	38
<i>Thymus dagestanicus</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	2	1	2	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	34	
<i>Anthemis fruticulosa</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	1	1	1	.	+	.	1	.	.	28	
<i>Stipa dagestanica</i>	+	3	2	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	3	.	28
<i>Phelipanche</i> sp.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+	28
<i>Gypsophila capitata</i>	.	.	+	1	.	.	.	+	+	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	21
<i>Astragalus alexandri</i>	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	17	
<i>Dianthus awaricus</i>	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	17
<i>Centaurea ruprechtii</i>	.	.	1	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	17	
<i>Galium brachyphyllum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	14	
<i>Seseli alexeenkoi</i>	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	14	
<i>Astragalus</i> sp.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	14	

Примечания. В описаниях в таблице даны баллы проективного покрытия по следующей шкале: «+» – <1%, «1» – 1–4%, «2» – 5–9%, «3» – 10–24%, «4» – 25–49%, «5» – 50–74%, «6» – 75–100%. Площадь описаний – 25 м<sup>2</sup>.

**H-T** – диагностические виды класса *Helianthemo-Thymetea*.

Встречены в одном-трёх описаниях: *Achnatherum caragana* 13 (+), *Allium albidum* 25 (1), 28 (+), *A. mirzajevii* 13 (1), 29 (1), *A. rupestre* 12 (+), *Alyssum dagestanicum* 24 (+), 28 (+), *Androsace villosa* 28 (+), *Artemisia marschalliana* 1 (+), 6 (+), 23 (+), *A. taurica* 16 (1), 17 (1), *Astragalus onobrychioides* 25 (+), *Campanula hohenackeri* 24 (1), 28 (1), *Capparis herbacea* 3 (+), *Carex humilis* 13 (+), 24 (1), *Caucalis platycarpus* 11 (+), *Centaurea boissieri* 2 (+), 11 (+),

*Colutea orientalis* 25 (+), *Convolvulus ruprechtii* 15 (1), 27 (+), 28 (1), *Crepis caucasigena* 23 (+), *Ephedra procera* 18 (+), *Eremogone lychnidea* 24 (+), *Erysimum* sp. 4 (+), *E. substrigosum* 24 (+), 26 (+), *Euphorbia virgata* 15 (+), 16 (1), 20 (1), *Fumana procumbens* 28 (1), 29 (1), *Galium verum* 12 (+), *Hypericum perforatum* 25 (1), *Inula germanica* 15 (+), *Iris timofejewii* 24 (+), *Juniperus oblonga* 28 (+), *Jurinea ruprechtii* 4 (+), 25 (+), *Koeleria cristata* 23 (+), 24 (+), *Krascheninnikovia ceratoides* 11 (+), *Lappula* sp. 3 (+), 10 (1), 23 (+), *Limoniopsis owerinii* 18 (+), *Linum bienne* 17 (1), *L. tenuifolium* 8 (+), 15 (+), 16 (1), *Lonicera iberica* 23 (+), *Matthiola caspica* 22 (+), *M. daghestanica* 2 (+), *Medicago daghestanica* 12 (3), 15 (1), 23 (2), *Medicago* sp. 12 (+), *Myosotis* sp. 27 (+), *Onobrychis bobrovii* 11 (3), 12 (+), 23 (+), *Onosma caucasica* 24 (+), *Paliurus spina-christi* 3 (+), 13 (+), *Phelipanche lanuginosa* 19 (+), 24 (+), *Polygala sosnowskyi* 2 (+), 28 (1), 29 (+), *Reseda globulosa* 11 (1), 28 (1), 29 (+), *R. lutea* 4 (+), *Rhamnus cathartica* 4 (+), 13 (+), 14 (1), *R. pallasii* 13 (+), *R. tortuosa* 25 (+), *Rosa pimpinellifolia* 28 (1), *Salsola daghestanica* 4 (+), *Scutellaria granulosa* 4 (+), *S. orientalis* 24 (+), *Spiraea hypericifolia* 14 (+), 24 (+), *Stipa caucasica* 26 (+), *Taraxacum officinale* 15 (1), 16 (1), *Teucrium chamaedrys* 14 (1), *Thesium arvense* 11 (+), *T. procumbens* 28 (+), *Tragopogon graminifolius* 25 (+), *Tragopogon* sp. 23 (+), *Vinca herbacea* (22 +).

Локализация описаний: Республика Дагестан, оп. 11, 12, 23 – Ботлихский р-н, окрестности с. Нижний Алак (окрестности Преображенской крепости); оп. 3, 4, 29 – Гергебильский р-н, напротив села Кикунь; оп. 2, 14, 14 – Гумбетовский р-н, окрестности с. Чирката; оп. 9, 10 – Гунибский р-н, восточнее с. Голотль; оп. 1, 5–8, 15–22 – Карабудахкентский р-н, восточнее с. Урма, у трассы Губден-Леваши; оп. 24–28 – Левашинский р-н, окрестности с. Цудахар.

Автор описаний – П. М. Галимова.

### Заключение

Проведённые нами исследования нагорно-ксерофитной растительности Среднегорного Дагестана позволили охарактеризовать уникальные сообщества с участием *Artemisia salsoloides*. В доминантной классификации они рассматриваются в ранге солянковиднопопынной формации. С позиций флористической классификации нами описана новая асс. *Salvio canescentis*–*Artemisietum salsoloidis*, для определения синтаксономического положения которой необходимо широкомасштабное изучение растительности аридных и семиаридных районов Дагестана и сопредельных с ним регионов. Сообщества *Artemisia salsoloides* представляют несомненный интерес для охраны экосистем Среднегорного Дагестана, в них выявлены 13 видов, занесённых в Красные книги Российской Федерации и Республики Дагестан. Полученные данные необходимо использовать при дальнейшем развитии системы особо охраняемых природных территорий Республики.

### Список литературы

- [Agakhanyants] Агаханянц О. Е. 1981. Аридные горы СССР. Природа и географические модели флорогенеза. М. 270 с.
- Chytrý M., Otýpková Z. 2003. Plot Sizes Used for Phytosociological Sampling of European Vegetation // Journ. Veg. Sci. № 4. P. 563–570. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02183.x>
- [Grossgeim] Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа // Тр. Бот. ин-та Азербайджанского филиала АН СССР. Т. 1. 257 с.
- [Zverev] Зверев А. А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: уч. пособие [Information technology in vegetation research: a study guide]. Томск. 304 с.
- [Konspekt...] Конспект флоры Кавказа в 3 т. 2003. Т. 1. СПб. 204 с.
- [Konspekt...] Конспект флоры Кавказа в 3 т. 2006. Т. 2. СПб. 467 с.
- [Konspekt...] Конспект флоры Кавказа в 3 т. 2012. Т. 3 (2). СПб. 624 с.
- [Krasnaia...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaia...] Красная книга Республики Дагестан. 2020. Махачкала. 800 с.
- [Litvinskaja, Murtazaliev] Литвинская С. А., Муртазалиев Р. А. 2009. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, соэология, экология. Краснодар. 439 с.
- [L'vov] Львов П. Л. 1982. Нагорно-ксерофитная растительность Дагестана // Бот. журн. Т. 67. № 5. С. 651–658.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р. А. 2009 а. Конспект флоры Дагестана. Т. I (*Lycopodiaceae* – *Urticaceae*). Махачкала. 320 с.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р. А. 2009 б. Конспект флоры Дагестана. Т. II (*Euphorbiaceae* – *Dipsacaceae*). Махачкала. 248 с.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р. А. 2009 в. Конспект флоры Дагестана. Т. III (*Campanulaceae* – *Hippuridaceae*). Махачкала. 304 с.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р. А. 2009 д. Конспект флоры Дагестана. Т. IV (*Melanthiaceae* – *Acoraceae*). Махачкала. 232 с.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р. А. 2016. Эндемики флоры Дагестана и их приуроченность к флористическим районам // Бот. вестник Северного Кавказа. № 2. С. 33–42.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1971. Избранные работы. Л. 334 с.

[Rastitel'nost'...] Растительность европейской части СССР. 1980. Л. 431 с.

[Khokhryakov] Хохряков А. П. 1991. Родовой эндемизм в связи с проблемами флористического районирования (на примере Кавказа и сопредельных территорий) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. С. 96–109.

## References

Agakhanyants O. E. 1981. Aridnye gory SSSR. Priroda i geograficheskie modeli florigeneza [Arid mountains of the USSR. Nature and geographical models of florogenesis]. Moscow. 270 p. (In Russian)

Chytrý M., Otypková Z. 2003. Plot Sizes Used for Phytosociological Sampling of European Vegetation // Journ. Veg. Sci. № 4. P. 563–570. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02183.x>

Grossgeim A. A. 1936. Analiz flory Kavkaza [Analysis of the flora of the Caucasus] // Trudy Bot. in-ta Azerb. filiala AN SSSR. T. 1. 257 p. (In Russian)

Zverev A. A. 2007. Informacionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: uchebnoe posobie. Tomsk. 304 p. (In Russian)

Konspekt flory Kavkaza v 3 t. [Conspectus of the flora of the Caucasus in 3 volumes]. 2003. T. 1. St. Petersburg. 204 p. (In Russian)

Konspekt flory Kavkaza v 3 t. [Conspectus of the flora of the Caucasus in 3 volumes]. 2006. T. 2. St. Petersburg. 467 p. (In Russian)

Konspekt flory Kavkaza v 3 t. [Conspectus of the flora of the Caucasus in 3 volumes]. 2012. T. 3 (2). SPb. 624 p. (In Russian)

Krasnaia kniga Rossiiskoi Federacii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russian)

Krasnaia kniga Respubliki Dagestan [Red Data Book of the Dagestan Republic]. 2020. Makhachkala. 800 p. (In Russian)

Litvinskaya S. A., Murtazaliev R. A. 2009. Kavkazskii ehlement vo flore Rossiiskogo Kavkaza: geografiya, sozologia, ekologiya [Caucasian element in the flora of the Russian Caucasus: geography, zoology, ecology]. Krasnodar. 439 p. (In Russian)

L'vov P. L. 1982. Nagorno-kserofitnaja rastitel'nost' Dagestana [Upland xerophyte vegetation of Dagestan] // Bot. zhurn. V. 67. № 5. P. 651–658. (In Russian)

Murtazaliev R. A. 2009 a. Konspekt flory Dagestana [Conspectus of the flora of Dagestan]. V. I (*Lycopodiaceae* – *Urticaceae*). Makhachkala. 320 p. (In Russian)

Murtazaliev R. A. 2009 b. Konspekt flory Dagestana [Conspectus of the flora of Dagestan]. V. II (*Euphorbiaceae* – *Dipsacaceae*). Makhachkala. 248 p. (In Russian)

Murtazaliev R. A. 2009 c. Konspekt flory Dagestana [Conspectus of the flora of Dagestan]. V. III (*Campanulaceae* – *Hippuridaceae*). Makhachkala. 304 p. (In Russian)

Murtazaliev R. A. 2009 d. Konspekt flory Dagestana [Conspectus of the flora of Dagestan]. V. IV (*Melanthiaceae* – *Acoraceae*). Makhachkala. 232 p. (In Russian)

Murtazaliev R. A. 2016. Endemiki flory Dagestana i ikh priurochennost' k floristicheskim raionam [Endemics of the flora of Dagestan and their confinement to floristic regions] // Bot. vestnik Severnogo Kavkaza. № 2. P. 33–42. (In Russian)

Ramenskii L. G. 1971. Izbrannye raboty [Selected works]. Leningrad. 334 p. (In Russian)

Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. 1980. Leningrad. 431 p. (In Russian)

Khokhryakov A. P. 1991. Rodovoi ehndemizm v svyazi s problemami floristicheskogo raionirovaniya (na primere Kavkaza i sopredel'nykh territorii) [Generic endemism in connection with the problems of floristic zoning (on the example of the Caucasus and adjacent territories)] // Bul. MOIP. Otd. biol. V. 96. P. 96–109. (In Russian)

## Сведения об авторах

**Галимова Патимат Магомедовна**

соискатель лаборатории почвенных и растительных ресурсов  
Прикаспийского института биологических ресурсов  
Дагестанского ФИЦ РАН, Махачкала  
E-mail: pgalimova92@mail.ru

**Муртазалиев Рамазан Алибегович**

к. б. н., в. н. с. лаборатории почвенных и растительных ресурсов  
Прикаспийского института биологических ресурсов  
Дагестанского ФИЦ РАН, Махачкала  
E-mail: murtazaliev.ra@yandex.ru

**Королюк Андрей Юрьевич**

д. б. н., г. н. с. лаборатории экологии и геоботаники  
ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск  
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

**Galimova Patimat Magomedovna**

Applicant of soil and plant resources laboratory,  
Precaspian Institute of Biological Resources  
of the Dagestan Federal Research Center RAS, Makhachkala  
E-mail: pgalimova92@mail.ru

**Murtazaliev Ramazan Alibegovich**

Ph. D. in Biological Sciences,  
Leading Researcher of soil and plant resources laboratory,  
Precaspian Institute of Biological Resources  
of the Dagestan Federal Research Center RAS, Makhachkala  
E-mail: murtazaliev.ra@yandex.ru

**Korolyuk Andrey Yurievich**

Sc. D. in Biological Sciences,  
Main Researcher of the laboratory of ecology and geobotany  
Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch RAS, Novosibirsk  
E-mail: akorolyuk@rambler.ru

---

## ГЕОБОТАНИКА

---

УДК 581.552

### ИНВАЗИОННЫЕ ИЛИ АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ КАК ДОМИНАНТЫ ФИТОЦЕНОЗОВ – КТО СИЛЬНЕЕ?

© С. Р. Гетманов<sup>1</sup>, С. В. Иматович<sup>1</sup>, А. О. Травникова<sup>1</sup>,  
А. Р. Трушина<sup>1</sup>, Е. М. Уварова<sup>1</sup>, М. А. Галкина<sup>2</sup>  
S. R. Getmanov<sup>1</sup>, S. V. Imatovich<sup>1</sup>, A. O. Travnikova<sup>1</sup>,  
A. R. Trushina<sup>1</sup>, E. M. Uvarova<sup>1</sup>, M. A. Galkina<sup>2</sup>

Invasive or native species as dominants of phytocoenoses – who is stronger?

<sup>1</sup> ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова», биологический факультет  
119234, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12. Тел.: +7 (495) 939-10-00, e-mail: stevenget04@gmail.com,  
katia.uvarova.pochta@gmail.com

<sup>2</sup> ФГБУН Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН  
127276, Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4. Тел.: +7 (499) 977-91-45, e-mail: mawa.galkina@gmail.com

Аннотация. На территории Звенигородской биостанции МГУ был проведён сравнительный анализ фитоценозов со значительным преобладанием инвазионных и аборигенных видов над остальными. Был проведён сравнительный анализ площадок с аборигенными доминирующими видами *Aegopodium podagraria*, *Bromopsis inermis*, *Bunias orientalis*, *Lunaria rediviva*, *Pteridium aquilinum* и чужеродными *Arrhenatherum elatius*, *Impatiens glandulifera*, *Lupinus polyphyllus*. Стоит отметить, что *L. rediviva* был интродуцирован на ЗБС МГУ, но в последние десятилетия широко расселился на территории биостанции. Снижение видового богатства сообществ под влиянием некоторых доминантов не всегда взаимосвязано с их происхождением, так, наиболее низкий индекс Шеннона оказался в фитоценозах с преобладанием *Bromopsis inermis*, *Lunaria rediviva*, *Lupinus polyphyllus*.

Ключевые слова: инвазионные виды, биоразнообразие, доминантные виды, индекс Шеннона, Звенигородская биостанция МГУ.

Abstract. A comparative analysis of phytocoenoses with a significant predominance of invasive and native species over the rest was carried out on the territory of Zvenigorod Biological Station of Lomonosov Moscow State University (ZBS). A comparative analysis of sites with native dominant species *Aegopodium podagraria*, *Bromopsis inermis*, *Bunias orientalis*, *Lunaria rediviva*, *Pteridium aquilinum* and alien species *Arrhenatherum elatius*, *Impatiens glandulifera*, *Lupinus polyphyllus* was carried out. It is worth noting that *Lunaria rediviva* was introduced to ZBS, but in recent decades has widely dispersed on the territory of the biostation. It was found that the decrease in species richness of communities under the influence of some dominants is not always correlated with their origin, thus, the lowest Shannon index was found in phytocoenoses dominated by native *Bromopsis inermis* and *Lunaria rediviva*, as well as invasive *Lupinus polyphyllus*.

