

№ 1(20)
2024

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

№ 1 (20)

Брянск
2024

Ministry of Science and Higher Education of Russian Federation
BRYANSK STATE UNIVERSITY NAMED AFTER ACADEMICIAN I. G. PETROVSKY

RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY
BRYANSK BRANCH

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: 22.02.2024

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
Реестровая запись 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. 14

Телефон редакции: +7 (4832) 66-68-34. E-mail редакции: 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

Сергин 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

Evtigneevev 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 Yury 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

Sergin 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

ФЛОРИСТИКА

УДК 581.9:[581.526.426.2+581.526.3](470)

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОЗИЦИИ ГИПОАРКТО-БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ В СООБЩЕСТВАХ ТУНДРЫ И ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© И. Б. Кучеров¹, А. А. Зверев^{2, 3}, С. В. Чиненко⁴
I. B. Kucherov¹, A. A. Zverev^{2, 3}, S. V. Chinenko⁴

Phytocoenotical positions of hypoarctic-boreal plant and lichen species
in tundra and taiga zone communities of European Russia

¹ ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, лаборатория общей геоботаники
197022, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, литера В. Тел.: +7 (904) 512-23-63, e-mail: atragene@mail.ru

² Национальный исследовательский Томский государственный университет, кафедра ботаники
634050, Россия, г. Томск, пр. Ленина, д. 36. Тел.: +7 (905) 991-95-92, e-mail: ibiss@rambler.ru

³ ФГБУН Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, лаборатория географии и экологии биоразнообразия.
630090, Россия, г. Новосибирск, Золотодолинская ул., д. 101. Тел.: +7 (905) 991-95-92, e-mail: ibiss@rambler.ru

⁴ ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, лаборатория географии и картографии растительности
197022, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, литера В. Тел.: +7 (921) 577-12-32, e-mail: chinenko@binran.ru

Аннотация. Анализируются ценотические позиции 16 гипоаркто-бореальных видов сосудистых растений и лишайников в различных подзонах таёжной зоны в сравнении с подзоной южных тундр. В основу анализа положена выборка из 4929 геоботанических описаний, выполненных в Европейской России в 1996–2018 гг. (табл. 1, рис.). Виды с гипоаркто-бореальным типом ареала, то есть максимумами встречаемости и обилия в северной и крайнесеверной тайге, не формируют собственной исторической свиты, но распределяются между вакциниетальной и бетулярной свитами растительности. Находки гипоаркто-бореальных видов вакциниетальной свиты (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* s. str., *Oxycoccus microcarpus*, *Carex globularis*, *C. vaginata*, *Cladonia stellaris*) на северных пределах их ареалов в подзоне южных тундр приурочены к ерниковым и кустарничковым тундрам и/или к буграм торфяных болот. Аналогичные находки видов, тяготеющих к бетулярной свите (*Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *Geranium sylvaticum* s. l., *Rubus arcticus*, *Carex aquatilis*), сделаны в ивняках, на сопряжённых с ними в пойменных ландшафтах лугах и осочниках (табл. 1). В тундровой зоне гипоаркто-бореальные виды проявляют себя как бореальные, судя по ценоспектру населяемых ими рефугиумов. Это подтверждают и выявляемые волны их расселения в интергляциалы плейстоцена (микулинское межледниковье, соминский интерстадиал) и тёплоумеренные интервалы голоцена (половецкое потепление в пребореале, раннебореальный и атлантический оптимумы). Однако в таёжной зоне эти же виды тяготеют к гипоарктическим как по спектрам населяемых сообществ (верховые болота, сфагновые сосняки и ельники, боровые пустоши и влажноразнотравные луга) (табл. 1), так и по негативным зависимостям их средних покрытий от уровня теплообеспеченности вегетации. Последнее подтверждается статистически значимыми коэффициентами ранговых корреляций Спирмена (табл. 2). По характеру зависимости покрытий от континентальности климата среди гипоаркто-бореальных видов вакциниетальной свиты преобладают океанические, среди видов бетулярной свиты – континентальные (табл. 2). Гипоаркто-бореальные ареалы таксономически неоднородных видов (*Avenella flexuosa* s. l., *Festuca ovina* s. l., *Cladonia arbuscula* s. l., *C. rangiferina* s. l.) обусловлены сочетанием гипоарктических и бореальных подвидов в их составе.

Ключевые слова: верховые болота, гипоаркто-бореальный флорэлемент, Европейская Россия, ивняки, история флоры и растительности, континентальность, северная тайга, теплообеспеченность, южные тундры.

Abstract. The study is aimed at revealing differences in phytocoenotical positions of 16 hypoarctic-boreal vascular plant and fruticose lichen species in different subzones of the boreal-forest zone in comparison with those in southern hypoarctic tundras. For this purpose, we use the set of 4929 relevés made in European Russia in 1996–2018 (see Table 1, Fig.). Species with hypoarctic-boreal distribution, i. e. maximal occurrence and cover in the northern and northernmost taiga, do not form a historical «cortege» of vegetation of their own but join either «vaccinietal» (boreal-forest, affine to *Vaccinio-Piceetea*), or «betular» (subalpine, affine to *Betulo-Adenostyletea*) corteges. Findings of vaccinietal hypoarctic-boreal species (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* s. str., *Oxycoccus microcarpus*, *Carex globularis*, *C. vaginata*, *Cladonia stellaris*) are

restricted to dwarf-birch or dwarfshrub tundras and/or peat mounds in palsa bogs at the northern limits of species distribution in the southern hypoarctic tundra subzone. The analogous records of betular hypoarctic-boreal species (*Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *Geranium sylvaticum* s. l., *Rubus arcticus*, and *Carex aquatilis*) are bound to willow scrub and tall-forb sedge thickets neighbouring the latter in floodplain landscapes (see Table 1). All the hypoarctic-boreal species act as truly boreal ones in the tundra zone, as it follows from the coenotical spectra of their refugia. This is also proved by the reconstructed patterns of their distribution during the Pleistocene interglacials and the Holocene warm periods. In the meantime, the same species resemble the hypoarctic ones in the taiga zone. This is observed in both the spectra of communities they inhabit together (including raised bogs, Scots pine- and Norway spruce-peatmoss forests, dry grasslands, and mesic forb meadows; see Table 1) and the negative character of their average cover dependencies upon the warmth supply level during the vegetation period, measured as Spearman rank correlation values r_s (see Table 2). Oceanic species prevail among the vaccinietai hypoarctic-boreal species, and the same is true for continental ones in the betular cortège (see Table 2). The hypoarctic-boreal distribution of several taxonomically heterogeneous species like *Avenella flexuosa* s. l., *Festuca ovina* s. l., *Cladonia arbuscula* s. l., and *C. rangiferina* s. l. is caused by a combination of the hypoarctic and boreal subspecies in their scope.

Keywords: climate continentality, European Russia, history of flora and vegetation, hypoarctic-boreal floristical element, peatmoss bogs, northern taiga subzone, southern hypoarctic tundras, vegetation warmth supply, willow thickets.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45

Введение

К гипоаркто-бореальным (септентриональным; Kucherov, Naumenko, 2000) мы относим бореальные виды сосудистых растений, мхов и лишайников, наиболее обычные и обильные в подзоне северной тайги и аналогичном ей подпоясе лесного пояса в горах умеренных широт (Hultén, Fries, 1986). Сама подзона при этом включает как южную («типичную») её полосу, так и северную – крайнесеверную тайгу (Yudin, 1948; Kucherov et al., 2023 b) или полосу редкостойных лесов (Ramenskaia, 1983).

Гипоаркто-бореальные виды произрастают и к югу от северотаёжной подзоны, в средней и южной тайге, и севернее, в южных и даже типичных тундрах. Однако именно на северную тайгу приходится их ценоареал – та часть ареала, где условия произрастания видов близки к оптимальным, а ценотические позиции наиболее сильны (Kucherov, Zverev, 2021; Kucherov et al., 2023 b). В сходном смысле данные виды упоминались и в ранней статье с участием первого из авторов (Kucherov, Naumenko, 2000). В целом же подобное понимание гипоаркто-бореального геоэлемента восходит к М. Л. Раменской, которая, в частности, относила к подобным видам *Salix phylicifolia* L. во флоре Карелии и Мурманской области (Ramenskaia, 1983).

В то же время в классических работах по сравнительной флористике (Yurtsev, 1966, 1968; Rebristaia, 1977) термин «гипоаркто-бореальные виды» использовался дескриптивно, указывая лишь на то, что ценотические позиции того или иного вида сильны как в северной части зоны тайги, так и в гипоарктических тундрах. При этом не проводилось чёткого разграничения между гипоаркто-бореальными и гипоарктическими видами. Скорее подразумевалось, что гипоаркто-бореальные виды тоже относятся к гипоарктическим, лишь более широко распространены к югу и более активны в таёжных сообществах. Ряд авторов напрямую относит часть гипоаркто-бореальных видов (*Avenella flexuosa* (L.) Drej. s. l., *Rubus arcticus* L., *Geranium krylovii* Tzvel.) к гипоарктическим (Dyogteva, Dubrovskii, 2014), другие синонимизируют гипоаркто-бореальные виды с арктобореальными (Rebristaia, 2013).

По своему широтному распространению гипоаркто-бореальные виды действительно близки к гипоарктическим и арктобореальным, особенно с учётом того, что крайнесеверная тайга сама входит в состав Гипоарктического ботанико-географического пояса (Yurtsev, 1966). Однако многие гипоаркто-бореальные виды существенно отличаются от гипоарктических по своим ценотическим позициям и/или экологическим предпочтениям, приближаясь скорее к евросибирским бореальным. Не всегда одинакова и история расселения этих видов в поздне- и послеледниковые Европейской России.

Цель предлагаемой статьи – по возможности прояснить затронутые вопросы и в результате более строго разграничить упомянутые геоэлементы.

Использованные данные и методы

В качестве модельных взяты 13 видов сосудистых растений из числа многократно отмеченных в геоботанических описаниях, выполненных авторами статьи: *Avenella flexuosa* s. l. (incl. subsp. *montana* A. et D. Löve), *Festuca ovina* L. s. l. (incl. subsp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel.), *Carex aquatilis* Wahlenb. (excl. subsp. *stans* (Drej.) Hult.), *C. globularis* L., *C. vaginata* Tausch (excl. subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.), *Listera cordata* (L.) R. Br., *Salix lapponum* L., *S. phyllicifolia*, *Rubus arcticus*, *Geranium sylvaticum* L. s. l. (incl. *G. uralense* Kuvajev, *G. krylovii*), *Ledum palustre* L. (excl. *L. decumbens* (Ait.) Lodd ex Steud.), *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Vaccinium uliginosum* L. (excl. subsp. *microphyllum* Lange). Все они формально подходят под определение гипоаркто-бореальных видов по локализации их ценоареала в северной тайге при одновременной высокой встречаемости в поясе криволесий, лесотундре и, как правило, южной тундре Европейской России.

Также учтены данные по трём доминирующим видам эпигейных кустистых лишайников: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. s. l. (incl. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss), *C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg. s. l. (incl. *C. stygia* (Fr.) Ruoss) и *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda. Для этих лишайников корректнее говорить о вхождении в область их ценоареала не только северной и крайнесеверной тайги, но и подзоны южных тундр.

Всего в обработку включены 16 видов (табл. 1). «Узкий» или «широкий» объём последних избран в зависимости от наиболее употребительного их понимания в литературе. Помимо 16 модельных, обсуждаются и другие гипоаркто-бореальные либо хорологически близкие к ним виды, в частности, *Trollius europaeus* L., *Chrysosplenium alternifolium* L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult., для Западносибирской Арктики – *Carex chordorrhiza* Ehrh., *Epilobium palustre* L. (Rebristaia, 2013) и др.

Анализ основывается на 3795 описаниях растительности, выполненных в 1996–2018 гг. при обследованиях малонарушенных, в том числе заповедных территорий Европейской России. Учтены те же географические пункты, что и при анализе ценогических позиций гипоарктических видов (Kucherov et al., 2023 b) (рис.; табл. 1). С. В. Чиненко сделаны 255 описаний близ п. Дальние Зеленцы, И. Б. Кучеровым – 2529 во всех остальных местностях, кроме Малоземельской и Тиманской тундр (Dedov, 2006) и района стационара «Сивая Маска» в Полярном Предуралье (Boch, Solonevich, 1972; Katenin, 1972). Часть описаний И. Б. Кучерова выполнена вместе с товарищами по экспедициям: С. А. Кутенковым (Институт биологии Карельского научного центра РАН), А. В. Разумовской (Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН), А. Г. Безгодовым (АО «Камский научно-исследовательский институт комплексных исследований глубоких и сверхглубоких скважин»), В. В. Чепиной (Иркутский государственный университет). Все описания выполнены в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных участков. Описания тундр и болот проводились на площади не менее 25 м², лесов – 400 м² с древостоем глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика выполнения описаний изложена ранее (Kucherov, 2019).

Ещё 336 описаний из Пинежского заповедника предоставлены авторам С. Ю. Поповым (Московский госуниверситет им. М. В. Ломоносова), 4 описания с островов Белого моря – Д. Е. Гимельбрантом (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН). 671 описание взято из литературы (Sambuk, 1932; Blagoveshchenskii, 1936; Nekrasova, 1938; Korchagin, 1940; Boch, Solonevich, 1972; Katenin, 1972; Paal, 1978; Korotkov, 1991; Dedov, 2006; Morozova et al., 2008; Zaugol'nova et al., 2009; Shevchenko, 2015). Описания, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале покрытий (Kucherov, 2019). Все описания хранятся в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Zverev, 2007; Kucherov et al., 2023 b).

При группировании описаний по ценофлорам в объёме формаций и групп ассоциаций применена доминантно-детерминантная классификация растительности, основывающаяся на классических работах В. Н. Сукачёва (Sukachev, 1928) и Б. Н. Городкова (Gorodkov,

1932) с рядом последующих региональных уточнений (Katenin, 1972; Dedov, 2006; Chinenko, 2013; Kucherov, 2019). Для анализа ценоотических позиций гипоаркто-бореальных видов выделены в целом те же укрупнённые типы сообществ, что и при анализе позиций гипоарктических видов (Kucherov et al., 2023 b).

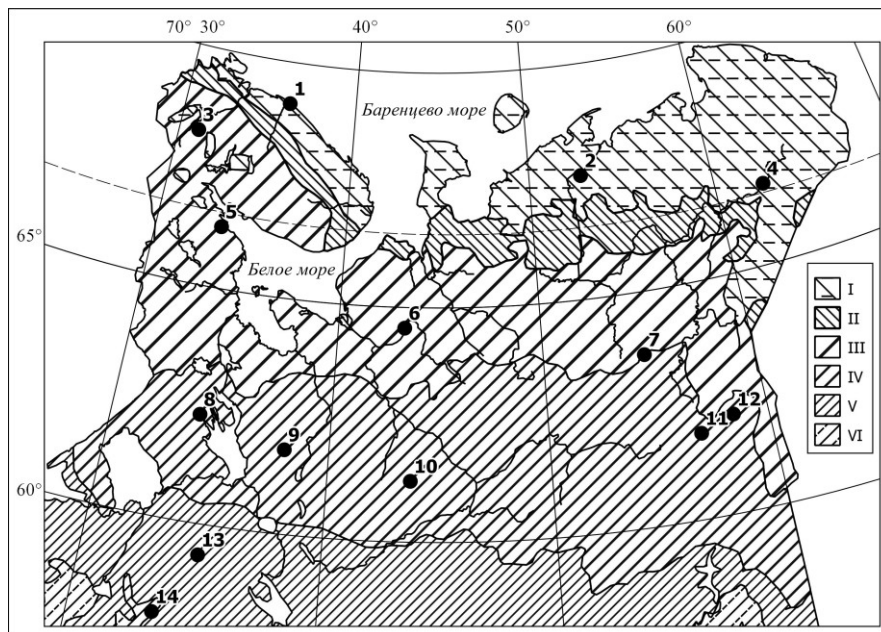


Рис. Местоположение обследованных территорий (Kucherov et al., 2023 b).

1 – окрестности п. Дальние Зеленцы; 2 – Малоземельская и Тиманская тундры; 3 – заповедник «Лапландский»; 4 – стационар «Сивая Маска»; 5 – южный берег губы Чупа; 6 – заповедник «Пинежский» (вместе с верховьями р. Кулой); 7 – окрестности п. Нижний Одес; 8 – заповедник «Кивач»; 9 – национальный парк «Кенозерский»; 10 – среднее течение р. Устья; 11, 12 – заповедник «Печоро-Ильчский», лесничества: 11 – Якшинское, 12 – Верхнепечорское; 13 – окрестности п. Сомино; 14 – национальный парк «Валдайский». Ботанико-географические зоны и подзоны (Isachenko, Lavrenko, 1980): I – тундры; II – предтундровые редколесья; III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная; VI – подтайга.

Fig. Location of the study areas (Kucherov et al., 2023 b).

1 – Dalniye Zelentsy Stlmnt vicinities; 2 – Malozemelskaia and Timanskaia Tundras; 3 – Lapland Biosphere Reserve; 4 – Sivaia Maska Permanent Study Area; 5 – Chupa Bay southern shore; 6 – Pinega Strict Nature Reserve (together with the Kuloi River upper reaches); 7 – Nizhnii Odes Stlmnt vicinities; 8 – Kivach Strict Nature Reserve; 9 – Kenozero National Park; 10 – Ustia River middle reaches; 11, 12 – Pechora-Ilych Biosphere Reserve: 11 – Yaksha Forestry, 12 – Upper-Pechora Forestry; 13 – Somino Stlmnt vicinities; 14 – Valdai National Park. Phytogeographical zones and subzones (Isachenko, Lavrenko, 1980): I – tundras; II – open subarctic woodlands; III–VI – taiga: III – northern, IV – middle, V – southern; VI – hemiboreal subzone.

1 – тундры: 1.1 – ерничково-вороничные лишайниковые (с господством *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, гемипростратной *Betula nana* L. и кустистых *Cladonia* spp.), 1.2–1.3 – ерничковые (с низким кустарниковым ярусом из ортотропной *B. nana*): 1.2 – чернично-вороничные зеленомошные (с согосподством *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus* L., в моховом ярусе – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), 1.3 – сфагново-зеленомошные и сфагновые (со *Sphagnum rusowii* Warnst., *S. girgensohnii* Russ., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr.; набор доминантов яруса эрикоидных кустарничков варьирует в зависимости от региона).

2 – пустоши: 2.1 – приморские вороничники и дёрвенники (с *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.), лапландские приозёрные голубичники из *Vaccinium uliginosum*, 2.2 – средне- и южнотаёжные верещатники из *Calluna vulgaris* (L.) Hull. и боровые пустоши

с *Festuca ovina*. Сюда же отнесены вторичные овсяницевые (с *F. ovina* s. l.) долгомошные тундры Европейского Северо-Востока (Katenin, 1972; Dedov, 2006).