Keywords: invasive species, biodiversity, dominant species, Shannon index, Zvenigorod Biological Station of Lomonosov Moscow State University (ZBS).

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-53-66

### Введение

Любой фитоценоз является изменчивой системой, видовой состав которой с течением времени способен меняться под влиянием различных факторов, одним из которых является межвидовое взаимодействие. Хорошо известно, что внедрение чужеродных видов в естественные фитоценозы несёт угрозу для биоразнообразия (Tokhtar, Groshenko, 2008; McGeoch et al., 2010, Dgebuadze et al., 2018; Pyšek et al., 2020; Morozova, Tishkov, 2021). Инвазии приводят к сокращению видового состава, в особенности при образовании монодоминант-

ных сообществ, в которых лишь немногие аборигенные виды способны сохранять устойчивость к воздействию чужеродных. Подсчитано, что инвазионные виды могут сокращать биоразнообразие сообщества на 90% (Hejda et al., 2009). Однако впоследствии была выдвинута гипотеза, согласно которой и аборигенные виды при образовании монодоминантных сообществ оказывают воздействие на биоразнообразие и функционирование экосистем подобно инвазионным (Davis et al., 2011, Carey et al., 2012). Несмотря на активное изучение воздействия инвазионных видов на фитоценозы, на территории России не проводились исследования, которые сравнивали бы доминантные инвазионные и аборигенные виды по степени преобразования ими сообществ. Целью нашей работы было сравнить влияние инвазионных и аборигенных видов, образующих монодоминантные сообщества, на фитоценозы Звенигородской биологической станции МГУ им. С. К. Скадовского (ЗБС МГУ) и её окрестностей.

Аборигенные виды на территории биостанции представлены травянистыми многолетниками из разных семейств.

*Aegopodium podagraria* L. (*Apiaceae*) – длиннокорневищное растение, вид с евросибирским ареалом. Чаще всего встречается в широколиственных лесах, входит как доминант и субдоминант под полог широколиственных ельников и производных лесов на их месте, доминирует в широколиственных сосняках на супесчаных и суглинистых почвах, иногда господствует в берёзовых и осиновых лесах Западной Сибири и Урала (Rabotnov, 1974).

*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (*Poaceae*) – длиннокорневищный вид, его ареал охватывает территорию всей европейской части России, также встречается на Кавказе, в Сибири, за пределами России – в Казахстане и Средней Азии. Произрастает по пойменным, прирусловым лугам, луговым степям, пустырям и обочинам дорог, предпочитает сухие и свежие почвы, требователен к освещению, лучше растёт на открытых местах. В фитоценозах часто выступает в роли содоминанта или доминанта (Rabotnov, 1980).

*Bunias orientalis* L. (*Brassicaceae*) – многолетник или двулетник, произрастает по всей Европе особенно в северной и средней её частях, на Кавказе, в Передней и Малой Азии, на Урале и Западной Сибири. Растёт на открытых холмах, полях, прирусловых лугах, вдоль дорог. Часто является доминантом и содоминантом на заливных и сухоходольных разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных лугах среднего уровня (Rabotnov, 1974).

*Lunaria rediviva* L. (*Brassicaceae*) произрастает в лиственных лесах по тенистым склонам лесных оврагов. На территории ЗБС МГУ в 1983 г. был посеян на участке редких видов (Krasnaia..., 2023; К. Б. Попова, личное сообщение). К настоящему времени натурализовался на склоне долины р. Москва. На территории области местами образует заросли, отмечено хорошее возобновление и расселение вида (Kiseleva et al., 2010).

*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (*Dennstaedtiaceae*) – многолетний папоротник, космополитный вид, произрастающим на всех пяти обитаемых континентах в различных климатических зонах, исключая лишь тундры и аридные зоны. Широко распространенный доминант широколиственных, сосновых, хвойно-широколиственных, еловых лесов. Иногда орляк выступает в качестве содоминанта, доминанта и эдификатора травостоя (Pavlov et al., 1990).

Три чужеродных вида, склонных к образованию значительных по площади зарослей на территории ЗБС МГУ, уже несколько десятилетий отмечаются в средней полосе России. *Arrhenaterum elatius* (L.) J. & C. Presl (*Poaceae*) – рыхлодерновинный многолетний злак с западноевропейским ареалом, за пределами Западной Европы известен как заносный вид или интродуцент. Успешное расселение обеспечено тем, что *A. elatius* быстро разрастается. Встречается на лугах, опушках, полянах, в разреженных лиственных лесах (Kiseleva et al., 2010). На территории ЗБС МГУ вид на протяжении десятилетий отмечался на небольшом участке площадью несколько квадратных метров (К. Б. Попова, устное сообщение), однако сейчас занимает значительную часть поймы и доминирует в луговых сообществах.

Два других инвазионных вида включены в «Топ-100» инвазионных видов России (Dgebuaдзе et al., 2018). *Impatiens glandulifera* Royle (*Balsaminaceae*) – однолетнее растение, про-



исходит из Западных Гималаев, сейчас широко расселилась по средней полосе России. Произрастает во влажных местах, особенно по берегам рек, озёр, ручьёв, а также встречается на полях и обочинах дорог. Составляет конкуренцию многолетним растениям, занимающим тот же биотоп, путем быстрого прорастания семян и быстрой выработки биомассы (Vinogradova et al., 2010). *Lupinus polyphyllus* Lindl. (*Fabaceae*) – двулетник или короткоживущий многолетник североамериканского происхождения (Vinogradova et al., 2010). Почвы, где растёт *L. polyphyllus*, обогащены азотом, который могут использовать также другие растения. Однако это может способствовать вытеснению некоторых стенопотных олиготрофных лесных видов, например, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* (Galkina et al., 2022).

### Материалы и методы

Нами рассматривались фитоценозы с преобладающими аборигенными видами (*Aegopodium podagraria*, *Bromus inermis*, *Bunias orientalis*, *Lunaria rediviva*, *Pteridium aquilinum*) и чужеродными (*Arrhenatherum elatius*, *Impatiens glandulifera*, *Lupinus polyphyllus*). Для каждого из изученных видов были заложены по 4 площадки 1 м × 1 м в разных фитоценозах на территории ЗБС МГУ и её окрестностей, суммарно 32 площадки (рис. 1).

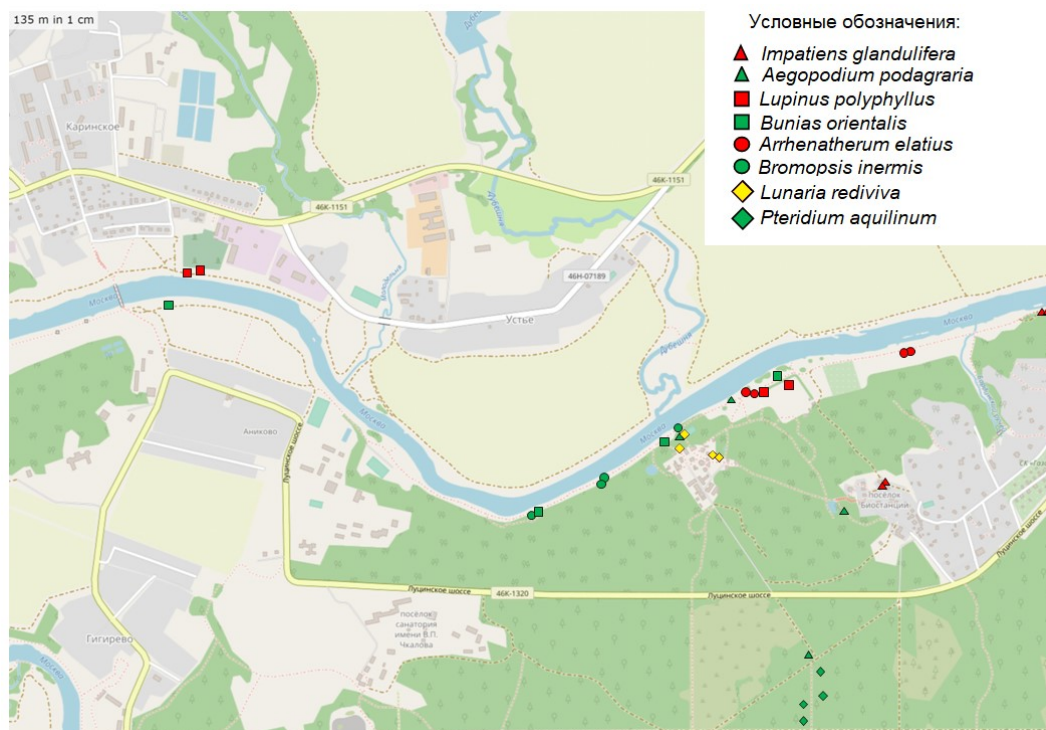


Рис. 1. Звенигородская биостанция МГУ и её окрестности с расположением изучаемых площадок.

Здесь и далее зелёным цветом показаны аборигенные, красным – чужеродные виды, жёлтым – интродуцированный на биостанции аборигенный для региона вид.

Fig. 1. Zvenigorod Biological Station of Lomonosov Moscow State University and its vicinity with the location of studied plots.

Hereinafter, green color shows native species, red color – alien species, yellow color – introduced at the biostation and native to the region.

ЗБС МГУ расположена в Одинцовском р-не Московской области. Эта территория представляет собой террасу древней долины р. Москва и водораздельное плато, плакорная растительность представлена елово-липовым лесом. Учётные площадки были заложены



как в зональных, так и в интразональных сообществах: 16 площадок располагались на пойменном разнотравно-злаковом лугу, 11 площадок – в смешанном лесу (преобладающими породами были *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Acer platanoides* и *Betula pendula*), 2 площадки – в сероольшанике на первой надпойменной террасе, 2 площадки – на обочине дороги с рудеральной растительностью. Пойма р. Москвы в своей центральной части образует склон, на правом берегу имеющий северную экспозицию (21 площадка), на левом берегу – южную (2 площадки) (рис. 1).

Сбор наземной фитомассы проводился с помощью рамки Раункиера. Укосы с площадок 35 см × 35 см (по одному на каждой учётной площадке) были высушены в сушильном шкафу Binder 053 при температуре 120°C в течение 16 часов, их массу измеряли с помощью весов Digital pocket scale.

Для оценки биоразнообразия был подсчитан индекс Шеннона с помощью формулы:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln p_i,$$

где  $p_i$  – проективное покрытие на  $i$ -той площадке,  $S$  – число площадок.

Латинские названия приведены по «Флоре средней полосы...» (Maevskii, 2014).

Статистический анализ данных был проведён в программе MS Excel 2016. Для создания карты площадок сбора материала был использован электронный ресурс «nakarte.me» (<https://nakarte.me>) и программа MS Power Point 2019.

### Результаты и обсуждение

Различные виды доминантов демонстрировали разную степень заполнения пространства исследуемых площадок. Проективное покрытие некоторых из них, в особенности *Impatiens glandulifera* и *Arrhenatherum elatius*, составляло не более 50–60%, а чаще было ниже этих значений (табл. 1). В таких условиях им часто сопутствовали субдоминанты, проективное покрытие которых в отдельных случаях достигало 40%. Так, например, на площадках с *Impatiens glandulifera* субдоминантом являлись *Seseli libanotis* (проективное покрытие 30%) и *Aegopodium podagraria* (25%), в случае с доминированием *Pteridium aquilinum* субдоминантом являлась *Stellaria holostea* (40%) (табл. 1).

Таблица 1

Геоботанические описания на изученных площадках с различными видами-доминантами

Table 1

Geobotanical relevés at the studied plots with different dominant species

Доминант	<i>Aegopodium podagraria</i>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,70221°, E36,72472°	Ельник с сосной орляковый, третья надпойменная терраса, у тропинки. N55,693893°, E36,729594°	Ельник с липой и кленом снытево-осоковый, вторая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70117°, E36,72176°	Кленово-еловый лес, вторая надпойменная терраса, у тропинки. N55,69850°, E36,73158°
	Число видов на площадке			
	16	8	16	6
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Acer platanoides</i> (подрост)		20	3	4
<i>Achillea millefolium</i>	0,3			
<i>Aegopodium podagraria</i>	75	60	70	75
<i>Ajuga reptans</i>			0,3	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0,7	1,5		
<i>Artemisia vulgaris</i>	2			

<i>Asarum europaeum</i>			5	3
<i>Calystegia sepium</i>	0,7			
<i>Carex hirta</i>	0,3			
<i>C. pilosa</i>			3	
<i>Convallaria majalis</i>		7		
<i>Cirsium arvense</i>	1			
<i>Dactylis glomerata</i>		1		
<i>Dryopteris carthusiana</i>			1	
<i>Elytrigia repens</i>	0,3			
<i>Galium aparine</i>	0,5			
<i>Galeobdolon luteum</i>			5	15
<i>Geum urbanum</i>			3	
<i>Geranium sylvaticum</i>		1		
<i>Glechoma hederacea</i>	1			
<i>Impatiens parviflora</i>			0,5	2
<i>Lapsana communis</i>		1,2	0,2	
<i>Mercurialis perennis</i>			1,5	
<i>Oxalis acetosella</i>			1,5	
<i>Phleum pratense</i>	0,5			
<i>Plantago media</i>	0,4			
<i>Polygonum aviculare</i>	0,05			
<i>Pulmonaria obscura</i>			1,5	
<i>Ranunculus cassubicus</i>			1	
<i>Rubus idaeus</i>	15			
<i>Stellaria holostea</i>		30	0,7	
<i>Taraxacum officinale</i>	1,5			
<i>Tilia cordata</i> (всходы)			0,1	
<i>Urtica dioica</i>	0,3			1,5
Доминант	<b><i>Arrhenatherum elatius</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,70236°, E36,72531°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы. N 55,70389°, E36,73528°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы. N 55,70389°, E36,73519°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, 3 м от тропинки. N55,70221°, E36,72535°
	Число видов на площадке			
	16	13	15	18
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Achillea millefolium</i>	0,3	0,5	0,1	
<i>Aegopodium podagraria</i>	25			
<i>Alchemilla</i> sp.				0,3
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2		0,2	1
<i>Arrhenatherum elatius</i>	40	40	60	80
<i>Artemisia vulgaris</i>	0,5			
<i>Briza media</i>			0,3	0,3
<i>Calystegia sepium</i>				5
<i>Carex hirta</i>		1,5	0,4	
<i>Centaurea jacea</i>			2	
<i>C. phrygia</i>			0,2	
<i>C. scabiosa</i>				2
<i>Dactylis glomerata</i>				0,5
<i>Equisetum arvense</i>				1
<i>E. pratense</i>	4	5	3	
<i>Festuca pratensis</i>		2		
<i>Galium aparine</i>	0,1			
<i>Galium boreale</i>	1			
<i>G. mollugo</i>		5	6	3

<i>Geranium pratense</i>	0,8	0,3	3	0,1
<i>Geum rivale</i>		7		1
<i>Glechoma hederacea</i>	0,5			
<i>Hypericum maculatum</i>				1,5
<i>Lathyrus pratensis</i>	2			
<i>Lysimachia nummularia</i>	0,2	0,7		0,2
<i>Melilotus officinalis</i>	3			
<i>Phleum pratense</i>		0,3		3
<i>Polygala comosa</i>			0,1	
<i>Prunus</i> sp. (подрост)			0,3	
<i>Ranunculus acris</i>				1
<i>Seseli libanotis</i>		30	15	
<i>Silene alba</i>		1		
<i>Stellaria graminea</i>				1
<i>Taraxacum officinale</i>			0,2	
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,1	0,5		0,7
<i>Vicia cracca</i>	0,2		0,1	
<i>V. sepium</i>				2
<i>Viola arvensis</i>	0,05			
Доминант	<b><i>Lupinus polyphyllus</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, 3 м от тропинки. N55,702767°, E36,728004°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,70640°, E36,69316°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, 2 м от тропинки. N55,70650°, E36,69360°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, 3 м от тропинки. N55,70250°, E36,72619°
	Число видов на площадке			
	16	13	8	10
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Achillea millefolium</i>		5		0,2
<i>Aegopodium podagraria</i>				30
<i>Alchemilla</i> sp.	0,5	0,2		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2	1		
<i>Arrhenatherum elatius</i>	1			6
<i>Bromopsis inermis</i>			0,5	
<i>Carex canescens</i>		12		
<i>C. hirta</i>	2			
<i>Centaurea jacea</i>		7		
<i>Cirsium arvense</i>			0,1	
<i>Convolvulus arvensis</i>			2	
<i>Dactylis glomerata</i>		0,1		
<i>Elytrigia repens</i>			10	
<i>Equisetum pratense</i>	1			
<i>Festuca pratensis</i>		0,1		
<i>Filipendula ulmaria</i>	3			
<i>Galium aparine</i>				1
<i>G. mollugo</i>	0,2		1	0,7
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,8			
<i>Glechoma hederacea</i>	0,5			
<i>Geum rivale</i>	5			
<i>Heracleum sibiricum</i>	1,5	8		
<i>Knautia arvensis</i>			1	
<i>Lupinus polyphyllus</i>	90	90	89	70
<i>Lysimachia nummularia</i>	1			0,5
<i>Poa pratensis</i>		0,2	1	
<i>Potentilla argenta</i>		0,3		
<i>Ranunculus acris</i>	0,3	1		

<i>Rubus idaeus</i>				1,5
<i>Seseli libanotis</i>				0,5
<i>Urtica dioica</i>	0,1			
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,5	2		0,5
<i>Vicia sepium</i>	0,2			
Доминант	<b><i>Bunias orientalis</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы. N55,70303°, E36,72747°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,69853°, E36,71313°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,70535°, E36,69215°	Разнотравно-злаковый луг, центральная часть поймы. N55,70092°, E36,72092°
	Число видов на площадке			
	9	11	14	9
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Achillea millefolium</i>			7	
<i>Aegopodium podagraria</i>	2	1		40
<i>Alopecurus pratensis</i>		25		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0,7	0,5		20
<i>Artemisia vulgaris</i>			0,3	2
<i>Bromopsis inermis</i>	30	0,7	8	40
<i>Bunias orientalis</i>	65	90	60	50
<i>Calystegia sepium</i>	5	10		
<i>Carex hirta</i>			0,7	
<i>Centaurea scabiosa</i>			0,5	
<i>Dactylis glomerata</i>		1		1
<i>Elytrigia repens</i>			3	
<i>Equisetum pratense</i>		0,3		
<i>Fragaria vesca</i>			5	
<i>Galeopsis speciosa</i>	0,1			
<i>Galium aparine</i>	0,1			
<i>Glechoma hederacea</i>	0,1			0,5
<i>Heracleum sibiricum</i>			0,5	1
<i>Knautia arvensis</i>			1	
<i>Lysimachia nummularia</i>		0,2		
<i>L. vulgaris</i>		5		
<i>Rumex acetosa</i>			0,5	
<i>Seseli libanotis</i>			6	
<i>Tanacetum vulgare</i>			0,5	
<i>Urtica dioica</i>	20	7		4
<i>Veronica chamaedrys</i>			2	
Доминант	<b><i>Impatiens glandulifera</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Сероольшаник, первая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70512°, E36,74283°	Сероольшаник, первая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70514°, E36,74298°	Рудеральная растительность у тропинки, вторая надпойменная терраса. N55,69950°, E36,73356°	Рудеральная растительность у тропинки, вторая надпойменная терраса. N55,69950°, E36,73356°
	Число видов на площадке			
	21	13	15	14
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Acer platanoides</i> (подрост)	0,2		7	
<i>Aegopodium podagraria</i>			25	8
<i>Anthriscus sylvestris</i>	15	3	15	0,2

<i>Arctium lappa</i>			0,7	
<i>Bromopsis inermis</i>	1,5			
<i>Cirsium oleracium</i>	5			
<i>Deschampsia cespitosa</i>				0,3
<i>Equisetum sylvaticum</i>	1			
<i>Festuca gigantea</i>			2	
<i>Filipendula ulmaria</i>		5		
<i>Galeobdolon luteum</i>				0,2
<i>Galeopsis speciosa</i>	0,1			0,1
<i>Galium aparine</i>		1		
<i>Geranium pratense</i>			0,05	10
<i>Geum rivale</i>	2	10		
<i>Geum urbanum</i>			5	
<i>Glechoma hederacea</i>	2	0,2		
<i>Impatiens glandulifera</i>	40	50	40	50
<i>I. noli-tangere</i>	0,8			0,2
<i>I. parviflora</i>	0,5			
<i>Lamium album</i>	1			
<i>L. maculatum</i>		10		
<i>Oxalis acetosella</i>				0,1
<i>Poa trivialis</i>		1		
<i>Plantago major</i>	1,5		8	
<i>Poa pratensis</i>	25			
<i>P. trivialis</i>		1		
<i>Ranunculus cassubicus</i>	1,5			
<i>R. repens</i>			1,5	0,3
<i>Rumex confertus</i>	5	2		5
<i>Stachys sylvatica</i>			15	
<i>Stellaria media</i>	1		4	
<i>Stellaria nemorum</i>	0,1	1		
<i>Taraxacum officinale</i>			12	1
<i>Tilia cordata</i> (подрост)			0,2	0,1
<i>Tussilago farfara</i>	0,7			
<i>Urtica dioica</i>	20	15	0,8	4
<i>Veronica beccabunga</i>		0,3		
<i>Veronica officinalis</i>	0,1			
Доминант	<b><i>Bromopsis inermis</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,69968°, E36,71714°	Разнотравно- злаковый луг, центральная часть поймы, у тропинки. N55,69958°, E36,71707°	Разнотравно- злаковый луг, центральная часть поймы. N55,69850°, E36,71304°	Разнотравно- злаковый луг, центральная часть поймы. N55,70138°, E36,72154°
	Число видов на площадке			
	6	8	7	6
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Aegopodium podagraria</i>		3		
<i>Anthriscus sylvestris</i>			0,5	
<i>Bromopsis inermis</i>	92	95	86	75
<i>Cirsium arvense</i>	7			
<i>Elytrigia repens</i>	0,2		10	
<i>Equisetum pratense</i>		4		
<i>Galium aparine</i>		0,5	0,3	
<i>Glechoma hederacea</i>			11	
<i>Heracleum sibiricum</i>			0,5	
<i>Humulus lupulus</i>				7
<i>Poa palustris</i>				3

<i>P. pratensis</i>	1,5			
<i>Ranunculus repens</i>	0,5			
<i>Sonchus</i> sp.		0,5		
<i>Stellaria nemorum</i>		0,1		
<i>Taraxacum officinale</i>				3
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>				8
<i>Urtica dioica</i>	20	30	20	30
<i>Vicia sepium</i>		0,2		
Доминант	<b><i>Pteridium aquilinum</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Березняк с сосной орляковый, водораздел. N55,69168°, E36,72927°	Сосняк с берёзой и рябиной орляковый, третья надпойменная терраса. N55,69204°, E36,72924°	Ельник с сосной орляковый, вторая надпойменная терраса. N55,69146°, E36,73036°	Ельник с берёзой орляковый, третья надпойменная терраса. N55,69315°, E36,72976°
	Число видов на площадке			
	12	13	14	17
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Ajuga reptans</i>			0,5	0,5
<i>Asarum europaeum</i>	0,3	2	0,5	2
<i>Carex canescens</i>				1
<i>C. pilosa</i>		1		
<i>Convallaria majalis</i>	5	3	20	30
<i>Daphne mezereum</i>	0,5			
<i>Deschampsia cespitosa</i>			0,2	
<i>Dryopteris carthusiana</i>		6		
<i>Fragaria vesca</i>	1	0,5	3	7
<i>Galeobdolon luteum</i>		7	5	3
<i>Galeopsis speciosa</i>		3		
<i>Hypericum maculatum</i>	0,05			0,3
<i>Impatiens parviflora</i>				2
<i>Luzula pilosa</i>			1	
<i>Maianthemum bifolium</i>		1,5	1	3
<i>Melampyrum pratense</i>				0,5
<i>Oxalis acetosella</i>	1	20	25	11
<i>Pteridium aquilinum</i>	80	98	75	75
<i>Rubus saxatilis</i>	2		0,5	8
<i>Salix caprea</i> ( подро́ст)		1		
<i>Solidago virgaurea</i>	0,5			
<i>Sorbus aucuparia</i>			1	0,1
<i>Stellaria holostea</i>	40	5	4	2
<i>Trientalis europaea</i>		2	1	0,4
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,2			
<i>Viola mirabilis</i>	0,2			0,2
Доминант	<b><i>Lunaria rediviva</i></b>			
	Номера площадок			
	№1	№2	№3	№4
	Общие сведения			
	Кленово-еловый лес, вторая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70036°, E36,72365°	Кленово-еловый лес, вторая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70032°, E36,72400°	Кленово-еловый лес, вторая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70128°, E36,72181°	Кленовый лес с елью, вторая надпойменная терраса, у тропинки. N55,70068°, E36,72168°
	Число видов на площадке			
	5	7	8	7
Виды	Проективное покрытие, %			
<i>Acer platanoides</i>	5	1	0,1	2

<i>Aegopodium podagraria</i>	7,5	2	15	
<i>Asarum europaeum</i>	0,7		0,3	1
<i>Chelidonium majus</i>		0,05		
<i>Galeobdolon luteum</i>		0,5	8	
<i>Geranium sylvaticum</i>		0,5		
<i>Geum rivale</i>			0,4	
<i>Impatiens parviflora</i>				1
<i>Lunaria rediviva</i>	95	99	77	65
<i>Padus avium</i>				12
<i>Tilia cordata</i> (всходы)	0,1	0,1		0,1
<i>Urtica dioica</i>			10	
<i>Quercus robur</i> (подрост)			3,5	
<i>Vinca minor</i>				0,05

Более низкое участие инвазионного доминанта и наличие субдоминантов способствовали сохранению разнообразного фитоценоза даже в условиях инвазии. В то же время, некоторые виды были склонны к абсолютному доминированию – образованию монодоминантных зарослей. В особенности это характерно для *Lunaria rediviva*, образующего проективное покрытие до 99%, в несколько меньшей степени – для *Bromopsis inermis*, *Bunias orientalis*, *Lupinus polyphyllus*, *Pteridium aquilinum*. Среди особенностей, общих для таких видов, можно выделить конкурентно-рудеральную эколого-ценотическую стратегию по Грайму на основании морфологических показателей (Ulanova et al., 2020), так, для этих видов характерен интенсивный рост вегетирующего побега, широкие листья. Виды с конкурентно-рудеральной стратегией и подобными морфологическими признаками обладают низкой стресс-толерантностью и занимают наиболее благоприятные для произрастания условия, где самые высокие энергетические затраты идут на вегетативное разрастание и образование спор либо семян, что позволяет им поддерживать высокую численность.

Наибольшее разнообразие видов наблюдалось на площадках с доминированием *Impatiens glandulifera* (13–21 видов, в среднем  $15,75 \pm 1,80$ ) и *Arrhenatherum elatius* (13–18 видов, в среднем  $15,5 \pm 1,04$ ); наименьшее разнообразие – на площадках с доминированием *Lunaria rediviva* (5–8 видов, в среднем  $6,75 \pm 0,63$ ) и *Bromopsis inermis* (6–8 видов, в среднем  $6,75 \pm 0,48$ ) (рис. 2). В целом, на площадках с аборигенными доминантами индекс Шеннона несколько выше (табл. 2).

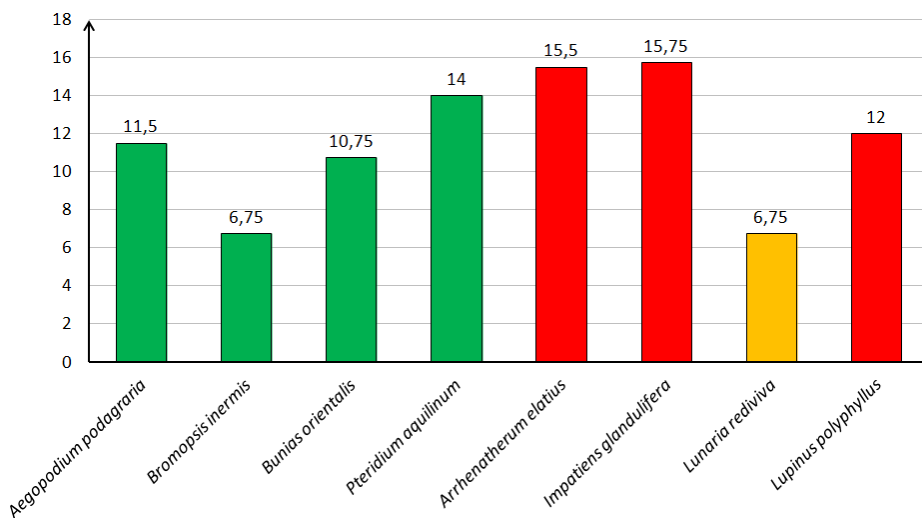


Рис. 2. Среднее видовое разнообразие на площадках с разными доминантными видами.

Fig. 2. Average species diversity at plots with different dominant species.

Parameters of sample plots with different dominant species

Статус вида-доминанта	Вид-доминант	ПП вида-доминанта, %	Индекс Шеннона	Фитомасса укоса, г
Аборигенный	<i>Aegopodium podagraria</i>	60–75 70±3,5	0,9–1,4 1,1±0,1	10,9–40 21,8±9,2
	<i>Bromopsis inermis</i>	75–95 87±4,4	0,7–1,4 0,9±0,2	52–74,7 61,1±6,9
	<i>Bunias orientalis</i>	50–90 66,3±8,5	1,2–1,7 1,4±0,1	28,4–104,2 64,8±21,9
	<i>Pteridium aquilinum</i>	75–98 82±5,5	0,94–1,81 1,4±0,2	20,7–45,8 30,47±7,8
Аборигенный вид для региона, но интродуцирован на ЗБС МГУ	<i>Lunaria rediviva</i>	65–99 84±7,9	0,2–1,1 0,6±0,2	39,9–120,8 82,9±23,5
Чужеродный	<i>Arrhenatherum elatius</i>	40–80 55±9,6	1,10–1,52 1,3±0,1	29,4–56,3 38,8±8,8
	<i>Impatiens glandulifera</i>	40–50 45±2,9	1,20–2,43 1,9±0,3	20–28,1 22,9±2,6
Инвазионный, включён в «Топ-100» инвазионных видов России	<i>Lupinus polyphyllus</i>	70–90 84,8±4,9	0,6–1,1 0,9±0,1	74,7–177,7 116,7±31,2

Однако следует заметить, что способность доминантного вида к образованию сплошного покрытия вносит больший вклад в видовое разнообразие сообщества, чем его происхождение. Кроме того, именно среди чужеродных видов выявлены наиболее спорадичные (*Impatiens glandulifera* и *Arrhenatherum elatius*), что может объясняться меньшей освоенностью ими исследованных местообитаний. Подобное явление может наблюдаться в тех фитоценозах, где условия окружающей среды не достигают оптимальных для интродуцентов. В частности, для *Impatiens glandulifera* характерно произрастание в условиях высокой влажности, вплоть до заселения сырых, плохо аэрируемых почв, а потому этот вид плохо распространяется в сухих и жарких условиях, установившихся на биостанции в период проведения исследования.

При этом в целом при одинаковом проективном покрытии чужеродные виды демонстрируют более высокую степень подавления видового разнообразия, нежели аборигенные. Этот феномен связывается с тем, что виды, новые для экосистемы, лишены тех сдерживающих факторов, которые лимитируют численность и биомассу аборигенных видов, например, специфичных патогенов и фитофагов, а также конкурентов среди местной флоры, коэволюционно адаптированных под биологические особенности интродуцента.

Стоит отметить, что аборигенный злак *Bromopsis inermis* создает практически монодоминантные сообщества (с самой низкой численностью видов из всех нами изученных), что совпадает с аналогичными исследованиями, проведёнными ботаниками в Центральной Европе, где похожей стратегией отличается *Calamagrostis epigejos* (Hejda et al., 2021). Такое сильное доминирование местных трав скорее всего связано с небольшим количеством инвазионных доминантов в исследуемом регионе.

Фитомасса же сообщества не связана ни с его видовым разнообразием, ни с проективным покрытием доминантного вида (рис. 3). По всей вероятности, она в существенной степени зависит от биологических особенностей каждого вида, попадающего в укосы, в том числе их апикальный и интеркалярный рост. В связи с этим, на наш взгляд, именно проективное покрытие более точно отражает влияние вида на фиторазнообразие.