3 – сфагновые болота: 3.1 – бугры, гряды и кочки (из *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium* (C. Jens. ex Russ.) C. Jens., в тундровой зоне с участием *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr. и *Polytrichum* spp.), 3.2 – ковры (со *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr.) и мочажины (со *S. fallax*, *S. majus* (Russ.) C. Jens., в тундровой зоне *S. lindbergii* Schimp.).

4 – приречные и приозёрные водноосочники из *Carex aquatilis*.

5 – влажноразнотравные луга (с господством *Geranium sylvaticum* s. l., *G. palustre* L. (в южной тайге), *Trollius europaeus* и других двудольных гигромезофильных трав).

6 – кустарниковые ивняки: 6.1 – из *Salix lanata* L. травяные (с *Geranium sylvaticum* s. l., *Trollius europaeus*, *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. и др.), 6.2 – из *S. phylicifolia* и/или *S. lapponum* сфагновые (со *Sphagnum warnstorffii* Russ. или *S. riparium* Aongstr.).

7 – ельники из *Picea abies* (L.) Karst. s. l.: 7.1 – черничные и воронично-черничные зеленомошные, 7.2 – высокотравные (аконитовые с *Aconitum septentrionale* Koelle, таволговые с *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., гераниевые с *Geranium sylvaticum* s. l.), 7.3 – мезотрофные (со *Sphagnum girgensohnii*) и олиготрофные (со *S. angustifolium*) сфагновые.

8 – сосняки из *Pinus sylvestris* L.: 8.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные на песках и силикатных скалах, 8.2 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 1.

Из анализа исключены сообщества, для которых модельные гипоаркто-бореальные виды нехарактерны. Это ключевые и иные гипновые болота, большинство типов злаковых лугов, мелколиственные леса, пойменные ивняки таёжной зоны из *Salix dasyclados* Wimm. и *S. viminalis* L., южно- и подтаёжные сосняки травяно-зеленомошные. Сообщества с умеренно выраженной ролью гипоаркто-бореальных видов (сосняки зеленомошные, ельники и сосняки на выходах карстующихся пород) упоминаются в тексте, но не включены в табл. 1.

Чтобы выявить влияние зональности на ценотические позиции видов, типы сообществ объединены в следующие широтные ряды. 1) Ряд на бедных песчаных и каменистых почвах: ерничково-кустарничковые лишайниковые тундры – сосняки воронично-лишайниковые в северной тайге – сосняки лишайниковые в средней и южной тайге. 2) Плакорный ряд: ерниковые зеленомошные тундры – ельники воронично-черничные в северной тайге – ельники черничные в средней тайге. 3) Ряд на богатых почвах при основании склонов и в ложбинах: ивняки из *Salix lanata* травяные в тундровой зоне – ельники высокотравные в северной и средней тайге. 4) Ряд на заболоченных кислых почвах с маломощной торфяной залежью: ерниковые сфагновые тундры – мезотрофные и олиготрофные ельники сфагновые. 5) Ряд на торфяных грядках и буграх олиготрофных и мезотрофных болот. 6) Ряд на сфагновых коврах и в мочажинах (аналогично). 7) Ряд в ивняках из *Salix phylicifolia*. 8) Ряд в водноосочниках. Первые 6 рядов из 8 аналогичны таковым при анализе изменчивости ценотических позиций гипоарктических видов (Kucherov et al., 2023 b).

Для оценки значимости наблюдаемых изменений для каждого из рядов с помощью программы Statsoft Statistica 7 рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (r_s) (Spearman, 1904) между средним ПП модельных видов и значениями метеопараметров, характеризующих теплообеспеченность вегетации и континентальность климата (табл. 1, 2).

Оценка теплообеспеченности проводится по среднегодовой сумме градусо-дней выше 10°C (GDD), то есть сумме превышений среднесуточных температур над указанной базовой температурой, что составляет наибольшее слагаемое суммы эффективных температур. Значения GDD взяты по данным сети среднемноголетней (1983–2004 гг.) спутниковой метеосъёмки (NASA..., 2018). Для оценки континентальности на основе данных из этой же сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднемноголетних температур самого тёплого и самого холодного месяца и географическую широту (Tuhkanen, 1980). Значения r_s приводятся в табл. 2. Коэффициент Спирмена избран для расчётов, по-

сколькx выборки описаний неравновелики (Kucherov et al., 2023 b).

Мы считаем правомерным проводить сопряжённый анализ ценоотических позиций сосyдистых растений вместе с таковыми мхов и лишайников. Виды последних, как эпигейные, так и эпифитные и эпиксильные, могут выступать в роли диагностических не только при дифференциации брио- и лишeносинузий (Mucina et al., 2016; и др.), но и на уровне лесного сообщества в целом. При этом они формируют единые детерминантные группы вместе с сосyдистыми растениями (Kucherov, 2016, 2019; Kucherov et al., 2021). При необходимости значимости множественной позитивной сопряжённости видов в этих группах подтверждается непараметрическим Q-критерием Кокрена (Kucherov, 2019, 2021).

При оценке тяготения гипоаркто-бореальных видов к тем или иным эколого-ценоотическим и историческим свитам растительности привлечены данные для более обширных территорий, включая Центральную Европу, Урал и север Сибири. При этом наряду с литературными сведениями использованы материалы полевых наблюдений авторов. Периодизация голоцена принята по Н. А. Хотинскому (Khotinskii, 1977).

Таблица 1

Постоянство и проективное покрытие гипоаркто-бореальных видов в сообществах тундровой и таёжной зон Европейской России

Table 1

Constancy and cover of hypoarctic-boreal species in different types of tundra and taiga zone communities in European Russia

Виды	Типы сообществ															
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	3.1	3.2	4	5	6.1	6.2	7.1	7.2	7.3	8.1	8.2
1. Окрестности п. Дальние Зеленцы, подзона южных гипоарктических тундр, 69°N, 36°E; GDD=70; K=12,9																
<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	14 ⁺	73⁸	58 ¹	45 ²	–	18 ⁺	4 ⁺	–	1 ¹	40 ¹	20 ⁺	–	–	–	–	–
<i>Festuca ovina</i> s. l.	25 ⁺	35 ¹	8 ⁺	68 ³	–	6 ⁺	–	–	1 ³	–	40 ²	–	–	–	–	–
<i>Carex aquatilis</i>	–	4 ⁺	8 ²	1 ⁺	–	12 ¹	27 ⁴	–	–	–	20 ⁺	–	–	–	–	–
<i>C. vaginata</i>	5 ⁺	15 ⁺	25 ⁺	1 ⁺	–	35 ¹	8 ⁺	–	–	–	20 ²	–	–	–	–	–
<i>Listera cordata</i>	–	4 ⁺	–	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Salix lapponum</i>	–	2 ⁺	17 ¹	–	–	29 ⁺	35 ²	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. phlyctifolia</i>	–	10 ⁺	8 ⁺	1 ⁺	–	12 ⁺	12 ⁺	–	–	–	60¹⁵	–	–	–	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i>	–	2 ⁺	–	9 ⁺	–	18 ⁺	4 ⁺	–	2²⁵	60 ⁴	–	–	–	–	–	–
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	–	–	8 ⁺	–	–	12 ⁺	8 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium uliginosum</i>	34 ¹	38 ²	50⁷	59 ⁵	–	94⁷	46 ¹	–	1 ¹	20 ⁺	60 ²	–	–	–	–	–
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	86⁹	77 ¹	75 ²	69 ²	–	88 ³	19 ⁺	–	1 ⁺	–	20 ⁺	–	–	–	–	–
<i>C. rangiferina</i> s. l.	75 ⁵	63 ²	83 ³	5 ¹	–	88 ⁴	19 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. stellaris</i>	32 ¹	10 ⁺	33 ⁺	3 ⁺	–	18 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 255)	53	52	12	78	0	17	26	0	2	10	5	0	0	0	0	0
2. Малоземельская и Тиманская тундры, подзона южных гипоарктических тундр, 68°N, 52–55°E; GDD=262; K=37,7																
<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	18 ⁺	100 ⁺	–	–	17 ¹	–	–	–	67 ¹	36 ²	–	–	–	–	–	–
<i>Festuca ovina</i> s. l.	95 ¹	100 ²	–	–	100⁵⁰	–	–	–	50 ²	12 ¹	6 ⁺	–	–	–	–	–
<i>Carex aquatilis</i>	–	–	47¹⁰	–	–	–	–	–	8 ¹	16 ⁺	65²⁹	–	–	–	–	–
<i>C. globularis</i>	–	67 ⁺	–	–	–	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. vaginata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	17 ⁺	–	–	–	–	–	–	–
<i>Salix lapponum</i>	–	–	–	–	–	–	50 ⁺	–	17 ⁺	64¹⁸	65²³	–	–	–	–	–
<i>S. phlyctifolia</i>	–	67 ¹	–	–	–	–	–	–	–	88²⁸	76²⁸	–	–	–	–	–
<i>Rubus arcticus</i>	–	100 ¹	–	–	83 ⁺	–	–	–	42 ¹	64 ¹	35 ⁺	–	–	–	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	–	33 ⁺	–	–	–	–	–	–	75⁷	100⁸	41 ³	–	–	–	–	–
<i>Ledum palustre</i>	23 ⁺	100 ¹	60 ¹	–	–	100¹⁷	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	–	–	–	–	–	25 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium uliginosum</i> s. l.	–	100 ²	27 ¹	–	17 ¹	31 ⁺	–	–	25 ⁺	16 ⁺	35 ¹	–	–	–	–	–
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	86 ³	100 ³	47 ⁺	–	–	81 ¹	–	–	50 ⁺	4 ⁺	12 ⁺	–	–	–	–	–
<i>C. rangiferina</i> s. l.	86 ¹	100 ¹	20 ⁺	–	–	56 ⁺	–	–	33 ⁺	8 ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>C. stellaris</i>	32 ⁴	33 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> (Σ = 154)	22	31	15	0	6	16	10	0	12	25	17	0	0	0	0	0
3. Заповедник «Лапландский», горные гипоарктические тундры и крайнесеверная тайга, 68°N, 31°E; GDD=208; K=32,2																
<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	24 ¹	88 ³	86⁸	42 ¹	1 ⁺	8 ⁺	–	–	–	+	8 ¹	84 ⁵	88 ⁶	50 ¹	36 ⁺	32 ⁺
<i>Festuca ovina</i> s. l.	17 ⁺	6 ⁺	14 ⁺	17 ⁺	2 ⁶	4 ⁺	–	–	–	–	16 ⁺	4 ⁺	21 ⁺	8 ⁺	5 ⁺	–