*Arrhenatherum elatius*, чужеродный вид, не входящий в списки самых агрессивных инвазионных видов региона, не обладает высоким инвазионным потенциалом и не оказывает существенного влияния на биоразнообразие сообществ, несмотря на то, что за последние несколько десятилетий площадь его произрастания на биостанции значительно увеличилась. Аборигенный для региона, но интродуцированный на биостанции вид *Lunaria rediviva* за несколько десятилетий занял огромные территории, на площадках с его доминированием отмечено крайне низкое



видовое разнообразие, и вид, хотя и является аборигенным, проявляет себя как инвазионные растения, расширяя свой ареал и подавляя биоразнообразие. Однако так как *L. rediviva* является чужеродным только для территории биостанции, а не для Московской области и тем более не для средней полосы России, говорить о его инвазионном потенциале неправомерно и можно лишь сказать о том, что его интродукция в других регионах не рекомендуется.

Из инвазионных видов наибольшую угрозу представляет *Lupinus polyphyllus*, для фитоценозов с преобладанием которого характерен низкий индекс Шеннона и в среднем невысокое видовое разнообразие (рис. 2, табл. 2).

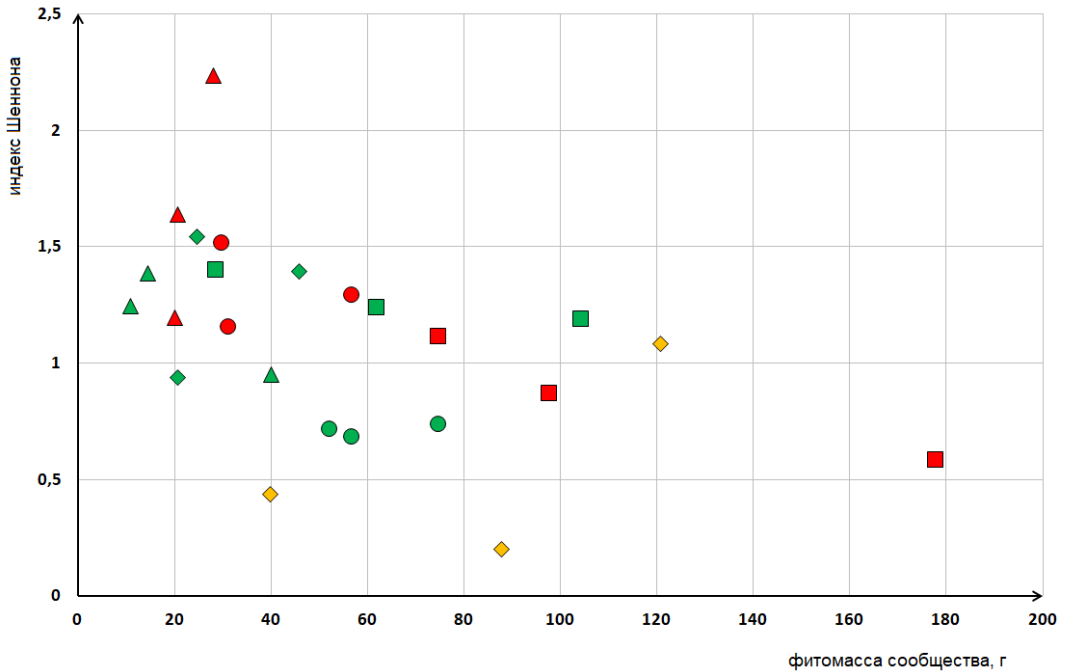


Рис. 3. Взаимосвязь фитомассы сообщества с индексом Шеннона. Обозначения видов совпадают с указанными на рис. 1.

Fig. 3. Relationship between community phytomass with Shannon index. The species designations are the same as in fig. 1.

### Заключение

Доминантные виды оказывают угнетающее воздействие на биоразнообразие фитоценозов, причём наименьшая видовая насыщенность характерна для сообществ с высоким проективным покрытием доминантного вида, в то время как его наземная биомасса не оказывает существенного воздействия на разнообразие.

Два чужеродных вида, не включенных в региональные списки инвазионных таксонов, *Arrhenatherum elatius* и *Lunaria rediviva*, обладают разным инвазионным потенциалом (*A. elatius* не оказывает существенного влияния на биоразнообразие, а *L. rediviva*, интродуцированный на биостанции, но аборигенный в регионе и являющийся чужеродным на биостанции только относительно, значительно подавляет его). В то же время *Bromopsis inermis*, представитель аборигенной флоры, также склонен к подавлению биоразнообразия в фитоценозе.

В целом, чужеродные виды склонны к большему снижению биоразнообразия в сравнении с аборигенными, однако определяющим фактором является способность вида к образованию монодоминантного сообщества с высоким проективным покрытием. Из изученных чужеродных видов снижению биоразнообразия в фитоценозах сильнее всего способствовал *Lupinus polyphyllus*.

Авторы благодарят К. Б. Попову (Московский государственный университет, Россия) за помощь в организации исследования. Работа выполнена в рамках госзадания № 122042600141-3.

## Список литературы

Carey M. P., Sanderson B. L., Barnas K. A., Olden J. D. 2012. Native invaders: challenges for science, management, policy, and society // *Frontiers in Ecology and the Environment*. V. 7. P. 373–381.

Davis M., Chew M. K., Hobbs R. J., Lugo A. E., Ewell J. J., Vermeij G. J., Brown J. H., Rosenzweig M. I., Gardner M. R., Carroll S. P., Thompson K., Pickett S. T. A., Stromberg J. C., Del Tredici P., Suding K. N., Ehrenfeld J. G., Grime J. P., Mascaro J., Briggs J. C. 2011. Don't judge species on their origins // *Nature*. V. 474. P. 153–154.

[Dgebuadze et al.] Дгебуадзе Ю. Ю., Петросян В. Г., Хляп Л. А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП–100). М.: Тов. науч. изд. КМК. 688 с.

Galkina M. A., Vinogradova Yu. K., Zelenkova V. N., Vasilyeva N. V., Tkacheva E. V., Shelepova O. V. 2022. Initial stage of formation of spontaneous invasive populations of Garden Lupine (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) at the northern limit of its secondary distribution range in the Veps Forest Nature Park // *Agronomy*. №12. P. 2466.

Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *Journ. Ecol.* V. 97. P. 393–403.

Hejda M., Kutlvašr J., Šádlo J., Petřík P. 2021. Impact of invasive and native dominants on species richness and diversity of plant communities // *Preslia*. V. 93. P. 181–201.

[Kiseleva et al.] Киселева К. В., Майоров С. Р., Новиков В. С. 2010. Флора средней полосы России: Атлас-определитель. М.: ЗАО «Фитон+». 544 с.

[Krasnaia...] Красная книга Московской области. Растения. URL: [https://cicon.ru/lunaria\\_rediviva.html](https://cicon.ru/lunaria_rediviva.html). Дата обращения: 22.06.2023.

[Maevskii] Маевский П. Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е исп. и доп. изд. М.: Тов. науч. изд. КМК. 635 с.

McGeoch M. A., Butchart S. H. M., Spear D., Marais E., Kleynhans E. J., Symes A., Chanson J., Hoffmann M. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses // *Diversity and Distributions*. V. 16. P. 95–108.

[Morožova, Tishkov] Морозова О. В., Тишков А. А. 2021. Чужеродные виды растений российской Арктики: пространственное разнообразие, коридоры и локальные инвазии // *Российский Журн. Биол. Инвазий*. № 3. С. 50–62.

[Pavlov et al.] Павлов В. Н., Работнов Т. А., Тихомиров В. Н. 1990. Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М.: Изд. Московского ун-та. 270 с.

Pyšek P., Bacher S., Kühn I., Novoa A., Catford J., Hulme P. E., Pergl J., Richardson D. M., Wilson J. R. U., Blackburn T. M. 2020. Macroecological Framework for Invasive Aliens (MAFIA): disentangling large-scale context-dependence in biological invasions // *NeoBiota*. 62. P. 407–467.

[Работнов] Работнов Т. А. 1974. Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М.: Изд. Московского ун-та. 216 с.

[Работнов] Работнов Т. А. 1980. Биологическая флора Московской области. Вып. 5. М.: Изд. Московского ун-та. 192 с.

[Tokhtar et al., 2008] Тохтарь В. К., Грошенко С. А. 2008. Глобальные инвазии адвентивных видов растений: проблемы и перспективы исследований // *Научн. ведомости Белгородского гос. ун-та. Сер. Естественные науки*. № 7 (47). С. 50–54.

[Ulanova et al.] Уланова Н. Г., Жмылёв П. Ю., Елумеева Т. Г., Федосов В. Э. 2020. Методы анализа флористического состава растительных сообществ. Учебное пособие. М.: МАКС Пресс. 116 с.

[Vinogradova et al.] Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. 2010. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос. 512 с.

## References

Carey M. P., Sanderson B. L., Barnas K. A., Olden J. D. 2012. Native invaders: challenges for science, management, policy, and society // *Frontiers in Ecology and the Environment*. V. 7. P. 373–381.

Davis M., Chew M. K., Hobbs R. J., Lugo A. E., Ewell J. J., Vermeij G. J., Brown J. H., Rosenzweig M. I., Gardner M. R., Carroll S. P., Thompson K., Pickett S. T. A., Stromberg J. C., Del Tredici P., Suding K. N., Ehrenfeld J. G., Grime J. P., Mascaro J., Briggs J. C. 2011. Don't judge species on their origins // *Nature*. V. 474. P. 153–154.

Dgebuadze Yu. Yu., Petrosyan V. G., Khlyap L. A. 2018. Samey opasnyye invazionnyye vidy Rossii [The most dangerous invasive species of Russia (Top–100)]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 688 p. (*In Russian*)

Galkina M. A., Vinogradova Yu. K., Zelenkova V. N., Vasilyeva N. V., Tkacheva E. V., Shelepova O. V. 2022. Initial stage of formation of spontaneous invasive populations of Garden Lupine (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) at the northern limit of its secondary distribution range in the Veps Forest Nature Park // *Agronomy*. №12. P. 2466.

Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *Journ. Ecol.* V. 97. P. 393–403.

Hejda M., Kutlvašr J., Šádlo J., Petřík P. 2021. Impact of invasive and native dominants on species richness and diversity of plant communities // *Preslia*. V. 93. P. 181–201.

Kiseleva K. V., Mayorov S. R., Novikov V. S. 2010. Flora sredney polosy Rossii: Atlas-opredelitel [Flora of Middle Russia: Atlas definer]. Moscow: ЗАО «Фитон+». 544 p. (*In Russian*)

Krasnaia kniga Moskovskoy oblasti. Rasteniya [Red Data Book of Moscow Oblast. Plants]. URL: [https://cicon.ru/lunaria\\_rediviva.html](https://cicon.ru/lunaria_rediviva.html). Date of Access: 22.06.2023. (*In Russian*)

- Maevskii P. F.* 2014. Flora sredney polosy evropejskoy chasti Rossii [Flora of Middle Russia] 11-e ispr. i dop. izd. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 635 p. (In Russian)
- McGeoch M. A., Butchart S. H. M., Spear D., Marais E., Kleynhans E. J., Symes A., Chanson J., Hoffmann M.* 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses // *Diversity and Distributions*. V. 16. P. 95–108.
- Morozova O. V., Tishkov A. A.* 2021. Chuzherodnye vidy rasteniy rossiysskoy Arktiki: prostranstvennoe raznoobrazie, koridory i lokalnye invazii [Alien plants of Russian Arctic: territorial diversity, corridors and local invasions] // *Russian Journ. of Biol. Invasions*. № 3. P. 50–62. (In Russian)
- Pavlov V. N., Rabonnov T. A., Tikhomirov V. N.* 1990. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti [Biological flora of Moscow Oblast]. Vyp. 8. Moscow: Izd. Moskovskogo un-ta. 270 p. (In Russian)
- Pyšek P., Bacher S., Kühn I., Novoa A., Catford J., Hulme P. E., Pergl J., Richardson D. M., Wilson J. R. U., Blackburn T. M.* 2020. Macroecological Framework for Invasive Aliens (MAFIA): disentangling large-scale context-dependence in biological invasions // *NeoBiota*. 62. P. 407–467.
- Rabonnov T. A.* 1974. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti [Biological flora of Moscow Oblast]. Vyp. 1. Moscow: Izd. Moskovskogo un-ta. 216 p. (In Russian)
- Rabonnov T. A.* 1980. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti [Biological flora of Moscow Oblast]. Vyp. 5. Moscow: Izd. Moskovskogo un-ta. 192 p. (In Russian)
- Tokhtar V. K., Groshenko S. A.* 2008. Globalnye invazii adventivnykh vidov rasteniy: problem i perspektivy issledovaniy [Global invasions of adventives plant species: problems and perspectives of research] // *Nauch. vedomosti Belgorodskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennye nauki*. № 7 (47). P. 50–54. (In Russian)
- Ulanova N. G., Zhmylev P. Yu., Elumeeva T. G., Fedosov V. E.* 2020. Metody analiza floristicheskogo sostava rastitelnykh soobschestv [The methods of analysis of floristical composition of plant communities]. Uchebnoe posobie [Education book]. Moscow: MAKSPress. 116 p. (In Russian)
- Vinogradova Yu. K., Mayorov S. R., Khorun L. V.* 2010. Chernaya kniga flory Sredney Rossii [Black Data Book of Middle Russia]. Moscow: Geos. 512 p. (In Russian)

## Сведения об авторах

### **Гетманов Степан Романович**

студент биологического факультета  
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова», Москва  
E-mail: stevenget04@gmail.com

### **Иматович София Всеволодовна**

студент биологического факультета  
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова», Москва  
E-mail: sarcoscyphushka@gmail.com

### **Травникова Анастасия Олеговна**

студент биологического факультета  
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова», Москва  
E-mail: nastatra@gmail.com

### **Трушина Анастасия Романовна**

студент биологического факультета  
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова», Москва  
E-mail: trushina.ar@gmail.com

### **Уварова Екатерина Михайловна**

студент биологического факультета  
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова», Москва  
E-mail: katia.uvarova.pochta@gmail.com

### **Галкина Мария Андреевна**

к. б. н., н. с. лаборатории молекулярной систематики растений  
ФГБУН Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН, Москва  
E-mail: mawa.galkina@gmail.com

### **Getmanov Stepan Romanovich**

student of Faculty of Biology  
Lomonosov Moscow State University, Moscow  
E-mail: stevenget04@gmail.com

### **Imatovich Sofia Vsevolodovna**

student of Faculty of Biology  
Lomonosov Moscow State University, Moscow  
E-mail: sarcoscyphushka@gmail.com

### **Travnikova Anastasia Olegovna**

student of Faculty of Biology  
Lomonosov Moscow State University, Moscow  
E-mail: nastatra@gmail.com

### **Trushina Anastasia Romanovna**

student of Faculty of Biology  
Lomonosov Moscow State University, Moscow  
E-mail: trushina.ar@gmail.com

### **Uvarova Ekaterina Mikhailovna**

student of Faculty of Biology  
Lomonosov Moscow State University, Moscow  
E-mail: katia.uvarova.pochta@gmail.com

### **Galkina Maria Andreevna**

Ph. D. in Biological Sciences,  
Researcher of the laboratory of Molecular Systematics of Plants  
Main Botanical Garden RAS named after N. V. Tsitsin, Moscow  
E-mail: mawa.galkina@gmail.com

---

## ГЕОБОТАНИКА

---

УДК 581.526.53+912.43

### ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЮГО-ВОСТОЧНЫХ ПРЕДГОРИЙ БАТЕНЁВСКОГО КРЯЖА

© А. В. Ларионов  
A. V. Larionov

Spatial organization of plant communities of the southeastern foothills of the Batenevsky ridge

ФГБОУ ВО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова»,  
655017, Республика Хакасия, г. Абакан, ул. Ленина, д. 92.  
Тел.: +7 (3902) 22-21-63 (дон. 25), e-mail: larionovalexey000@yandex.ru

Аннотация. Представлены результаты изучения закономерностей формирования разнообразия растительности юго-восточных предгорий Батенёвского кряжа, который расположен в умеренно сухих климатических условиях на стыке северной части Южно-Минусинской котловины и северных отрогов Батенёвского кряжа. Растительность модельного полигона представлена одним классом лесов: *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* с 1 ассоциацией (*Adenophoro-Laricetum*) и двумя степными классами: *Festuco-Brometea* с 2 ассоциациями (*Bupleuro-Helictotrichetum* и *Artemisio-Caricetum*) и *Cleistogenetea squarrosae* с 2 ассоциациями (*Androsaco-Caricetum* и *Androsaco-Helictotrichetum*). В распределении растительных сообществ выделяются два микропоясных ряда. Ряд южных сухих склонов начинают крупнодерновинные овсецово-ковыльные степи асс. *Artemisio-Caricetum* у подножий, которые замещаются на сочетания сухих мелкодерновинно-злаковых асс. *Youngio-Agrophyretum* и злаково-осоковых степей с криофитами асс. *Androsaco-Caricetum*. Микропоясный ряд теневых склонов представлен перистоковыльными луговыми степями асс. *Bupleuro-Helictotrichetum* и их комбинациями с петрофитными луговыми разнотравными степями асс. *Androsaco-Helictotrichetum* у подножий и в средней части склона, в верхней части формируются микрокомбинации луговых степей асс. *Bupleuro-Helictotrichetum* и березово-лиственничных лесов асс. *Adenophoro-Laricetum*. На основе дешифрирования космических снимков Sentinel-2 создана крупномасштабная картографическая модель пространственной организации сообществ лесостепного пояса юго-восточных предгорий Батенёвского кряжа.