Виды	Типы сообществ															
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	3.1	3.2	4	5	6.1	6.2	7.1	7.2	7.3	8.1	8.2
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	67 ⁵	62 ³	8 ⁺	-	-	-	10 ⁺	51 ⁵	-	54 ⁶	19 ²	86 ¹⁰
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	83 ³²	8 ⁺	-	-	-	-	-	15 ⁺	-	7 ⁺	94 ¹⁹	11 ¹
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	50 ¹²	12 ⁺	1 ⁺	-	-	-	-	20 ⁺	-	2 ⁺	94 ¹⁸	14 ¹
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	67 ⁵	5 ⁺	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	1 ⁺	73 ¹⁵	11 ¹
<i>n</i> ($\Sigma = 461$)	0	0	0	0	6	60	92	1	4	0	10	61	68	83	48	28

7. Окрестности п. Нижний Одес, «типичная» северная тайга, 64°N, 55°E; GDD=410; K=44,1

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100 ⁵	17 ⁺	59 ¹	33 ¹	13 ⁺
<i>Festuca ovina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8 ⁺	33 ⁺	-	-	-
<i>Carex aquatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17 ⁺	-	-	-
<i>C. globularis</i>	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	-	-	-	36 ⁺	33 ⁺	100 ⁹	-	78 ⁶
<i>C. vaginata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17 ⁺	-	-	-
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6 ⁺	-	47 ⁺	-	8 ⁺
<i>Salix lapponum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7 ⁺
<i>S. phyllicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33 ¹⁰	4 ⁺	-	1 ⁺
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	8 ⁺	83 ¹	14 ⁺	-	5 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	-	-	-	-	2 ⁴	-	-	-	15	-	-	11 ⁺	100 ¹¹	-	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	-	71 ²	-	-	-	-	-	14 ²	-	42 ⁵	-	66 ⁸
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	43 ¹	-	-	-	-	-	-	-	8 ⁺	-	37 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	29 ³	-	-	-	-	-	39 ³	17 ⁺	65 ³	42 ¹	92 ¹³
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	-	-	-	39 ¹	-	20 ⁺	100 ⁶	41 ¹
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	-	-	-	31 ¹	-	9 ⁺	100 ⁶	50 ¹
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	-	-	-	25 ²	-	7 ⁺	100 ¹³	38 ¹
<i>n</i> ($\Sigma = 250$)	0	0	0	0	3	7	24	0	1	0	0	36	6	85	12	76

8. Заповедник «Кивач», средняя тайга, 62°N, 33°E; GDD=484; K=35,6

<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	-	-	13 ⁺	-	-	-	7 ⁺	-	-	60 ⁵	7 ⁺	24 ¹	24 ¹	20 ⁺
<i>Festuca ovina</i>	-	-	-	-	63 ¹⁰	-	-	-	7 ⁺	-	-	-	-	-	27 ¹	-
<i>Carex globularis</i>	-	-	-	-	-	26 ¹	-	-	-	-	-	10 ⁺	14 ⁺	88 ⁵	3 ⁺	78 ⁷
<i>C. vaginata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	3 ⁺	18 ⁺	15 ⁺	-	6 ⁺
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	6 ⁺
<i>Salix lapponum</i>	-	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-	-	-	6 ⁺	-	-	-	-
<i>S. phyllicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	31 ²	-	4 ⁺	5 ⁺	-	1 ⁺
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	5 ⁺	21 ⁺	44 ¹	-	18 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	71 ⁴	-	6 ⁺	28 ⁺	57 ¹	2 ⁺	-	4 ⁺
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	-	71 ⁴	-	-	-	-	-	-	-	24 ¹	3 ⁺	71 ¹¹
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	29 ⁺	7 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	52 ³	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28 ¹
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	100 ¹⁴	3 ⁺	-	-	-	-	-	5 ⁺	-	-	92 ¹³	15 ⁺
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	50 ⁴	19 ⁺	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	92 ¹⁶	20 ⁺
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	13 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	51 ¹	1 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 324$)	0	0	0	0	8	31	29	0	14	0	16	40	28	41	37	80

9. Национальный парк «Кенозерский», средняя тайга, 61°N, 38°E; GDD=544; K=38,4

<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	-	-	40 ¹	-	-	-	-	-	-	84 ⁵	20 ⁺	26 ⁺	27 ⁺	12 ⁺
<i>Festuca ovina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9 ⁺	-
<i>Carex aquatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	100 ⁵²	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. globularis</i>	-	-	-	-	-	9 ¹	-	-	-	-	-	2 ⁺	4 ⁺	79 ⁵	-	55 ³
<i>C. vaginata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9 ⁺	2 ⁺	-	-
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14 ⁺	-	-
<i>Salix lapponum</i>	-	-	-	-	-	9 ⁺	-	-	-	-	33 ¹⁹	-	-	-	-	3 ⁺
<i>S. phyllicifolia</i>	-	-	-	-	-	9 ⁺	-	-	8 ⁺	-	83 ³²	-	-	-	-	-
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6 ⁺	10 ¹	-	3 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	17 ⁺	-	-	14 ⁺	87 ²	5 ⁺	-	2 ⁺
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	-	59 ⁵	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	10 ⁺	18 ⁺	83 ⁸
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	9 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	20 ¹	64 ⁴	-	-	-	-	-	-	5 ¹	9 ⁺	74 ³
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	-	20 ⁺	9 ⁺	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	64 ³	8 ⁺
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	-	5 ⁺	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	-	91 ⁹	6 ⁺
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	-	9 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	82 ⁹	6 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 285$)	0	0	0	0	5	22	3	7	12	0	6	43	69	42	11	65

Avenella flexuosa | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 29⁺ | 2⁺ | 14⁺ | - | 8⁺

Виды	Типы сообществ															
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	3.1	3.2	4	5	6.1	6.2	7.1	7.2	7.3	8.1	8.2
<i>Carex globularis</i>	-	-	-	-	-	-	25 ¹	-	-	-	-	14 ⁺	-	64 ⁶	-	45 ²
<i>C. vaginata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7 ⁺	-	-	-
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3 ⁺
<i>Salix lapponum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3 ⁺
<i>S. phylicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	-	2 ⁺	-	-	-
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺	3 ⁺	-	3 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁺	71 ¹	1 ⁺	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26 ²
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	67 ¹	25 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	67 ¹	25 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	21 ⁺	82 ¹²
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺	-	3 ⁺	100 ⁴	13 ⁺
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺	-	-	100 ⁶	16 ⁺
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	86 ⁴	3 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 204$)	0	0	0	0	0	3	4	0	3	0	1	21	42	78	14	38

11. Заповедник «Печоро-Ильчский», Якшинское лесничество, средняя тайга, 62°N, 57°E; *GDD*=468; *K*=44,4

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	-	-	-	-	2 ⁺	-	-	-	-	-	-	67 ¹	12 ⁺	33 ¹	20 ⁺	21 ¹
<i>Festuca ovina</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11 ⁺	-	-	4 ⁺	-
<i>Carex aquatilis</i>	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	94 ⁴³	-	-	15	-	6 ⁺	11 ⁺	-	-
<i>C. globularis</i>	-	-	-	-	-	6 ¹	2 ⁺	-	-	-	-	39 ²	6 ⁺	94 ¹³	-	89 ¹¹
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6 ⁺	6 ⁺	-	2 ⁺
<i>Salix phylicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	65	-	-	6 ¹	-	4 ⁺
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6 ⁺	6 ⁺	11 ⁺	-	2 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	80 ³	-	-	39 ⁺	59 ²	6 ⁺	-	4 ⁺
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	1 ⁺	29 ¹	5 ⁺	-	-	-	-	11 ⁺	-	17 ¹	24 ⁺	83 ¹²
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	35 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	2 ¹	39 ²	3 ⁺	-	-	-	-	11 ⁺	-	17 ¹	12 ⁺	81 ¹⁰
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11 ⁺	-	-	96 ¹⁹	36 ¹
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	1 ⁵	3 ⁺	-	-	-	-	-	22 ⁺	-	17 ⁺	100 ²⁵	51 ²
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	6 ⁺	-	-	88 ¹⁰	28 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 239$)	0	0	0	0	3	31	58	16	5	0	1	18	17	18	25	47

12. Заповедник «Печоро-Ильчский», Верхнепечорское лесничество, средняя тайга, 62°N, 58°E; *GDD*=388; *K*=45,6

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁺	-	-	-	5 ⁺	33 ¹	30 ⁺	-
<i>Carex aquatilis</i>	-	-	-	-	-	-	8 ⁺	100 ³⁰	-	-	-	-	-	10 ⁺	-	-
<i>C. globularis</i>	-	-	-	-	-	18 ¹	8 ⁺	-	10 ⁺	-	-	63 ¹	10 ⁺	100 ⁸	-	-
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	57 ⁺	-	-
<i>Salix phylicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	8 ⁺	17 ¹	-	-	2 ⁵⁰	-	-	5 ⁺	-	-
<i>Rubus arcticus</i>	-	-	-	-	-	-	8 ⁺	-	10 ⁺	-	-	13 ⁺	48 ⁺	67 ¹	-	-
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	80 ³	-	1 ⁺	-	100 ³	5 ⁺	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺	-	2 ¹
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	18 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 ¹
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	36 ¹	8 ⁺	-	10 ⁺	-	-	-	-	5 ⁺	-	4 ⁸
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	1 ¹⁵	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺	100 ²³	-
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 ⁺	70 ⁷	-
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13 ¹	-	-	20 ²	-
<i>n</i> ($\Sigma = 128$)	0	0	0	0	2	11	12	6	10	0	2	8	42	21	10	4

13. Окрестности п. Сомино, южная тайга, 59°N, 35°E; *GDD*=658; *K*=36,1

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	-	-	-	-	22 ¹	-	-	-	33 ⁺	-	-	100 ⁸	-	75 ¹	30 ⁺	35 ²
<i>Festuca ovina</i> s. l.	-	-	-	-	72 ²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40 ¹	-
<i>Carex aquatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	45	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. globularis</i>	-	-	-	-	-	6 ¹	5 ⁺	-	-	-	-	-	-	75 ⁵	-	38 ²
<i>Salix lapponum</i>	-	-	-	-	-	3 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4 ⁺
<i>S. phylicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	2 ⁺	-	67 ¹	-	10	-	-	-	-	4 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i>	-	-	-	-	6 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	33 ⁺	-	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	-	43 ¹	20 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	46 ³
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-	-	-	-	-	17 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	49 ²	16 ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	58 ⁴
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	-	-	-	-	61 ³	6 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	-	100 ¹³	4 ⁺
<i>C. rangiferina</i> s. l.	-	-	-	-	11 ¹	17 ⁺	5 ⁺	-	-	-	-	-	-	-	90 ⁸	31 ⁺
<i>C. stellaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20 ¹	-
<i>n</i> ($\Sigma = 155$)	0	0	0	0	18	35	44	1	3	0	1	7	6	4	10	26

Виды	Типы сообществ															
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	3.1	3.2	4	5	6.1	6.2	7.1	7.2	7.3	8.1	8.2
14. Национальный парк «Валдайский», южная тайга, 58°N, 33°E; GDD=727; K=34,9																
<i>Avenella flexuosa</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	25 ²	–	–	11 ⁺	11 ⁺
<i>Festuca ovina</i>	–	–	–	–	8 ²	–	–	–	–	–	–	–	–	–	33 ⁺	–
<i>Carex globularis</i>	–	–	–	–	–	10 ⁺	–	–	–	–	–	17 ⁺	–	2 ³	–	39 ¹
<i>Listera cordata</i>	–	–	–	–	–	5 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Salix lapponum</i>	–	–	–	–	–	–	20 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i>	–	–	–	–	4 ⁺	–	–	–	78 ⁶	–	–	–	1 ⁺	–	–	–
<i>Ledum palustre</i>	–	–	–	–	–	71 ⁴	5 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	67 ⁵
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	–	–	–	–	–	19 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium uliginosum</i>	–	–	–	–	–	67 ²	10 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	100 ⁷
<i>Cladonia arbuscula</i>	–	–	–	–	4 ⁺	5 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	89 ⁴	6 ⁺
<i>C. rangiferina</i>	–	–	–	–	4 ⁺	29 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	67 ¹²	17 ⁺
<i>n</i> ($\Sigma = 120$)	0	0	0	0	25	21	20	0	9	0	0	12	3	3	9	18

Примечания. Типы сообществ: 1 – тундры и скальные лесотундры: 1.1 – ерничково-вороничные лишайниково-вые; 1.2, 1.3 – ерничковые: 1.2 – чернично-вороничные зеленомошные, 1.3 – сфагново-зеленомошные и сфагновые. 2 – пустоши: 2.1 – приморские и приозёрные кустарничковые, 2.2 – тундровые и боровые овсяницево-вые. 3 – сфагново-ые болота: 3.1 – бугры и гряды, 3.2 – ковры и мочажины. 4 – приречные и приозёрные водноосочники. 5 – влажно-разнотравные луга. 6 – ивняки: 6.1 – из *Salix lanata* травяные, 6.2 – из *S. phlycifolia* сфагновые. 7 – ельники: 7.1 – черничные и воронично-черничные зеленомошные, 7.2 – высокотравные, 7.3 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. 8 – сосняки: 8.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные, 8.2 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. Для видов даны постоянство (%) и среднее проективное покрытие (ПП) (в надстрочном регистре, %). При числе описаний менее 5 постоянство выражено как число регистраций; для единственного описания указаны только покрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0,5 % отмечены знаком «+». Прочерк «–» означает отсутствие вида; *n* – число описаний. GDD – сумма градусо-дней выше 10°C; *K* – коэффициент континентальности Конрада.

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценогические позиции отдельных таксономических и эколого-физиономических групп гипоаркто-бореальных видов в разных широтных и долготных выделах

Рассмотрим изменение ценогических позиций гипоаркто-бореальных видов в направлении с юга на север, поскольку эти виды предположительно относятся к бореальным мигрантам.

1.1. Гипоаркто-бореальные эрикоидные кустарнички (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) в подтайге и южной тайге Европейской России свойственны соснякам сфагновым по краю верховых болот, кочкам и грядам в их центральной части. Изредка и в малом обилии эти виды проникают и на сфагновые ковры между кочками (здесь и далее до конца раздела 1 см. табл. 1). Ценоспектр *Oxycoccus microcarpus* ещё уже. Она растёт лишь на высоких грядах из *Sphagnum fuscum*, при этом в южной тайге встречается лишь изредка, а в подтайге – крайне редко.

Сходная ценогическая приуроченность видов наблюдается и к югу от территории, охваченной табл. 1, в подтайге Поволжья, а также в Центральной Европе. Здесь *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre* тоже тяготеют к верховым болотам и заболоченным соснякам и березнякам (из *Betula pubescens* Ehrh.). Первый вид встречается вплоть до Атлантического океана, а более континентальный второй – лишь в Прибалтике и Северо-Восточной Польше (Leuschner, Ellenberg, 2017). *Oxycoccus microcarpus*, кроме Прибалтики, характерна для Карпат и Альп, но на данной широте также не идёт западнее (Hultén, Fries, 1986).

В средней тайге ценогические позиции видов в целом сходны с таковыми в южной. Однако *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre* встречаются здесь не только в сосняках, но и в ельниках сфагновых, чаще всего на кочках и при стволах (Kucherov, Kutenkov, 2020). В среднетаёжном Предуралье они заходят и в сосняки лишайниковые на песках по краю болот. В то же время в районах залегания известняков встречаемость и обилие видов снижаются, прежде всего, у *L. palustre*. На юго-западе Архангельской области (в Кенозерье) *Vaccinium uliginosum* иногда проникает на боровые пустоши, в том числе вдали от болот.

В северной тайге ценоспектры всех трёх видов кустарничков в той или иной мере расширяются. Как известно (Zinserling, 1932; Kucherov, 2019), *Ledum palustre* и *Vaccinium uligi-*

nosum выходят здесь на водоразделы, сопутствуя *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* L. Нередко они входят и в число доминантов в ельниках и сосняках зеленомошных и лишайниково-зеленомошных, в Карелии также в сосняках скальных. Обычно вместе с этими видами кустарничков произрастает и гипоарктическая *Empetrum hermaphroditum*. Положения *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* в заболоченных лесах и на болотах тоже усиливаются. Сходные положения виды занимают и в северной тайге Скандинавии, а также на Урале. При этом они населяют не только хвойные леса, но и березняки (из *Betula pubescens* s. l.) приморские мелкотравные и горные кустарничково-зеленомошные и папоротничковые (с *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), берёзовые криволесья, кустарниковые ивняки из *Salix phylicifolia* (Hämét-Ahti, 1963; Fremstad, 1998; Dyogteva, Dubrovskii, 2014). На побережьях Белого моря *Vaccinium uliginosum* становится одним из доминантов пустошей и скальных кустарничковых лесотундр по берегам островов и проникает на влажноразнотравные луга.

Менее типичны эти виды для ельников высокоотравных, где лишь изредка и в малом обилии встречаются при стволах. Однако они вполне обычны в ельниках на карбонатном и сульфатном карсте по обрывистым берегам Пинеги, Сойвы, Белой Кедвы, Пижмы и других рек Европейского Северо-Востока. Достаточно вспомнить «горные сосняки» с багульником по Илычу и Унье в предгорьях Северного Урала или на р. Мыле на Тимане (Yudin, 1963). На влажных и холодных северных склонах карстовых логов Средней Пинеги развиты характерные разреженные листовничники (из *Larix sibirica* Ledeb. s. l.) багульниково-брусничные урало-сибирского облика (Kucherov, 2019). *Vaccinium uliginosum* и (в меньшем обилии) *Ledum palustre* проникают и в тундроподобные ассоциации с господством *Dryas octopetala* L. и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu на северных склонах логов (Yudin, 1963).

Ценоспектр *Oxycoccus microcarpus* также расширяется сравнительно со средней тайгой. В частности, в Республике Коми она начинает встречаться и в ельниках морошковых (с *Rubus chamaemorus* L.) сфагновых по ковру *Sphagnum flexuosum* Dozy et Molke, как правило, вместе с *Ledum palustre*. На болотах *Oxycoccus microcarpus* чаще и обильнее проникает с кочек на сфагновые ковры; её встречаемость на обоих элементах нанорельефа сходная.