Ключевые слова: растительность, горная лесостепь, Хакасия, Батенёвский кряж, пространственная организация, картография.

Abstract. The results of studying the patterns of vegetation diversity formation in the southeastern foothills of the Batenevsky ridge, which is located in moderately dry climatic conditions at the junction of the northern part of the Yuzhno-Minusinsk basin and the northern spurs of the Batenevsky Ridge, are presented. The vegetation of the model polygon is represented by one class of forests: *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* with 1 association (*Adenophoro-Laricetum*) and two steppe classes: *Festuco-Brometea* with 2 associations (*Bupleuro-Helictotrichetum* and *Artemisio-Caricetum*) and *Cleistogenetea squarrosae* with 2 associations (*Androsaco-Caricetum* and *Androsaco-Helictotrichetum*). In the distribution of plant communities, two micro-belt series are distinguished. A number of southern dry slopes begin large-grain oatmeal-grass steppes *Artemisio-Caricetum* at the foot, which are replaced by a combination of dry small-grain cereals *Youngio-Agrophyretum* and grass-sedge steppes with cryophytes *Androsaco-Caricetum*. The micro-belt series of shadow slopes is represented by pinnaled meadow steppes *Bupleuro-Helictotrichetum* and their combinations with petrophytic meadow grass steppes *Androsaco-Helictotrichetum* at the foot and in the middle part of the slope, micro-combinations of meadow steppes *Bupleuro-Helictotrichetum* and birch-larch forests *Adenophoro-Laricetum* are formed in the upper part. With the help of decoding Sentinel-2 satellite images, a large-scale cartographic model of the spatial organization of communities of the forest-steppe belt of the southeastern foothills of the Batenevsky ridge was created.

Keywords: vegetation of the mountain forest-steppe, Khakassia, spatial organization, cartography.

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-67-75

## Введение

Растительность лесостепного пояса Хакасии отличается высоким фитоценотическим разнообразием из-за формирования на стыке нескольких крупных, сильно отличающихся по рельефу и климату горных систем: Минусинской котловины, Западного Саяна и Кузнецкого Алатау. В более гумидных областях Батенёвского кряжа распространены луговые евросибирские степи класса *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947 и гемибореальные лиственничные и берёзовые леса класса *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* Egmakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991. Северные предгорья Минусинской котловины покрыты преимущественно восточносибирскими степями класса *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1992. В области контакта северной части котловины и южных предгорий Батенёвского кряжа распространены переходные сообщества, которые сочетают в себе признаки евросибирских и восточноазиатских степей, а среди петрофитных сообществ распространены степи с криофитами, сформировавшиеся в плейстоцене (Lavrenko et al., 1991; Larionov et al., 2015; Makunina, 2006).

Особенности пространственной организации сообществ лесостепного пояса в области контакта Минусинской котловины и Батенёвского кряжа описаны недостаточно полно. Существуют карты растительности Хакасии 1970-х годов: среднемасштабная «Карта растительности Хакасской автономной области» (1 : 300000), а также серия крупномасштабных (1 : 25000) карт растительности создана А. В. Куминовой с соавторами. Крупномасштабное картографирование восстановленной степной растительности в южной части Минусинской котловины проведено В. Г. Волковой (Volkova, 1983). Пространственная структура растительности изучалась в Июсо-Ширинской котловине Н. И. Макуниной и Н. В. Игай (Makunina, Igai, 2011), М. А. Поляковой и Н. Б. Ермаковым (Polyakova, Egmakov, 2019). При этом пространственная структура растительности лесостепного пояса Батенёвского кряжа не изучена.

Цель исследования – изучение закономерностей пространственной организации и картографирование естественной растительности горностепного пояса юго-восточных предгорий Батенёвского кряжа на ключевом полигоне, расположенном в бассейне р. Биджа с использованием данных дистанционного зондирования.

**Географическое положение и природные условия.** Батенёвский кряж является восточной частью Кузнецкого Алатау (рис. 1). Он расположен между 89°55' и 91°00' в. д., делит Минусинскую котловину на Южно-Минусинскую и Сыдо-Ербинскую (Северо-Минусинскую) впадины. Максимальная высота кряжа – 1266 м. Рельеф среднегорный. Хребты сложены серыми известняками, доломитами, туфами, сланцами (Rastitel'nyi..., 1976; Mistryukov, 1991).

С юга Батенёвский кряж граничит с Южно-Минусинской котловиной и вместе с основной более высокой частью хребта Кузнецкого Алатау перехватывает основное количество осадков, поступающих с Запада. В результате проявления эффектов «дождевого барьера» и «дождевой тени» условия на хребтах Батенёвского кряжа более влажные, чем в прилегающей к нему с юга Южно-Минусинской котловине. Южная и западная части района исследования характеризуются семиаридными условиями. Восточная и северная – гораздо более влажные и входят в семигумидный климатический сектор. Восточные отроги испытывают увлажняющее влияние со стороны Красноярского водохранилища (Polikarpov et al., 1986).

Модельный полигон «Биджа» расположен в юго-восточной части Батенёвского кряжа. Климатические условия здесь умеренно влажные. Среднегодовое количество осадков 437–475 мм в год, что больше, чем на прилегающей территории Южно-Минусинской котловины (375–443 мм). Климат резко континентальный с холодной зимой и жарким летом. Средняя температура тёплого периода (май–сентябрь) колеблется от 14,3 до 15,2°C, холодного (ноябрь–март) – от –15,7 до –16,2°C (Fick et al., 2017). В 2022–2023 гг. в регионе были сильные пожары, из-за чего крупные участки леса и степей выгорели.

Почвы северных пологих склонов представлены дерново-подзолистыми серыми, на южных сменяются малоразвитыми дресвянистыми почвами с выходами коренной породы. По шлейфам подножий склонов формируются маломощные южные и обыкновенные чернозёмы, которые по большей части распаханы (Rastitel'nyi..., 1976). На южной границе полигона протекает р. Биджа.

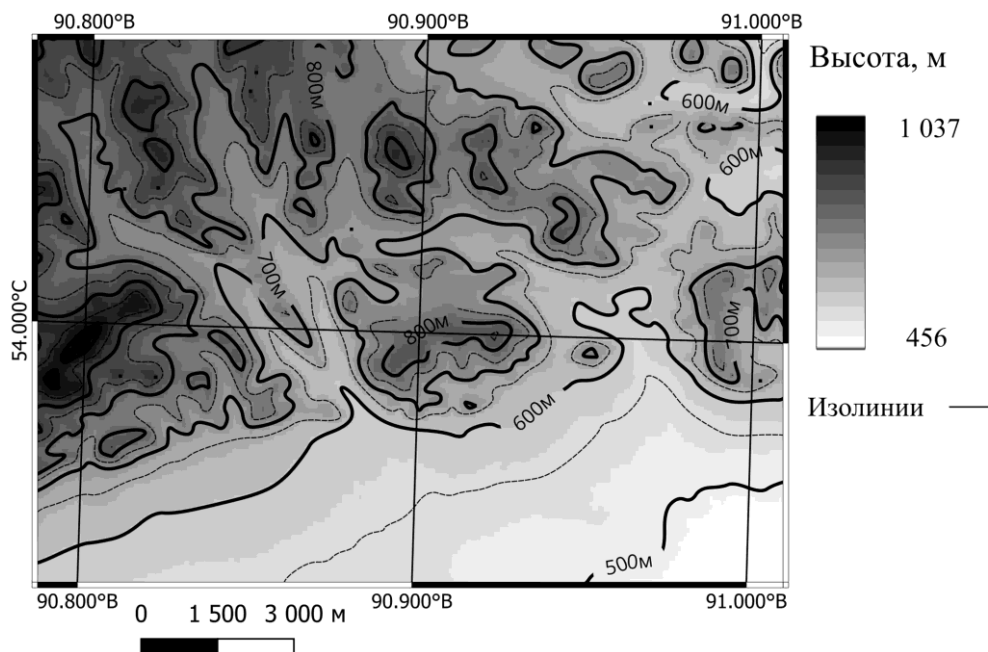


Рис. 1. Картограмма ключевого полигона исследования, построена по данным Shuttle radar topographic mission (SRTM).

Fig. 1. The cartographic diagram of the key research polygon, built according to the data of the Shuttle radar topographical mission (SRTM).

### Объекты и методы исследования

Исследование проводилось на территории Усть-Абаканского р-на Республики Хакасия. Было использовано 48 полных геоботанических описаний, собранных в ходе полевых работ 2013–2023 гг. Описания выполнены по стандартной методике на площадках 100 м<sup>2</sup> для травяных сообществ и 200 м<sup>2</sup> – для лесных (Polevaia..., 1964). Из геоботанических описаний создана база данных в программе TURBOVEG (Hennekens, 1996). Классификация проведена методом Ж. Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1973); обработка таблиц выполнена с использованием программы JUICE 7.0 (Tichý, 2002). Определение ведущих экологических факторов, обуславливающих разнообразие и пространственную организацию растительности, выполнено методом DCA-ординации (Detrended Correspondence Analysis, оси 1 и 2) в пакете DECORANA (Hill, 1979).

Изучение пространственной организации растительности ключевого полигона осуществлено с использованием мультиспектральных снимков, полученных со спутников Sentinel-2 (разрешение – 10 м). Для дешифрирования снимков использовалась программа ECCA, построение картосхем проведено в QGIS 3.32.

Названия растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Cherapanov, 1995).

### Результаты и обсуждение

**Результаты классификации.** При классификации растительных сообществ ключевого полигона методом Ж. Браун-Бланке было выявлено, что разнообразие растительности лесостепного пояса представлено тремя классами: *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* (континентальные мелколиственно-светлохвойные смешанные травяные леса Южной Сибири), *Cleistogenetea squarrosae* (центральноазиатские степи) и *Festuco–Brometea* (степи европейско-сибирского типа).

## Перечень синтаксонов растительности

Класс *Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991  
 Порядок *Carici macrourae–Pinetalia sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991  
 Союз *Vicio unijugae–Pinion sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991  
 Асс. *Adenophoro lamarcki–Laricetum sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 2000

Класс *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Порядок *Stipetalia sibiricae* Arbuzova et Zhitlukhina ex Korolyuk et Makunina 2001  
 Союз *Aconito barbati–Poion transbaicalicae* Korolyuk et Makunina 2001  
 Асс. *Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertori* Makunina in Korolyuk et Makunina 2001  
 Субасс. *Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertori typicum* Makunina in Korolyuk et Makunina 2001  
 Субасс. *Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertori stipetosum capillatae* Makunina 2006 prov.  
 Союз *Veronico incanae–Helictotrichion desertori* Korolyuk 2010  
 Подсоюз *Veronico incanae–Helictotrichenion desertori* Korolyuk et Makunina 2006  
 Асс. *Artemisio glaucae–Caricetum pediformis* Makunina 2006

Класс *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1992

Порядок *Festucetalia lenensis* Mirkin in Gogoleva et al. 1987  
 Союз *Eritrichio pectinati–Selaginellion sanguinolentae* Ermakov, Chytry et Valachovič 2006  
 Асс. *Youngio tenuifoliae–Agropyretum cristati* Makunina 2006  
 Асс. *Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis* Korolyuk et Makunina 1998  
 Асс. *Androsaco dasyphyllae–Helictotrichetum desertori* Larionov et al. 2015

Для определения роли ведущих экологических факторов в распределении сообществ была проведена DCA-ординация. На основании анализа соотношения экологических групп видов выявленных синтаксонов вдоль оси DCA1 чётко выражен экологический ряд замещения от непетрофитных сообществ к петрофитным степям. Крайнее левое положение (–0,5–1,0) занимают берёзово-лиственничные леса асс. *Adenophoro–Laricetum*. В центральном положении (0,0–3,5) расположены непетрофитные степи: луговые разнотравно-злаковые и перистоковыльные – асс. *Bupleuro–Helictotrichetum* и богаторазнотравные крупнодерновинные овсецово-ковыльные – асс. *Artemisio–Caricetum*. Правая часть (4,0–6,5) занята петрофитными сообществами асс. *Androsaco–Helictotrichetum*, *Youngio–Agropyretum* и *Androsaco–Caricetum*.

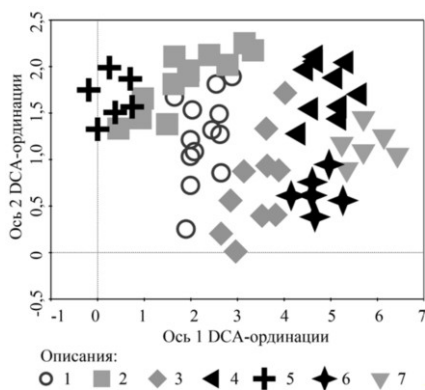


Рис. 2. Распределение растительных сообществ ключевого участка «Биджа» на осях 1, 2 DCA.

1 – субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum stipetosum capillatae*,  
 2 – субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum typicum*, 3 – асс. *Artemisio–Caricetum*, 4 – асс. *Androsaco–Helictotrichetum*, 5 – асс. *Adenophoro–Laricetum*, 6 – асс. *Youngio–Agropyretum*, 7 – асс. *Androsaco–Caricetum*.

Fig. 2. Distribution of plant communities of the key site «Bijah» on axes 1, 2 DCA.

1 – subass. *Bupleuro–Helictotrichetum stipetosum capillatae*,  
 2 – subass. *Bupleuro–Helictotrichetum typicum*, 3 – асс. *Artemisio–Caricetum*, 4 – асс. *Androsaco–Helictotrichetum*, 5 – асс. *Adenophoro–Laricetum*, 6 – асс. *Youngio–Agropyretum*, 7 – асс. *Androsaco–Caricetum*.

Данный экологический ряд замещения ценофлор вдоль оси DCA1 соответствует фактору плодородия-каменистости почв, а также отражает разделение сообществ на крупные эколого-географические группы, соответствующие классам растительности. В левом положении (–0,5–1,0) находятся континентальные мелколиственно-светлохвойные смешанные травяные леса класса *Brachypodio–Betuletea*, сменяющиеся западно-палеарктическими луговыми

степями класса *Festuco–Brometea* (0,0–3,5), а затем восточносибирско-центральноазиатскими степями класса *Cleistogenetea squarrosae* (2,5–7,0). Наличие в одном ландшафте ассоциаций разных географических типов связано с расположением района исследования на границе двух крупных геологических структур: Батенёвского кряжа, на котором преобладают степные сообщества евросибирского типа, и Минусинской котловины с выраженным доминированием центральноазиатских степей.

По оси DCA2 ординации наблюдаются два экологических ряда. Ведущим фактором выступает тепло-влажнообеспеченность субстрата. Первый ряд начинается с умеренно сухолюбивых сообществ ковыльно-овсецовых степей асс. *Artemisio–Caricetum* (0,0–1,0). Далее в диапазоне значений (0,5–1,7) сгруппированы умеренно влаголюбивые луговые степи субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum stipetosum capillatae*, которые сменяют более мезофитные перистоковыльные степи субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum typicum* (1,3–2,3) и связанные с ними берёзово-лиственничные леса асс. *Adenophoro–Laricetum* (1,3–2,2).