Сказанное относится не только к «типичной» северной, но и к крайнесеверной тайге. Этим гипоаркто-бореальные виды отличаются от гипоарктических. Ценолитическая приуроченность последних часто меняется на границе между двумя полосами подзоны (Kucherov et al., 2023 b), то есть на границе Гипоарктического пояса (Yurtsev, 1966). Несмотря на это, совместное произрастание гипоаркто-бореальных и гипоарктических видов в сообществах крайнесеверной тайги наблюдается очень часто (Elina et al., 2000).

Напротив, при переходе в подзону южных гипоарктических тундр ценолитические положения гипоаркто-бореальных кустарничков меняются. При этом приуроченность разных видов становится различной. Однако все виды сходны в том, что в той или иной мере ограничены в своём участии в собственно тундровых сообществах.

Так, *Ledum palustre* в горных тундрах Кольской Лапландии обычен как на болотах, так и в зеленомошных и сфагновых ерниковых тундрах. Выше по склону, в ерничково-вороничной лишайниковой тундре он представлен гипоарктической гемипростратной var. *angustum* E. Busch с узкими листьями с завернутым внутрь нижним краем (Arkticheskaia..., 1980), габитуально сходной с *L. decumbens*, но не родственной ему.

Столь же обычен и более обилён *L. palustre* на торфяных болотах (где доминирует) и в крупноерничково-моховых южнотундровых сообществах п-ова Канин (Sergienko, 1986) и Малоземельской тундры (Dedov, 2006). На Канине он встречается так же часто, как и *L. decumbens* (Sergienko, 1986), но на болотах Большеземельской тундры – реже последнего и лишь на юге региона, для тундр же не приводится вовсе (Rebristaia, 1977).

Вид почти не идет в тундры и в горах Норвегии (Fremstad, 1998). Исключением служат лишь мезохонные вересковые лишайниково-моховые тундры (**Calluna-Bryophyta-Lichenes-тип**), развитые на контакте с крайнесеверной тайгой (Haarasaari, 1988). Очень редок *L. palustre* и в тундрах Восточного Мурмана. Однако в районе Печенгской губы он про-

никает в сырые берёзовые редколесья (из *Betula czerepanovii* Orlova) и ивняки.

На Ямале *L. palustre* тоже произрастает лишь в редколесьях и ивняках, то есть проявляет себя как бореальный вид, тогда как *L. decumbens* обычен и в южных, и в северных гипоарктических тундрах (Rebristaia, 2013). На Таймыре, однако, *L. palustre* достигает подзоны типичных тундр (Pospelova, Pospelov, 2007). Но и здесь он более обычен в лиственничных (из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) редколесьях и склоновых ольховниках (из *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar) по р. Хатанге и (восточнее) на Анабарском плато.

Vaccinium uliginosum subsp. *uliginosum* в горных тундрах Лапландского заповедника приурочена к тем же типам сообществ, что и *Ledum palustre*. В отличие от последнего, в ерниковых зеленомошных тундрах она выступает не сопутствующим видом, а одним из доминантов. Кроме того, вид доминирует по берегам озёр долинно-лесного пояса, формируя характерные голубичные пустоши. Дериваты этих сообществ отмечены нами и намного южнее – в средней тайге Кенозерья по каменистым берегам оз. Вендозеро.

Между тем в ерничково-вороничных тундрах выше по склону subsp. *uliginosum* исчезает. Его замещает гипоарктомонтанный простратный subsp. *microphyllum* (= *V. gaultherioides* Bigel.) с мелкими опушёнными листьями и винно-сладкими ягодами (Arkticheskaia..., 1980).

На п-ове Канин subsp. *uliginosum* очень обычен в лесотундре, на болотах и осыпях. Но в тундре его веовь замещает subsp. *microphyllum* (Sergienko, 1986). Видимо, к последнему таксону относится и основная часть указаний *V. uliginosum* для кустарничковых сообществ Малоземельской тундры (Dedov, 2006) и Сивой Маски (Katenin, 1972), а также для горных тундр Фенноскандии (Haapasaari, 1988; Fremstad, 1998). Для Большеземельской тундры приводится только subsp. *microphyllum* (Rebristaia, 1977), как и для горных тундр Урала. При этом в подгольцовых мелколесьях от Приполярного до Южного Урала обычен уже subsp. *uliginosum* (Gorchakovskii, 1975). На Ямале он изредка встречается в ивниках и ольховниках речных террас, только в лесотундре, тогда как subsp. *microphyllum* на южных склонах отмечен даже в арктических тундрах. Аналогичное соотношение региональных ареалов наблюдается и у *Vaccinium vitis-idaea* в сравнении с *V. minus* (Lodd.) Worosch. (Rebristaia, 2013). В лесотундре плато Путорана *V. uliginosum* subsp. *uliginosum* встречается чаще и в большем обилии, чем subsp. *microphyllum*; в кустарничковых тундрах соотношение обратное.

В горах Европы ареал *V. uliginosum* достигает Пиренеев и Балканского п-ова и ограничен изотермами средних температур самого холодного месяца -2° и 3° С (Dahl, 1998). В регионах с прохладным влажным климатом и снежной зимой вид наряду с *V. vitis-idaea* и *V. myrtillus* приобретает высокую конкурентоспособность и доминирует на кустарничковых пустошах выше границы леса и на вырубках. На равнине такими пустошами замещаются верещатники из *Calluna vulgaris* при росте пастбищной нагрузки (Leuschner, Ellenberg, 2017). Вид участвует и в зарастании дюн по берегам Северного моря (Fremstad, 1998).

Oxycoccus microcarpus на юге тундровой зоны, как и в зоне тайги, растёт на сфагновых кочках. Последние в тундрах Северо-Востока Европейской России развиты в западинах между буграми на крупно- (Sergienko, 1986) или плоскобугристых (Rebristaia, 1977) болотах, а на Ямале – на сравнительно ровных участках осоково-моховых болот (Rebristaia, 2013). На плоскобугристых болотах Большеземельской тундры вид считается бореальным реликтом (Rebristaia, 1977). Лишь иногда *O. microcarpus* встречается в заболоченных приморских тундрах Мурмана и беломорских островов, но при этом на Мурмане осваивает не только кочки, но и моховые ковры между ними. Вдобавок вид заходит в сфагновые ивняки и нередок на влажных низкотравных луговинах на склонах приморских террас (*Drepanoclado revolventis*–*Trichophoretum cespitosi* Nordh. 1928), где произрастает вместе с *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*. Эти луговые сообщества известны также из Финской Лапландии и с п-ова Рыбачий (Korolyova, 2006). В Норвегии вид отмечен также в скальных тундрах с *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. (Fremstad, 1998), а на возвышенности Кейвы на востоке Кольского п-ова – в багульниково-ерниковых тундрах.

На западных отрогах плато Путорана *Oxycoccus microcarpus* часта и довольно обильна

в заболоченных лиственничных редколесьях в нижней части склонов и в сфагновых ивняках по берегам озёр. На Анабарском плато вид тоже характерен для заболоченных редколесий и болот, где чаще встречается на буграх и кочках, чем на коврах.

Обобщая данные по всем трём видам, мы видим, что **и на южных, и на северных пределах их ареалов в Европе и Сибири их регистрации приурочены к сфагновым болотам, на северных границах отчасти также к ерниковым тундрам.** В то же время для северных границ ареалов гипоарктических видов более характерны их находки в типичных тундрах, будь то кустарничково-лишайниковые, ивково-моховые и т. д. (Rebristaia, 1977, 2013; Teliatnikov, 2003; Lavrinenko O., Lavrinenko I., 2020 a), но не на болотах. В этом гипоаркто-бореальные кустарнички тоже отличаются от гипоарктических.

В Восточной Сибири, на Приленской равнине, граничащей с Верхоянским хребтом, к югу от 70,5° с. ш. *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* s. str. и *V. vitis-idaea* s. str. произрастают в лиственничниках из *Larix cajanderi* Mayr. Севернее данного рубежа эти виды замещаются соответственно *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *V. minus*. Восточнее же они не встречаются вследствие незначительной мощности снежно-покрова в бассейнах рек Яны и Индигирки (Yurtsev, 1974).

1.2. Гипоаркто-бореальные кустистые кладонии. В условиях подтайги и лесостепи *Cladonia arbuscula* и *C. rangiferina* тяготеют к сосновым борам на песках по краю болот, отчасти также в остепненных борах, включая ленточные вдоль крупных рек. Обилие обоих видов возрастает после низовых пожаров. В южной тайге сосняки лишайниковые и лишайниково-зеленомошные встречаются шире, на озовых, камовых и зандровых песках. В этих лесах *Cladonia arbuscula* и *C. rangiferina* входят в число доминантов напочвенного яруса наряду с *Pleurozium schreberi*. В северной части южнотаежной подзоны в лишайниковом ковре наблюдается и примесь *Cladonia stellaris*. Оба вида кладоний с малым ПП представлены также на боровых пустошах, но почти никогда не проникают на сфагновые болота.

В средней тайге в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных на песках в число доминантов могут входить все три вида кладоний. Соотношение их обилий зависит от стадии послепожарной демутации: *C. arbuscula* и *C. rangiferina* обильнее всего на промежуточных стадиях восстановительной смены, тогда как *C. stellaris* – на финальной (Kucherov, 2019). В Южной Карелии, как и в тайге Фенноскандии в целом (Zinserling, 1932; Fremstad, 1998), кустистые кладонии формируют основу напочвенного яруса и в сосняках лишайниковых на сельгах. В силикатных ландшафтах все три вида в малом обилии проникают и на кочки в сосняках сфагновых и гряды безлесных сфагновых болот, где *C. rangiferina* s. l. уже может быть представлена *C. stygia*. На известняках и гипсах роль *C. stellaris* снижена; на болотах виды не встречаются. Кроме того, для *C. arbuscula* и (в меньшей степени) *C. rangiferina* характерно произрастание на боровых пустошах с господством *Festuca ovina* s. l. в травяном ярусе.