Второй экологический ряд соответствует распределению восточносибирско-центральноазиатских степей. Нижнее положение занимают умеренно сухолюбивые ковыльно-овсецовые степи асс. *Artemisio–Caricetum* (значения 0,0–1,0). Центральная часть оси занята сухими мелкодерновинными петрофитными степями асс. *Youngio–Agropyretum* (0,3–1,0) и злаково-осоково-разнотравными степями с криофитами асс. *Androsaco–Caricetum* (0,5–1,3). В верхней части оси расположены умеренно-влаголюбивые петрофитные луговые степи с криофитами асс. *Androsaco–Helictotrichetum* (1,2–2,2).

Результаты ординации отражают распределение сообществ в связи с ведущими экологическими факторами: условиями тепло-влажнообеспеченности, а также плодородия-каменистости почв на определённых формах рельефа.

**Картографирование пространственной структуры растительности.** В результате проведенного дешифрирования космических снимков Sentinel-2, анализа распространения сообществ в ландшафте, а также выявленных методом ординации экологических рядов сообществ создана картографическая модель пространственной организации разнообразия растительности ключевого полигона. Были выявлены фитоценохоры в ранге микрокомбинаций, каждая из которых отражает сочетания растительных сообществ в связи с рельефом, а также были определены контуры, представляющие отдельные типы степных сообществ ранга ассоциации (рис. 3). Профиль, отражающий закономерности формирования микрополюсов рядов по основным элементам рельефа изображён на рис. 4.

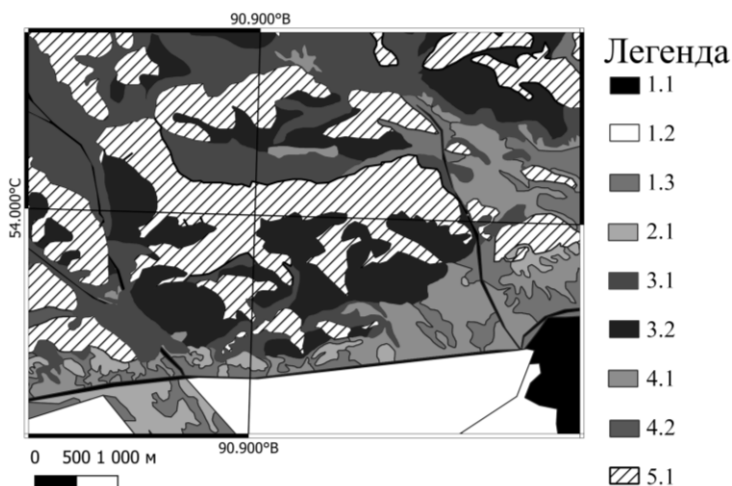


Рис. 3. Картографическая модель на основе дешифрированного снимка Sentinel-2 ключевого участка «Биджа».

Fig. 3. Cartographic model on the base of the decrypted Sentinel-2 image of the key site «Bijah».



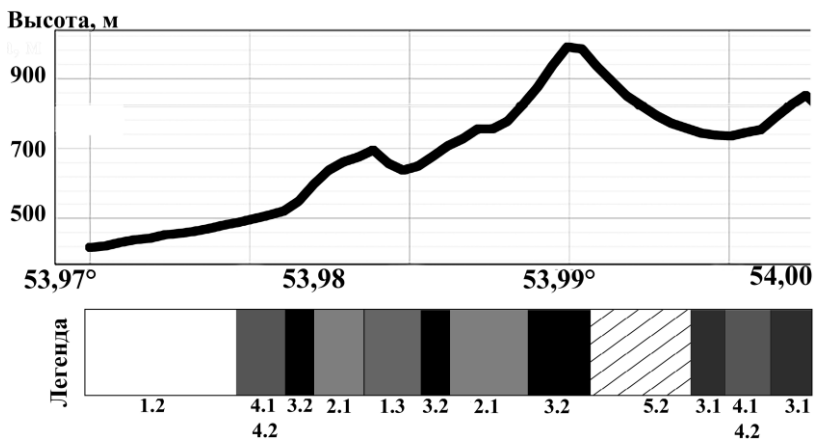


Рис. 4. Профиль через 90.9° в. д. по данным SRTM (обозначения соответствуют легенде карты – табл. 1).

Fig. 4. Profile through 90.9° E according to SRTM data (the designations correspond to the legend of the map – table 1).

Микрофитоценохоры шлейфов отрогов и сухих склонов южной экспозиции представлены микрокомбинациями крупнодерновинных овсецово-ковыльных степей асс. *Artemisio-Caricetum* и петрофитных злаково-осоково-разнотравных степей асс. *Androsaco-Caricetum*; микрокомбинациями злаково-осоково-разнотравных степей асс. *Androsaco-Caricetum* и сухих мелкодерновинно-злаковых степей асс. *Youngio-Agropyretum*; микрокомбинациями крупнодерновинных овсецово-ковыльных степей асс. *Artemisio-Caricetum* и умеренно влажнолюбивых луговых степей субасс. *Bupleuro-Helictotrichetum stipetosum capillatae*.

Микрофитоценохоры влажных теневых склонов объединяют микрокомбинации перистоковыльных луговых степей субасс. *Bupleuro-Helictotrichetum typicum* и разнотравно-злаковых петрофитных луговых степей асс. *Androsaco-Helictotrichetum*. Во внутренних частях хребта расположены микрокомбинации берёзово-лиственничных лесов асс. *Adenophoro-Laricetum* и перистоковыльных луговых степей субасс. *Bupleuro-Helictotrichetum typicum*.

Первый микропооясный ряд сообществ характерен для световых склонов южной экспозиции и начинается от подножий хребта. Южные склоны Батенёвского кряжа, постепенно переходящие в выровненные участки Южно-Минусинской котловины пологие (крутизна 1–5°). Почвы подножий представлены южными чернозёмами, вследствие чего активно использовались в сельском хозяйстве. Степные сообщества здесь распаханы или стравлены на достаточно больших территориях. Их растительность нарушена и в основном представлена либо старыми залежами, либо сильно деградировавшими сообществами с преобладанием *Iris biglumis*, *Carex duriuscula* (1.2). На отдельных небольших участках близ курганов и непосредственно около склонов кряжа сохранились небольшие территории естественной степной растительности, в основном крупнодерновинных овсецово-ковыльных степей асс. *Artemisio-Caricetum*, которые по пологим склонам холмов контактируют с сухими петрофитными злаково-осоково-разнотравными степями асс. *Androsaco-Caricetum* (4.2). Территории, на которых исторически были расположены разнотравно-типчаковые (асс. *Thalictro foetidii-Festucetum valesiacae* Makunina 2006, *Achnathero sibirici-Stipetum krylovii* Ermakov, Larionov et Polyakova 2012) и мелкодерновинные злаковые степи (асс. *Artemisio frigidae-Stipetum krylovii* Korolyuk et Makunina 2009) полностью распаханы, из-за чего эти сообщества на модельном полигоне не отмечаются.

Выше на открытых участках с крутизной (5–9°) почвы слабообразованные дресвянистые, проективное покрытие материнской породы и дресвы может достигать до 60%. Здесь распространены сочетания петрофитных степей. Злаково-осоково-разнотравные степи с участием криофитов асс. *Androsaco-Caricetum* приурочены к более сухим и каменистым участкам, образуют достаточно большие пятна по выпуклым склонам. Петрофитные мелкодерновинно-злаковые степи

асс. *Youngio–Agropyretum* образуют характерные ступенчатые длинные полосы вдоль хребта, окружающая участки с фитоценозами асс. *Androsaco–Caricetum*, вследствие чего на снимках дешифрируются как микрокомбинации, в которых преобладают сообщества асс. *Androsaco–Caricetum* (2.1).

В средней части склона в западинах и вогнутых частях небольшими участками отмечается микрокомбинация умеренно влаголюбивых луговых степей субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum typicum* и ксеромезофитных разнотравно-злаковых петрофитных луговых степей асс. *Androsaco–Helictotrichetum*. Формирование этих сочетаний на южных склонах связано со стоком воды в понижения микрорельефа, из-за чего создаются более влажные условия, достаточные для развития луговостепного разнотравья. На отдельных пониженных участках склона небольшие территории занимали берёзово-лиственничные леса, но из-за крупных пожаров лесные сообщества южных склонов полностью выгорели, образовавшиеся полосы гарей (1.3) хорошо заметны на спутниковых снимках.

В верхней части на выпуклых крутых (7–13°), сухих участках с многочисленными выходами материнских пород распространены сочетания петрофитных степей асс. *Youngio–Agropyretum* и *Androsaco–Caricetum* (2.1).

Второй микропоясный ряд формируется в логах внутренней части хребта и продолжается на склоны теневых экспозиций. В межсклоновых понижениях, на участках с вогнутым рельефом, преобладают непетрофитные разнотравно-ковыльные луговые степи субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum stipetosum capillatae* (3.1), они являются преобладающим типом степей внутренней части кряжа. При этом на слабовыпуклых участках небольшую площадь могут занимать и овсецово-ковыльные степи асс. *Artemisio–Caricetum*.

Северные склоны характеризуются меньшей крутизной (3–7°) и более слабой инсоляцией, почвы здесь развиты лучше. Обломочного материала меньше: покрытие дресвы и материнской породы не превышает 40%. Замедленный поверхностный сток воды и испарение приводит к преобладанию перистоковыльных степей в нижней части склона. Выше на каменистых участках формируются их микрокомбинации с петрофитными луговыми степями асс. *Androsaco–Helictotrichetum* (3.2). Последние занимают выпуклые части склона и характеризуются достаточно высоким проективным покрытием травяного яруса (до 70%) для петрофитных степей и преобладанием в травостое луговостепных видов.

Среднюю и верхнюю часть склона занимают смешанные берёзово-лиственничные леса асс. *Adenophoro–Laricetum*, образующие сочетания с перистоковыльными степями субасс. *Bupleuro–Helictotrichetum typicum* (5.1). Леса разрежены, в подлеске преобладает луговостепное разнотравье. Особенностью данной микрокомбинации является отсутствие кустарниковых сообществ между лесом и луговой степью. По теневым склонам леса не были затронуты пожаром и сохранились большими участками, вследствие чего хорошо видны на снимках.

На основе выполненной классификации растительных сообществ и разработанной системы пространственных единиц составлена легенда к крупномасштабной картографической модели исследованного полигона (табл. 1).

Таблица.1

Легенда к картографической модели пространственной организации растительности ключевого полигона «Биджа»

Table 1

Legend to the cartographic model of the spatial organization of vegetation of the key polygon «Bijah»

№	Растительность лесостепного пояса Юго-восточных отрогов Батенёвского кряжа
<b>1. Участки лишённые растительности и с нарушенной растительностью</b>	
1.1	Грунтовые дороги и поселения
1.2	Пашни и пастбища
1.3	Гари
<b>2. Ксерофитные петрофитные мелкодерновинные степи по южным склонам гор</b>	
2.1	Микрокомбинация ксерофитных злаково-разнотравных петрофитных степей <i>Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum</i> ( <i>Potentilla sericea</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Thymus serpyllum</i> ) злаково-осоково-разнотравных степей <i>Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis</i> ( <i>Arctogeron gramineum</i> , <i>Festuca sibirica</i> , <i>Adenophora rupestris</i> , <i>Androsace dasyphylla</i> ) с участием криофитов по склонам южных экспозиций и скальным выходам.

### 3. Ксеромезофитные и слабо-петрофитные разнотравно-злаковые степи по пологим склонам теневых экспозиций, догам южных склонов

3.1	Микрокомбинация разнотравно-ковыльных луговых степей субасс. <i>Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum stipetosum capillatae</i> ( <i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Phleum phleoides</i> ) и ксеромезофитных крупнодерновинных овсецово-ковыльных степей асс. <i>Artemisio glaucae–Caricetum pediformis</i> ( <i>Artemisia glauca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> )
3.2	Микрокомбинация ксеромезофитных непетрофитных перистоковыльных луговых степей асс. <i>Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum</i> ( <i>Stipa pennata</i> , <i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Galium boreale</i> ) и ксеромезофитных разнотравно-злаковых петрофитных луговых степей асс. <i>Androsaco dasyphyllae–Helictotrichetum desertori</i> ( <i>Iris ruthenica</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Artemisia tanacetifolia</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> )
<b>4. Ксеромезофитные богаторазнотравные степи выровненных межсклоновых пространств с хорошо развитыми почвами</b>	
4.1	Ксеромезофитные крупнодерновинные ковыльные степи асс. <i>Artemisio glaucae–Caricetum pediformis</i> ( <i>Artemisia glauca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Achillea asiatica</i> ) и их кустарниковые ( <i>Caragana pygmaea</i> ) варианты по пологим склонам и выровненным участкам
4.2	Микрокомбинация ксеромезофитных крупнодерновинных овсецово-ковыльных степей асс. <i>Artemisio glaucae–Caricetum pediformis</i> ( <i>Artemisia glauca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Achillea asiatica</i> ) и злаково-осоково-разнотравных степей асс. <i>Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis</i> ( <i>Arctogeron gramineum</i> , <i>Festuca sibirica</i> , <i>Adenophora rupestris</i> , <i>Androsace dasyphylla</i> ) с участием криофитов по пологим и выровненным участкам
<b>5. Мезоксерофитные светлохвойные гемибореальные леса верхней части теневых склонов</b>	
5.1	Микрокомбинация мелколиственно-светлохвойных берёзово-лиственничных лесов асс. <i>Adenophoro lamarcki–Laricetum sibiricae</i> ( <i>Betula pendula</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Primula cortusoides</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Adenophora coronopifolia</i> ) и перистоковыльных луговых степей субасс. <i>Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum typicum</i> ( <i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Fragaria viridis</i> , <i>Seseli libanotis</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Phleum phleoides</i> ).

### Заключение

Растительность ключевого полигона представлена тремя классами: *Brachypodio–Betuletea*, *Cleistogenetea squarrosae* и *Festuco–Brometea*. Описанные сообщества относятся к 3 порядкам, 4 союзам и 5 ассоциациям. На основе полученных данных была разработана картографическая модель, отражающая основные закономерности пространственной организации растительности юго-восточных предгорий Батенёвского кряжа. Растительность представлена двумя микропоясными рядами. Ряд южных сухих склонов начинают крупнодерновинные овсецово-ковыльные степи асс. *Artemisio–Caricetum* у подножий, которые замещаются на сочетания сухих мелкодерновинно-злаковых асс. *Youngio–Agropyretum* и злаково-осоковых степей с криофитами асс. *Androsaco–Caricetum*. Микропоясный ряд теневых склонов представлен перистоковыльными луговыми степями асс. *Bupleuro–Helictotrichetum* и их комбинациями с петрофитными луговыми разнотравными степями асс. *Androsaco–Helictotrichetum* у подножий и в средней части склона, в верхней части формируются микрокомбинации луговых степей асс. *Bupleuro–Helictotrichetum* и берёзово-лиственничных лесов асс. *Adenophoro–Laricetum*. Дешифрирование космических снимков Sentinel-2 позволило создать картографическую модель, демонстрирующую пространственную организацию лесостепного пояса юго-восточных предгорий Батенёвского кряжа на уровне микрокомбинаций и микропоясных рядов и показать пространственные закономерности распределения выявленных при ординации экологических рядов.

*Исследование поддержано грантом Российского научного фонда N 22-17-20012, <https://rscf.ru/project/22-17-20012/> с равной финансовой поддержкой Правительства Республики Хакасия.*

### Список литературы

- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- Fick S. E., Hijmans R. J. 2017. Worldclim 2: New 1 – km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journ. of Climatology. V. 37. P. 4302–4315.
- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster: IBN – DLO. University of Lancaster. 59 p.
- Hill M. O. 1979. DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntington: Inst. Terrestr. Ecol. 58 p.
- [Rastitel'nyi...] Растительный покров Хакасии. 1976. Под ред. А. В. Куминовой. Новосибирск: Наука. 421 с.

- [Larionov et al.] Ларионов А. В., Ермаков Н. Б., Полякова М. А., Анкипович Е. С. 2015. Степная растительность Хакасии: разнообразие и экология. Абакан: Изд. ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова». 196 с.
- [Lavrenko et al.] Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Л. И. 1991. Степи Евразии. Л.: Наука. 145 с.
- [Makunina, Igai] Макунина Н. И., Игай Н. В. 2011. Пространственная структура растительного покрова степного пояса Июсо-Ширинской котловины // Растительный мир азиатской России. № 2 (8). С. 77–84.
- [Makunina] Макунина Н. И. 2006. Степи Минусинских котловин // Turczaninowia. Т. 9. Вып. 4. С. 112–144.
- [Mistryukov] Мистрюков А. А. 1991. Геоморфологическое районирование Назаровско-Минусинской межгорной впадины. Новосибирск: ОИГГМ. 130 с.
- [Polevaia...] Полевая геоботаника. Методическое руководство. Т. 3. 1964. Отв. ред. Е. М. Лавренко. Новосибирск: Изд. АН СССР. 530 с.
- [Polikarpov et al.] Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 225 с.
- [Polyakova, Ermakov] Полякова М. А., Ермаков Н. Б. 2019. Изучение пространственной структуры степных растительных сообществ Хакасии с использованием космических снимков различного разрешения // Экосистемы. Вып. 18. С. 3–13.
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. of Veg. Sci. V. 13. P. 453.
- [Volkova] Волкова В. Г. 1983. Крупномасштабное картографирование стадий восстановления степных фитоценозов Хакасии // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука. С. 51–60.
- Westhoff V., van der Maarel E. 1973. The Braun-Blanquet approach // Handb. Veg. Sci. V. 5. P. 617–726.

## References

- Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)]. St. Petersburg. 992 p. (*In Russian*)
- Fick S. E., Hijmans R. J. 2017. Worldclim 2: New 1 – km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journ. of Climatology. V. 37. P. 4302–4315.
- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster: IBN – DLO. University of Lancaster. 59 p.
- Rastitel'nyi pokrov Khakasii [Vegetation cover of Khakassia]. 1976. Pod red. A. V. Kuminovoi. Novosibirsk: Nauka. 421 p. (*In Russian*)
- Hill M. O. 1979. DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntington: Inst. Terrest. Ecol. 58 p.
- Larionov A. V., Ermakov N. B., Poliakova M. A., Ankipovich E. S. 2015. Stepaia rastitel'nost' Khakasii: raznoobrazie i ekologiya [Steppe vegetation of Khakassia: diversity and ecology]. Abakan: Izd. FGBOU VPO «Khakasskii gosudarstvennyi universitet im. N. F. Katanova». 196 p. (*In Russian*)
- Lavrenko E. M., Karamysheva Z. V., Nikulina L. I. 1991. Stepi Evrazii [Steppes of Eurasia]. Leningrad: Nauka. 145 p. (*In Russian*)
- Makunina N. I., Igai N. V. 2011. Prostranstvennaia struktura rastitel'nogo pokrova stepnogo poiasa Iyuso-Shirinskoi kotloviny [Spatial structure of the vegetation cover of the steppe belt of the Iyuso-Shirinskaya basin] // Rastitel'nyi mir aziatskoi Rossii. № 2 (8). P. 77–84. (*In Russian*)
- Makunina N. I. 2006. Stepi Minusinskikh kotlovyn [Steppes of the Minusinsk basins] // Turczaninowia. Т. 9. Вып. 4. P. 112–144. (*In Russian*)
- Mistryukov A. A. 1991. Geomorfologicheskoe raionirovanie Nazarovsko-Minusinskoi mezhgornoj vpadiny [Geomorphological zoning of the Nazarovo-Minusinsk intermountain depression]. Novosibirsk: OIGGM. 130 p. (*In Russian*)
- Polevaia geobotanika. Metodicheskoe rukovodstvo [Field geobotany. Methodical manual]. Т. 3. 1964. Отв. ред. Е. М. Лавренко. Новосибирск: Изд. АН СССР. 530 p. (*In Russian*)
- Polikarpov N. P., Chebakova N. M., Nazimova D. I. 1986. Klimat i gornye lesa Iuzhnoi Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka. 225 p. (*In Russian*)
- Poliakova M. A., Ermakov N. B. 2019. Izuchenie prostranstvennoi struktury stepnykh rastitel'nykh soobshchestv Khakasii s ispol'zovaniem kosmicheskikh snimkov razlichnogo razresheniia [Study of the spatial structure of steppe plant communities in Khakassia using satellite images of various resolutions] // Ekosistemy. Вып. 18. P. 3–13. (*In Russian*)
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. of Veg. Sci. V. 13. R. 453.
- Volkova V. G. 1983. Krupnomasshtabnoe kartografirovaniie stadii vosstanovleniia stepnykh fitotsenozov Khakasii [Large-scale mapping of stages of restoration of steppe phytocoenoses in Khakassia] // Geobotanicheskoe kartografirovaniie. Leningrad: Nauka. P. 51–60. (*In Russian*)
- Westhoff V., van der Maarel E. 1973. The Braun-Blanquet approach // Handb. Veg. Sci. V. 5. P. 617–726.

## Сведения об авторах

Ларионов Алексей Викторович  
к. б. н., с. н. с. кафедры биологии  
ФГБОУ ВО «Хакасский государственный университет  
им. Н. Ф. Катанова», Абакан  
E-mail: Larionovalexey000@yandex.ru

Larionov Alexey Viktorovich  
Ph. D. in Biological Sciences, Senior Researcher of the Dpt. of Biology  
Khakassian State University named after. N. F. Katanov, Abakan  
E-mail: Larionovalexey000@yandex.ru

---

## СООБЩЕНИЯ

---

УДК 581.553

### О РАЗНООБРАЗИИ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ В ПСАММОФИТНЫХ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ НА ЮГО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© В. Э. Купреев, М. С. Холенко  
V. E. Kupreev, M. S. Kholenko

On the diversity of invasive species in psammophylous grass communities in the South-West Russia

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»  
241050, Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: mimiparcs@gmail.com

Аннотация. В псаммофитных травяных сообществах, относящихся к классу *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941 на юго-западе России, отмечены 14 инвазионных видов растений: *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Anisantha tectorum*, *Echinochloa crus-galli*, *Eragrostis albensis*, *Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Festuca trachyphylla*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Hippophae rhamnoides*, *Lupinus polyphyllus*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Xanthium albinum*. Высокая активность в сообществах изучаемого типа характерна для *Oenothera biennis*, *Erigeron annuus* и *E. canadensis*, которые фактически являются неотъемлемыми компонентами сообществ на песках разных синтаксонов, нередко определяют облик фитоценозов, выступают в качестве доминантов и эдификаторов. На статистически значимом уровне верность тому или иному синтаксону проявляют 6 видов.

Ключевые слова: псаммофитная травяная растительность, инвазионные виды, юго-запад России.

Abstract. In psammophylous grass communities belonging to the class *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941 in South-West Russia, 14 invasive plant species were noted: *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Anisantha tectorum*, *Echinochloa crus-galli*, *Eragrostis albensis*, *Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Festuca trachyphylla*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Hippophae rhamnoides*, *Lupinus polyphyllus*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Xanthium albinum*. High activity in communities of the studied type is characteristic for *Oenothera biennis*, *Erigeron annuus* and *E. canadensis*, which are actually integral components of communities on sands of different syntaxa, often determining the appearance of phytocoenoses, acting as dominants and edifiers. At a statistically significant level, 6 species demonstrate fidelity to one or another syntaxon.

Keywords: psammophylous grass vegetation, invasive species, South-West of Russia.

DOI: 10.22281/2686-9713-2023-3-76-81

### Введение

Вопросам изучения флористических инвазий на юго-западе России в последние десятилетия уделяется большое внимание. В этом регионе идет активное накопление сведений о региональных эколого-биологических особенностях инвазионных растений, выявление их фитоценологических связей как показателя их воздействия на естественный растительный покров. Как отмечает Н. Н. Панасенко (Panasenکو, 2021), такие исследования важны для организации научно-обоснованной системы мероприятий по борьбе с инвазиями в регионе в целях предотвращения биологического загрязнения территории.

Псаммофитные местообитания, своеобразные по своим экологическим параметрам, нередко выступают в качестве «экологических коридоров», по которым происходит спонтанное расселение видов, в том числе чужеземных и инвазионных. Это явление особенно характерно для долинных песков, которые характеризуются значительной подверженностью инвазиям (Vinogradova, Reshetnikova, 2016; Panasenکو, 2015, 2021; Bulokhov et al., 2020). Псаммофитные травяные сообщества являются ареной взаимодействия видов разных экологических стратегий и предпочтений. В условиях пониженной конкуренции в экстремальных

псаммофитных местообитаниях чужеземные виды нередко проявляют высокую активность в отношении распространения, выступают доминантами сообществ на разных стадиях сукцессии (Bulokhov et al., 2020; Kupreev et al., 2020; Kupreev, Semenishchenkov, 2022).

В настоящем сообщении приведены сведения о распространении инвазионных видов растений в сообществах травяной растительности на юго-западе России в аспекте флористической классификации растительности.

### Материалы и методы

Материалом для исследования стали 460 геоботанических описаний псаммофитных травяных сообществ, сделанных разными авторами в разные годы на территории Брянской, Калужской, Курской, Московской, Орловской, Смоленской областей России (Kupreev, Semenishchenkov, 2022). Описания выполнены на площадках в 100 м<sup>2</sup> или, в отдельных случаях, в пределах естественных границ фитоценозов. Обилие-покрытие видов определено по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): «г» – очень редки, 1–4 особи; «+» – разрежены и покрывают менее 1% площадки; «1» – особи многочисленны, но покрывают не более 5% площадки или довольно разрежены, но с такой, же величиной покрытия; «2» – 6–25%; «3» – 26–50%; «4» – 51–75%; «5» – более 75%.

В составе псаммофитных сообществ выявлены инвазионные виды растений (по: Vinogradova et al., 2010; Panasenko, 2021). Выявлены синтаксоны флористической классификации растительности, в сообществах которых виды реализуют свои фитоценологические связи (по: Bulokhov et al., 2016). Некоторые виды ранее были отмечены в псаммофитных сообществах, относимых к разным синтаксонам псаммофитной растительности (Bulokhov, Kharin, 2008; Bulokhov et al., 2020; Panasenko, 2021; и др.), однако синтаксономическая принадлежность обсуждаемых единиц классификации приведена нами в настоящей статье на основании ревизии синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России (Kupreev, Semenishchenkov, 2022). Описываемые сообщества относятся к 24 синтаксонам класса *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941, объединяющего сухие травяные сообщества на песчаных почвах и на каменистых обнажениях от умеренного до бореального поясов Европы, островов Северной Атлантики и Гренландии (Mucina et al., 2016).

Классы постоянства видов указаны римскими цифрами по пятибалльной шкале: I – вид присутствует, менее чем в 20% описаний, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – в более 80% описаний. Верность вида синтаксонам определена с использованием статистического  $\phi$ -коэффициента (Chytrý et al., 2002) в программе Juice (значения коэффициента указаны в тексте и табл. в верхнем индексе). Верными считались виды для тех синтаксонов, для которых значение  $\phi$ -коэффициента превышало 20 (при  $p < 0,01$ ) при константности «II» и выше.

Нами приняты три условных ступени активности изучаемых видов в ценофлорах синтаксонов: малоактивные (отмечены в ценофлоре до 1/3 синтаксонов – 1–8), активные (от 1/3 до 2/3 синтаксонов – 9–16), очень активные (более 2/3 синтаксонов – 17–24).

### Результаты исследований

В изучаемых псаммофитных травяных сообществах отмечены 14 инвазионных видов растений, которые перечислены ниже. Распространение видов указано в соответствии с «Чёрной книгой средней России» (Vinogradova et al., 2010) или прочими источниками, указанными в тексте.

*Acer negundo* L. (*Aceraceae*), Северная Америка.

*Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch (*Rosaceae*), Северная Америка.

*Anisantha tectorum* (L.) Nevski (*Gramineae*), Южные районы Восточной Европы и Западной Азии, Центральная Азия и Средиземноморье.

*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. (*Gramineae*), тропическая Азия (?) (CABI, 2020).

*Eragrostis albensis* H. Scholz. (*Gramineae*), возможно, Дальний Восток, вид описан из вторичного ареала в Центральной Европе (Scholz, 1995).

*Erigeron annuus* (L.) Pers. (*Compositae*), Северная Америка.

*Erigeron canadensis* L. (*Compositae*), Северная Америка.  
*Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina (*Gramineae*), северные районы Центральной Европы.  
*Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (*Oleaceae*), Северная Америка.  
*Hippophae rhamnoides* L. (*Eleagnaceae*), Евразия, вид с дизъюнктивным ареалом.  
*Lupinus polyphyllus* Lindl. (*Fabaceae*), Северная Америка.  
*Oenothera biennis* L. (*Onagraceae*), вид с невыясненным происхождением (Panasenko, 2021).  
*Oenothera rubricaulis* Klebahn (*Onagraceae*), Европа.  
*Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz (*Compositae*), Центральная и Южная Америка.

Инвазионные виды отмечены в ценофлорах всех синтаксонов (табл.).

Таблица

Константность и верность инвазионных видов растений  
 синтаксоном флористической классификации псаммофитной травяной растительности

Table

Constancy and fidelity of invasive plant species  
 to the syntaxa of the floristic classification of psammophyllous grass vegetation

Синтаксон	Количество описаний	<i>Acer negundo</i>	<i>Amelanchier spicata</i>	<i>Anisantha tectorum</i>	<i>Echinochloa crus-gali</i>	<i>Eragrostis albensis</i>	<i>Erigeron annuus</i>	<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Festuca trachyphylla</i>	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	<i>Hippophae rhamnoides</i>	<i>Lupinus polyphyllus</i>	<i>Oenothera biennis</i>	<i>Oenothera rubricaulis</i>	<i>Xanthium albinum</i>
1	12	.	.	.	.	.	.	III <sup>5,7</sup>	.	.	.	.	III <sup>5,7</sup>	.	.
2	54	.	.	.	.	.	I	III <sup>4,5</sup>	.	.	.	.	III <sup>4,5</sup>	I <sup>2,4</sup>	.
3	25	.	.	.	I	I	I	I	.	.	.	.	I	I	.
4	28	.	.	.	.	.	I	II	.	.	.	.	I	I	.
5	96	I	.	I	I	I	I	II	I <sup>17,5</sup>	I <sup>1,2</sup>	I	II <sup>0,2</sup>	I <sup>6,9</sup>	.	.
6	20	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	I	.	.
7	7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.
8	31	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	I	.	.
9	15	.	.	.	.	.	IV <sup>15,2</sup>	III <sup>10,5</sup>	.	.	.	.	V <sup>22,4</sup>	I <sup>11,8</sup>	.
10	13	.	.	.	.	.	I	III <sup>8,4</sup>	.	.	.	.	.	.	.
11	17	.	.	.	.	.	III <sup>12,4</sup>	IV <sup>16,1</sup>	I <sup>2,6</sup>	.	.	I <sup>7,1</sup>	III <sup>8,7</sup>	.	.
12	11	.	.	.	.	.	IV <sup>14,1</sup>	II	.	.	.	.	II	.	.
13	11	.	.	.	.	.	IV <sup>17,4</sup>	.	.	.	.	I <sup>25,3</sup>	IV <sup>13,3</sup>	.	.
14	5	.	I <sup>36,4</sup>	.	.	.	V <sup>27,3</sup>	.	.	.	.	.	IV <sup>15,7</sup>	.	.
15	5	.	.	V <sup>77,2</sup>	.	.	.	II <sup>1,3</sup>	.	.	.	.	II <sup>0,2</sup>	.	.
16	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II <sup>2,4</sup>	.	.
17	27	.	.	.	.	.	IV <sup>15,2</sup>	II	.	.	.	I <sup>3,8</sup>	V <sup>16,2</sup>	.	.
18	19	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	I	.	.
19	5	I <sup>28,5</sup>	.	I <sup>12,9</sup>	.	.	I	I	.	.	.	.	I	.	.
20	9	I <sup>15,1</sup>	.	.	I <sup>2,8</sup>	I <sup>5,1</sup>	II <sup>3,1</sup>	V <sup>31,8</sup>	.	.	.	.	IV <sup>11,3</sup>	.	.
21	7	.	.	I <sup>8,3</sup>	.	II <sup>18,5</sup>	I	III <sup>4,6</sup>	.	.	.	.	III <sup>8,1</sup>	.	II <sup>37,4</sup>
22	5	.	.	.	.	.	II <sup>5,5</sup>	I	.	.	.	.	II <sup>2,4</sup>	.	.
23	7	.	.	.	.	.	.	I	V <sup>88,0</sup>	.	.	.	.	.	.
24	26	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	II	.	.