В северной тайге сосняки лишайниковые занимают наибольшие площади в обеих половинах подзоны, что обусловлено не только высокой частотой пожаров, но и макроклиматическими причинами (Oksanen, Ahti, 1982, цит. по: Kucherov, 2019), включая рост континентальности. При этом доминирующая роль *Cladonia stellaris* усиливается, а ценоспектры всех трёх видов кладоний расширяются. Все они регулярно, хотя и с малым ПП встречаются и в сосняках зеленомошных, при стволах в сосняках и ельниках сфагновых, на кочках и грядах болот, изредка также на почве в ельниках зеленомошных. Покрытие лишайников на возвышенных элементах болотных комплексов выражено возрастает к северу. Одновременно *C. arbuscula* s. l. и *C. rangiferina* s. l. начинают встречаться и на грядах, и в межгрядах. Гипоарктическая *C. stygia* произрастает не только на болотах, но и на скальных и приморско-пустошных экотопах, а *C. arbuscula* s. l. всё чаще оказывается представленной subsp. *mitis*, в том числе и в лишайниковых борах. Последний подвид доминирует и на овсяницевых боровых пустошах, изредка также в прибалтийских вороничниках. Однако в лапландских приозёрных голубичниках все виды кустистых кладоний встречаются лишь

как малообильные спутники доминирующих печёночников – прежде всего, *Solenostoma obovatum* (Nees) R. M. Schust.

Cladonia stellaris и *C. rangiferina* s. l. доминируют в ерничково-вороничных лишайниковых тундрах гор Лапландского заповедника, а *C. arbuscula* s. l. – в аналогичных тундрах побережья Восточного Мурмана. Как последний вид, так и *C. rangiferina* s. l. постоянны, но не обильны во всех прочих типах южных тундр Кольского п-ова, а также на кочках и грядах болот, овсяницево-пустошах и в приморских вороничниках. *C. stellaris* при этом встречается гораздо реже. Однако именно последний вид доминирует во всех субконтинентальных типах горных тундр Северной Фенноскандии (иногда с примесью *C. rangiferina* s. l.), лишь при перевыпасе оленей уступая господство видам *Stereocaulon* (Haapasaaari, 1988; Fremstad, 1998). При этом в более широко распространенных типах тундр, нейтральных в отношении континентальности, он переходит на роль вида-спутника. Одновременно в число доминантов напочвенного яруса наряду со мхами входит *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis*. Для океанических типов тундр лишайники нехарактерны. Исключением выступают скальные тундры в полосе крайнесеверной тайги, где subsp. *mitis* может примешиваться к *Racomitrium lanuginosum* (Haapasaaari, 1988).

На Кольском п-ове ерничково-лишайниковые тундры тоже развиты скорее на удалении от побережья Баренцева моря (Elina et al., 2000). Однако на Мурмане *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis* постоянна и умеренно обильна (IV^{+2}) в приморских тундрах с господством арктоальпийских кустарничков (*Loiseleurio–Diapensietum* (Fries 1913) Nordh. 1943) (Korolyova, 2006). Как этот вид, так и *C. rangiferina* s. l. (в основном *C. stygia*) обычны и в заболоченных бугристых тундрах на северо-востоке Кольского п-ова (Zinserling, 1935, цит. по: Korolyova, 2006), а также намного восточнее – на водоразделах Ямала (Teliatnikov, 2003).

В Альпах участки с господством *Cladonia stellaris* (*Empetro–Cladonietum stellaris* Du Rietz 1925) наблюдаются в голубично-вороничных тундрах непосредственно выше границы леса (Leuschner, Ellenberg, 2017). В целом для гор Центральной Европы *C. stellaris* отнесена к диагностическим видам кустарничковых тундр класса *Loiseleurio–Vaccinietaea* Eggler ex Schubert 1960 (Mucina et al., 2016). Но на Европейском Северо-Востоке диагностический потенциал вида на уровне класса снижается. Здесь сообщества с *C. stellaris* обычны в лесотундре и в мезохийных южных тундрах при основании склонов, тогда как с *C. arbuscula* s. l. – скорее в типичных тундрах (*Cladonietum rangiferinae-arbusculae* O. Lavrinenko et I. Lavrinenko 2020) и на торфяных буграх на север вплоть до Южного о-ва Новой Земли (Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 a, 2020 b).

В Малоземельской тундре все три рассматриваемых вида кладоний постоянно, но с малым ПП присутствуют и в ерничково-вороничных, и в ерничковых зеленомошных тундрах, *C. arbuscula* s. l. и *C. rangiferina* s. l. – также на грядах болот, изредка в ерничковых сфагново-влажноразнотравных лугах. В сравнении с этим в Полярном Предуралье ценоспектр *C. rangiferina* и *C. stellaris* сужается лишь до ерничковых тундр. При этом второй вид становится редким, возможно, под влиянием пожаров.

На Урале от Полярного до Северного *Cladonia stellaris* умеренно обильна в мезохийных ерничково-моховых горных тундрах, а на Южном – в воронично-ритидиевых (с *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.) тундрах на склонах крутизной до 20° и на пятнах мелкозёма среди каменных россыпей. *Cladonia rangiferina* s. l. более типична для голубично-вороничных пятнистых тундр Приполярного и Северного Урала (Gorchakovskii, 1975).

В лесотундре Таймыра *C. stellaris* обильна лишь в редколесьях, тогда как *C. arbuscula* s. l. и *C. rangiferina* s. l. – на буграх болот. Реже последние два вида встречаются в тундрах, ивняках и ольховниках. В малом обилии они отмечены и в подзонах типичных и арктических (у п. Диксон) тундр Таймыра, всюду и в тундрах, и на буграх плоскобугристых болот.

У кустистых кладоний, как и у эрикоидных кустарничков, находки на северных пределах ареалов приурочены к тундрам и болотам. В случае *Cladonia stellaris* это южнотундровые сообщества, тогда как у двух других видов – кустарничковые тундры или торфяные бугры в подзоне типичных тундр.

В резко континентальном климате Восточной Сибири диапазон экологических условий, для которых характерен сомкнутый покров кустистых кладоний, расширяется сравнительно с Европейской Россией и Западной Сибирью. Здесь обычны заболоченные лиственничники (из *Larix gmelinii*) кустарничково-лишайниковые. Виды *Cladonia* в них служат индикаторами бедности почв, но не их сухости, что связано с замедленным обогащением мерзлотных почв доступными гумусовыми соединениями (Kucherov, 2019). На Анабарском плато кустистые кладонии делают господство с зелёными и сфагновыми мхами под пологом лиственничных редколесий.

1.3. Гипоаркто-бореальные злаки. В таёжной зоне Европейской России и к югу от неё ценоотическая приуроченность *Avenella flexuosa* отличается от таковой *Festuca ovina*.

На южной границе ареала, в зоне широколиственных лесов (заповедник «Калужские засеки») *Avenella flexuosa* изредка и в малом обилии отмечена в сосняках и ельниках ландышевых (с *Convallaria majalis* L.). В подтайге Мордовского заповедника вид более обилен, но растёт лишь вдоль дорог в борах. Севернее, в южной и средней тайге *Avenella flexuosa* проявляет себя как вакциниетальный вид из свиты *Picea abies* s. l. (Клеоров, 1941; Tolmachyov, 1954; Kucherov, Zverev, 2021). Она сопровождает *Vaccinium myrtillus* в ельниках зеленомошных, увеличивая обилие к западу. На вырубках и по опушкам ельников и березняков из *Betula pendula* Roth вид кратковременно доминирует. Реже и с меньшим ПП *Avenella* встречается в сосняках брусничных, на кочках в сосняках и ельниках сфагновых.

В ельниках северной тайги встречаемость и ПП *A. flexuosa* возрастают к северу, достигая максимума в крайнесеверной тайге Лапландии, где вид уже представлен *subsp. montana*. На Северном Урале та же закономерность выявляется при подъёме в горы. Обилие *Avenella* возрастает не только в ельниках черничных, но и в производных от них березняках из *Betula pubescens* s. l. В Прибеломорье вид может входить в число доминантов низкотравных лугов. Увеличивается и его встречаемость в незаболоченных сосняках и на борových пустошах. *Avenella flexuosa subsp. montana* сопровождает *Vaccinium myrtillus* и в зеленомошных берёзовых криволесьях в горах Северной Фенноскандии (Hämét-Ahti, 1963; Elina et al., 2000), на Среднем и Северном Урале. В последнем регионе вид обычен и в горных лиственничниках (из *Larix sibirica* s. l.) зеленомошных (Dyogteva, Dubrovskii, 2014).

Festuca ovina в «Калужских засеках», кроме сосняков ландышевых и наземнейниковых (с *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), отмечена на песчаных береговых террасах, а также на борových пустошах. В подтайге (Baranova, Puzuguov, 2012), южной и средней тайге вид тоже доминирует на пустошах с лишайниковым покровом, изредка и с малым ПП встречается и в сосняках зеленомошных. При этом он «выпадает» из состава лесных ценофлор в районах залегания известняка.

На борových пустошах северной тайги *Festuca ovina* выступает лишь сопутствующим, хотя и постоянным видом. Эпизодически она заходит в незаболоченные сосняки и ельники, а на островах Белого моря постоянна в скальных лишайниковых лесотундрах с сосной. На этом фоне вызывают интерес находки вида на сфагновых кочках в приручейных ельниках долинно-лесного пояса гор Лапландского заповедника. Здесь вид вряд ли выступает реликтом сукцессии, то есть находки говорят о расширении его ценоспектра.