Синтаксоны: 1 – acc. *Astragalo arenarii–Armerietum elongatae* Bulokhov 2001, 2 – acc. *Agrostio vinealis–Corynephoratum canescens* Bulokhov 2001, 3 – acc. *Koelerio glaucae–Agrostietum vinealis* Bulokhov 2013, 4 – acc. *Koelerio glaucae–Plantaginatum arenariae* Bulokhov et Petrenko 2022, 5 – acc. *Polytricho piliferi–Koelerietum glaucae* Bulokhov 2001, 6 – acc. *Diantho borbasii–Festucetum polesicae* Bulokhov et Petrenko 2017, 7 – acc. *Agrostio vinealis–Festucetum pseudovinae* Bulokhov 2017, 8 – *Jasione montanae–Festucetum ovinae* Klika 1941, 9 – acc. *Jasione montanae–Oenotheretum biennis* Kuzmenko 2017, 10 – acc. *Thymo ovati–Agrostidetum vinealis* Averinova in Poluyanov et Averinova 2012 nom. inval., 11 – acc. *Helichryso arenarii–Poetum compressae* Kupreev et Semenishchenkov 2023, 12 – acc. *Pilosello officinarum–Hieracietum umbellati* Kupreev et Semenishchenkov prov., 13 – acc. *Artemisio campestris–Viscarietum vulgare* Kupreev et Semenishchenkov prov.; неранговые сообщества класса *Koelerio–Corynephoretea canescens*: 14 – *Achillea millefolium*, 15 – *Anisantha tectorum*, 16 – *Anthyllis macrocephala*, 17 – *Calamagrostis epigeios*, 18 – *Calluna vulgaris*, 19 – *Carex hirta*, 20 – *Erigeron canadensis*, 21 – *Elytrigia repens*, 22 – *Festuca rubra*, 23 – *Festuca trachyphylla*, 24 – *Polytrichum piliferum*.

Очень активными (присутствуют в ценофлорах 17–24 синтаксонов) являются *Oenothera biennis* (22), *Erigeron annuus* (18) и *E. canadensis* (17). Все остальные виды – малоактивные. Активные виды не выявлены.

На статистически значимом уровне верность тому или иному синтаксону проявляют лишь 6 видов. Из них *Anisantha tectorum* (V<sup>77,2</sup>), *Erigeron annuus* (V<sup>27,3</sup>), *E. canadensis* (V<sup>31,8</sup>) и *Festuca trachyphylla* (V<sup>88,0</sup>) – верные виды одноимённых неранговых монодоминантных сообществ. *Oenothera biennis* – верный вид ассоциации залежной травяной растительности на песках ***Jasion montanae–Oenotheretum biennis*** (V<sup>22,4</sup>), и, хотя отмечен в ценофлоре 92% синтаксонов, не является для остальных верным на статистически значимом уровне. Интересным представляется тот факт, что другой вид ослинника – *Oenothera rubricaulis* – имеет значительно меньшую активность в изучаемой растительности региона. *Xanthium albinum* является верным (П<sup>37,4</sup>) для неранговых сообществ ***Elytrigia repens***, которые формируются на периодически увлажняемых долинных песках, что соответствует экологическим предпочтениям *X. albinum*. Кроме того, данный вид, как и *Eragrostis albensis*, встречается в регионе на песчаных речных отмелях (Bulokhov et al., 2020; Panasenko, 2021). Отмечена инвазия древесных и кустарниковых видов (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Hippophae rhamnoides*), однако все они малоактивны и не проявляют верности определённым синтаксонам на статистически значимом уровне.

Наименьшим разнообразием инвазионных видов характеризуются синтаксоны: асс. ***Astragalo arenarii–Armerietum elongatae*** (1), асс. ***Diantho borbasii–Festucetum polesicae*** (2), асс. ***Agrostio vinealis–Festucetum pseudovinae*** (1), асс. ***Thymo ovati–Agrostidetum vinealis*** (2), неранговые сообщества ***Anthyllis macrocephala*** (1) и ***Festuca trachyphylla*** (2).

Следует обратить внимание на неясный инвазионный статус некоторых ценообразователей псаммофитных травяных сообществ. Так, *Armeria maritima* – ценообразователь сообществ асс. ***Astragalo arenarii–Armerietum elongatae*** – не отнесён в исследованных местонахождениях в Брянской области к инвазионным, однако неоднократно высказывалась гипотеза о полемохорном происхождении локалитетов данного вида на юго-западе России (Panasenko, 2021). *Festuca polesica* – диагностический вид асс. ***Diantho borbasii–Festucetum polesicae*** – встречается преимущественно в антропогенных местообитаниях; его происхождение в регионе не выяснено. Аналогичная ситуация и с *Festuca pseudovina*, формирующей сообщества асс. ***Agrostio vinealis–Festucetum pseudovinae*** на железнодорожных песчаных насыпях, вполне соответствующих представлениям о псаммофитной травяной растительности, но по своей сути являющихся антропогенными. Кроме того, многие из выявленных в псаммофитных травяных сообществах видов являются доминантами или эдификаторами в сообществах антропогенной растительности в местообитаниях с другими экологическими условиями (Bulokhov, Kharin, 2008; Bulokhov et al., 2020; Panasenko, 2021; и др.).

### Заключение

Таким образом, в псаммофитных травяных сообществах на юго-западе России отмечается распространение инвазионных видов. Обращает внимание высокая активность в сообществах изучаемого типа *Oenothera biennis*, *Erigeron annuus* и *E. canadensis*, которые фактически являются неотъемлемыми компонентами сообществ на песках разных синтаксонов, нередко определяют облик фитоценозов, выступают в качестве доминантов и эдификаторов. Интересными представляются вопросы изучения флористических и экологических различий антропогенных и в большой мере естественных (полуестественных) сообществ с участием видов с неясным инвазионным статусом для решения вопроса о неофитности данной растительности.

### Список литературы

- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. N.-Y.; Wien. 865 S.  
[Bulokhov et al.] Булохов А. Д., Ивенкова И. М., Панасенко Н. Н. 2020. Антропогенная растительность Брянской области. Брянск: РИСО БГУ. 312 с.



- [Bulokhov et al.] Булохов А. Д., Семенищников Ю. А., Панасенко Н. Н., Харин А. В. 2016. Фитоценоотические связи как критерий сохранения редких видов региональной флоры // Бюл. Брянского отделения РБО. № 1 (7). С. 10–22.
- [Bulokhov, Kharin] Булохов А. Д., Харин А. В. 2008. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны (синтаксономия и мониторинг). Брянск: РИО БГУ. 311 с.
- CABI. Invasive Species Compendium. 2020. URL: <https://www.cabi.org>. Date of access: 12.08.2023.
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journ. of Veg. Sci. 13 (1). P. 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyjadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. V. 18 (2). S. 1–248.
- Kupreev V. E., Kholenko M. S., Semenishchenkov Yu. A. 2021. Activity and phytocoenotic connections of alien plants in psammophytic habitats in South-West Russia // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.]; Ed. Yu. Yu. Dgebuadze, A. V. Krylov, V. G. Perosyan, D. P. Karabanov. Kazan: Buk. P. 130.
- Kupreev V. E., Semenishchenkov Yu. A., Teleganova V. V., Muchnik E. E. 2020. Ecological and floristic features of pioneer grass vegetation on automorphic sandy soils as a pine-forest recovery phase in the Southern part of the Nonchernozem zone of Russia // Contemporary problems of ecology. V. 13. N 1. P. 26–45. <https://doi.org/10.1134/S1995425520010059>
- [Kupreev, Semenishchenkov] Купреев В. Э., Семенищников Ю. А. 2022. Обзор синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России // Растительность России. № 45. С. 39–73. <https://doi.org/10.31111/vegus/2022.45.39>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. V. 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- [Panasenko] Панасенко Н. Н. 2015. Фитоценоотическая приуроченность инвазионных растений в пойме р. Десны (Брянская область) // V Всерос. геоботаническая школа-конф.: сб. тез. конф. СПб. С. 118.
- [Panasenko] Панасенко Н. Н. 2021. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: Дис. ... докт. биол. наук. Брянск. 390 с.
- Scholz H. 1995. *Eragrostis albensis* (Gramineae), das Elb-Liebesgras – ein neuer neo-Endemit Mitteleuropas // Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg. Bd. 128. S. 73–82.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. 2010. Чёрная книга флоры средней России: чужеродные виды растений в экосистемах средней России. М.: ГЕОС. 512 с.
- [Vinogradova, Reshetnikova] Виноградова Ю. К., Решетникова Н. М. 2016. Инвазивность местообитаний, в которые внедряются чужеродные растения // Флористические исследования в Средней России: 2010–2015: мат. VIII науч. совещ. По форе Средней России (Москва, 20–21 мая 2016 г.) / под ред. А. В. Щербакова. М.: Галлея-Принт. С. 25–27.

## References

- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. N.-Y.; Wien. 865 S.
- Bulokhov A. D., Ivenkova I. M., Panasenko N. N. 2020. Antropogennaiia rastitel'nost' Brianskoi oblasti [Anthropogenic vegetation of the Bryansk Region]. Briansk: RISO BGU. 312 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Kharin A. V. 2008. Rastitel'nyi pokrov Brianska i ego prigorodnoi zony (sintaksonomiia i monitoring) [Vegetation cover of Bryansk and its suburban area (syntaxonomy and monitoring)]. Briansk: RIO BGU. 311 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A., Panasenko N. N., Kharin A. V. 2016. Fitotsenoticheskie svyazi kak kriterii sokhraneniia redkikh vidov regional'noi flory [Phytocoenotic connections as a criteria for the conservation of rare species of regional flora] // Bul. Brianskogo otdeleniia RBO. № 1 (7). P. 10–22. (In Russian)
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journ. of Veg. Sci. 13 (1). P. 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyjadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. V. 18 (2). S. 1–248.

Kupreev V. E., Kholenko M. S., Semenishchenkov Yu. A. 2021. Activity and phytocoenotic connections of alien plants in psammophytic habitats in South-West Russia // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.]; Ed. Yu. Yu. Dgebuadze, A. V. Krylov, V. G. Perosyan, D. P. Karabanov. Kazan: Buk. P. 130.

Kupreev V. E., Semenishchenkov Yu. A., Teleganova V. V., Muchnik E. E. 2020. Ecological and floristic features of pioneer grass vegetation on automorphic sandy soils as a pine-forest recovery phase in the Southern part of the Nonchernozem zone of Russia // Contemporary problems of ecology. V. 13. N 1. P. 26–45. <https://doi.org/10.1134/S1995425520010059>

Kupreev V. E., Semenishchenkov Yu. A. 2022. Obzor sintaksonov psammofitnoi travianoj rastitel'nosti Iuzhnogo Nechernozem'ia Rossii [Review of syntaxa of psammophyllous grass vegetation in the Southern Nechernozemye of Russia] // Rastitel'nost' Rossii. № 45. P. 39–73. <https://doi.org/10.31111/vegus/2022.45.39> (In Russian)

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., San-tos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. V. 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>

Panasenko N. N. 2015. Fitotsenoticheskaia priurochenost' invazionnykh rastenii v poime r. Desny (Brianskaia oblast') [Phytocoenotic occurrence of invasive plants in the floodplain of the Desny River (Bryansk Region)] // V Vseros. geobotanicheskaia shkola-konf.: sb. tez. konf. St. Petersburg. P. 118. (In Russian)

Panasenko N. N. 2021. Rol' invazionnykh rastenii v sovremennykh protsessakh preobrazovaniia rastitel'nogo pokrova [The role of invasive plants in modern processes of vegetation transformation]: Dis. ... dokt. biol. nauk. Bryansk. 390 p. (In Russian)

Scholz H. 1995. *Eragrostis albensis* (Gramineae), das Elb-Liebesgras – ein neuer neo-Endemit Mitteleuropas // Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg. Bd. 128. S. 73–82.

Vinogradova Iu. K., Maiorov S. R., Khorun L. V. 2010. Chernaia kniga flory srednei Rossii: chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh srednei Rossii [Black Data Book of the flora of Central Russia: alien plant species in the ecosystems of Central Russia]. Moscow: GEOS. 512 p. (In Russian)

Vinogradova Iu. K., Reshetnikova N. M. 2016. Invazibel'nost' mestoobi-tanii, v kotorye vnedriaiutsia chuzherodnye rasteniia [Invasibility of habitats into which alien plants are introduced] // Floristicheskie issledovaniia v Srednei Rossii: 2010–2015: mat. VIII nauch. soveshch. Po fore Srednei Rossii (Moskva, 20–21 maia 2016 g.) / pod red. A. V. Shcherbakova. Moscow: Galleia-Print. P. 25–27. (In Russian)

## Сведения об авторах

**Купреев Вадим Эдуардович**

аспирант кафедры биологии  
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет  
имени академика И. Г. Петровского», Брянск  
E-mail: mimiparcs@gmail.com

**Холенко Марина Сергеевна**

аспирант кафедры биологии  
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет  
имени академика И. Г. Петровского», Брянск  
E-mail: marina.holenko@yandex.ru

**Kupreev Vadim Eduardovich**

Postgraduate of the Dpt. of Biology  
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk  
E-mail: mimiparcs@gmail.com

**Kholenko Marina Sergeevna**

Postgraduate of the Dpt. of Biology  
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk  
E-mail: marina.holenko@yandex.ru

## СОДЕРЖАНИЕ

### Анатомия и морфология растений

Черятова Ю. С., Михеичев Н. С. Строение секреторных структур листьев *Acca sellowiana* (O. Berg) Burret .. 4–9

### Флористика

Нешатаев В. В. Парциальные флоры речных долин запада Большеземельской тундры ..... 10–29

### Геоботаника

Волкова Е. М., Зацаринная Д. В. Типология и распространение болот на Среднерусской возвышенности . 30–43

Галимова П. М., Муртазалиев Р. А., Королюк А. Ю. Сообщества с *Artemisia salsoloides* Willd. в аридных среднегорьях Дагестана ..... 44–52

Гетманов С. Р., Иматович С. В., Травникова А. О., Трушина А. Р., Уварова Е. М., Галкина М. А. Инвазионные или аборигенные виды как доминанты фитоценозов – кто сильнее? ..... 53–66

Ларионов А. В. Пространственная организация растительных сообществ юго-восточных предгорий Батенёвского кряжа ..... 67–75

### Сообщения

Купреев В. Э., Холенко М. С. О разнообразии инвазионных видов в псаммофитных травяных сообществах на юго-западе России ..... 76–81

## CONTENTS

### Anatomy and morphology of plants

Cheryatova Yu. S., Mikheichev N. S. Secretory structures of the leaves of *Acca sellowiana* (O. Berg) Burret ..... 4–9

### Flora studying

Neshataev V. V. Partial floras of the west of the Bolshezemelskaya Tundra river valleys ..... 10–29

### Geobotany

Volkova E. M., Zatsarinnaya D. V. The typology and distribution of mires on the Middle-Russian Upland ..... 30–43

Galimova P. M., Murtazaliev R. A., Korolyuk A. Yu. Plant communities with *Artemisia salsoloides* Willd. in vegetation of arid Inner Dagestan ..... 44–52

Getmanov S. R., Imatovich S. V., Travnikova A. O., Trushina A. R., Uvarova E. M., Galkina M. A. Invasive or native species as dominants of phytocoenoses – who is stronger? ..... 53–66

Larionov A. V. Spatial organization of plant communities of the southeastern foothills of the Batenevsky ridge .... 67–75

### Reports

Kupreev V. E., Kholenko M. S. On the diversity of invasive species in psammophilous grass communities in the South-West Russia ..... 76–81

Сетевое издание  
Разнообразие растительного мира

Свидетельство о регистрации средства массовой информации  
ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.  
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций

Главный редактор сетевого издания:  
доктор биологических наук, профессор  
А. Д. Булохов

Оригинал-макет – *Ю. А. Семениченков*

Художник – *М. А. Астахова*

На обложке – *Salvia canescens* С. А. Мей

Адрес учредителя:

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»  
241036, Российская Федерация, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14

Адрес редакции:

РИСО ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»  
241036, Российская Федерация, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 20

Дата размещения сетевого издания в сети Интернет  
на официальном сайте <https://dpw-brgu.ru>: 4.11.2023