В то же время по берегам рек Двино-Печорского региона *Festuca ovina* s. l. вместе с *Carex ornithopoda* Willd., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. и *Dryas octopetala* входит в число доминантов под пологом *Juniperus communis* L. s. l. на сухих мелкообломочных осыпях известняка. Кроме того, она доминирует в петрофитных группировках с участием реликтовых лесостепных видов на осыпающихся южных склонах (Yudin, 1963).

Сравнительно с Европейской Россией и Уралом, ценоспектры обоих видов злаков сближаются, притом существенно расширяются в Западной Фенноскандии и Центральной Европе. В лесном поясе гор Норвегии *Avenella flexuosa* произрастает не только в хвойных, но и в широколиственных лесах зеленомошных и мелкотравных типов, а также в березняках крупнопоротниковых. *Festuca ovina*, кроме сосновых боров, характерна для смешанных

мелкотравных лесов на известняках, встречается и в приречных сероольшаниках (из *Alnus incana* (L.) Moench) и ивняках (видимо, тоже на скальных субстратах). Оба вида типичны для широкого спектра сообществ низкотравных лугов и кустарничковых пустошей. Кроме того, *Festuca ovina* формирует луговины на зарастающих дюнах, в том числе вместе с *Dryas octopetala* (Fremstad, 1998). В зарастании балтийских дюн участвует и *Avenella flexuosa*.

В Центральной Европе *Festuca ovina* нередка в буковых (из *Fagus sylvatica* L.) лесах на кислых модергумусных почвах (***Luzulo luzuloidis–Fagetum*** (Du Rietz 1923) Markgr. 1932 em. Meusel 1937), где произрастает вместе с *Avenella flexuosa*. Возможно, оба вида проникли сюда с пустошей под влиянием выпаса скота в лесу. Встречается *Festuca ovina* и в дубово-сосновых (с *Quercus robur* L.) лесах с буком, и в зарослях древовидного можжевельника (***Dicrano–Juniperetum*** Barkman 1968) (Leuschner, Ellenberg, 2017). Также вид выступает пионером послепожарного возобновления верещатников (Gimingham, 1992).

Avenella flexuosa обычна в широколиственных лесах не только из *Fagus sylvatica*, но также из *Acer pseudoplatanus* L., *Tilia platyphyllos* Scop. и *Quercus petraea* (Matuschka) Liebl. (***Deschampsio flexuosae–Acerenion pseudoplatani*** T. Müller 1992). Эти леса сохранились на силикатных осыпях в предгорьях Альп со времён атлантического оптимума голоцена, предшествовавшего экспансии *Fagus sylvatica*. В таких сообществах вид доминирует. Кроме того, *Avenella flexuosa* свойственна горным пихтовым (из *Abies alba* Mill.) и еловым лесам, а на равнине – сосновым борам (***Leucobryo–Pinetum*** Mat. 1962), дубовым и берёзово-дубовым лесам из *Quercus robur* и *Betula pubescens* на песках. Во всех равнинных типах лесных сообществ вид сопряжён с *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и *Calluna vulgaris*. На равнинных пустошах *Avenella flexuosa* может быть спутником как *Calluna vulgaris*, так и *Nardus stricta*. Вместе с последним она встречается и на горных лугах в Альпах, где обычна и в воронично-голубичных горных тундрах (***Empetro–Vaccinietum gaultherioidis*** Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 corr. Grabherr 1993) (Leuschner, Ellenberg, 2017).

В тундрах Северной Финляндии и Норвегии *Avenella flexuosa* s. l. выступает спутником *Vaccinium myrtillus* в условиях роста нивальности как в океанических, так и в субконтинентальных районах. *Festuca ovina* s. l. более характерна для тундр с доминированием *Empetrum hermaphroditum*, но иногда может и вместе с *Avenella* встречаться в черничниках по ковру перистых зелёных мхов (Наарасаари, 1988). На побережье Баренцева моря *Avenella flexuosa* subsp. *montana* служит одним из доминантов травяно-кустарничкового яруса в кустарничковых (с ПП до 15%) и травяных берёзовых криволесьях, зарослях берёзового стланика и ерниковых зеленомошных тундрах. Постоянна она и в тундрах всех прочих типов, кроме малоснежных. При этом в горах Лапландского заповедника максимум ПП *Avenella* смещается в сторону ерниковых сфагновых тундр, тогда как в зеленомошных она малообильна, хоть и постоянна. *Festuca ovina* s. l. также встречается в вороничных и в ерниковых тундрах всех типов, но лишь изредка. Иногда в малом обилии она заходит и в криволесья, а в Кейвах и в лишайниковые тундры. На Мурманском побережье оба обсуждаемых вида злаков обильны в приморских вороничниках, *F. ovina* также на приморских лугах и песчаных пляжах. Но в лапландских приозёрных голубичниках в число доминантов входит лишь *Avenella flexuosa*.

В качестве сопутствующего вида *A. flexuosa* s. l. присутствует в травяных ивняках Норвегии (***Salicetum geranium alpicolum*** Nordh. 1943, ***Rumici–Salicetum lapponum*** Dahl 1956). Вторая из ассоциаций известна также на Мурмане (Nordhagen, 1943; Korolyova, 2006; Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 b, 2021) (см. ниже). В то же время *Festuca ovina* постоянна в сфагновых ивняках из *Salix phylicifolia* и *S. lapponum*.

На п-ове Канин *Avenella flexuosa* обычна в кустарничковых и луговых сообществах по всей его территории, тогда как *Festuca ovina* – на лугах, песчаных дюнах, галечниках и в кустарничково-моховых тундрах (Sergienko, 1986).

В Малоземельской и Большеземельской тундрах *Avenella flexuosa* s. l. вновь сопутствует *Vaccinium myrtillus* в воронично- и голубично-черничных зеленомошных тундрах с хоро-

шим снеговым укрытием в нижних частях и у подножий склонов (Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 b). В ерниковых зеленомошных тундрах, травяных ивняках и на склоновых злаково-разнотравных лугах юга Малоземельской тундры она произрастает вместе с *Festuca ovina* (Dedov, 2006). Последний вид, кроме того, формирует характерные вторичные овсяницево-долгомошные луговинные тундры, возникающие под влиянием выпаса оленей и известные также в Полярном Предуралье (Katenin, 1972). Их более южные карстогенные аналоги описаны по дну логов в северной части Беломорско-Кулойского плато (Braslavskaja et al., 2017).

В Полярном Предуралье наибольшая встречаемость *Avenella flexuosa* s. l. вновь наблюдается в ерниковых сфагновых тундрах. На востоке Большеземельской тундры этот вид часто встречается и в ерниковых (особенно мезохронных с *Vaccinium myrtillus*) и ивняково-ерниковых тундрах, и на приснежниковых лугах и в разнотравно-моховых ивняках в южной полосе подзоны южных гипоарктических тундр, но практически отсутствует в северной. В этом регионе он считается реликтом периода господства еловых лесов. В отличие от данного вида, *Festuca ovina* s. l. нередко в обеих полосах подзоны. Она произрастает и в ерниковых, ивняковых, пятнистых дриадовых и гипоарктокустарничковых тундрах, и на луговых склонах и речных отмелях, изредка заходя даже на валики полигональных болот (Rebristaia, 1977). В Ненецком заповеднике *Festuca ovina* s. l. вместе с *Campanula rotundifolia* L. s. l. тоже обычна в кустарничковых типичных тундрах на закреплённых песках водоразделов (Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 a).

На Урале, как и в тундровой зоне Европейского Северо-Востока, *Festuca ovina* представлена subsp. *ruprechtii*. Она умеренно обильна в различных типах кустарничково- и травяно-моховых тундр, изредка встречается и в лишайниковых тундрах по всему высокогорному Уралу. Доминирование вида при этом наблюдается на вторичных мезофильных лугах горно-тундрового пояса на месте оленьих пастбищ (Ovyosnov, 1948, цит. по: Gorchakovskii, 1975). *Avenella flexuosa* обильна на подгольцовых мелкозлаковых лугах, доминируя близ верхней границы подгольцового пояса от Приполярного до Южного Урала. Её распространению тоже способствуют не только климатические условия, но и выпас скота. В гольцовом поясе вид отмечен на вторичных психрофильных лугах, но не проникает собственно в тундры (Tiulina, 1931; Gorchakovskii, 1975; Dyogteva, Dubrovskii, 2014).

На п-ове Ямал *Festuca ovina* отнесена к арктобореальным видам. Она обычна в южных и типичных тундрах на водораздельных увалах, включая дриадовые и кустарничково-лишайниковые типичные тундры, где вновь встречается вместе с *Campanula rotundifolia* s. l. Вид произрастает и на разнотравно-злаковых лугах, как на выдуваемых песчаных склонах, так и в нивальных условиях, а также в незаболоченных ивняках в тундре и лесотундре. По разнотравным тундрам южных склонов он изредка достигает юга подзоны арктических тундр (Teliatnikov, 2003; Rebristaia, 2013).

На Таймыре *Festuca ovina* отмечена в лесотундре (Pospelova, Pospelov, 2007), но встречается редко, в основном замещаясь *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil. Однако в крайнесеверной тайге Анабарского плато она обычна в лиственничных лесах и редколесьях, на пойменных и склоновых лугах, в зарослях кустарников, чаще на силикатных породах.

Ареал *Avenella flexuosa* близок к амфиокеаническому (Hultén, Fries, 1986), и на юге Сибири она представлена лишь в реликтовых изолятах (Tsveluyov, Probatova, 2019). Но в пацифической части ареала вид, характерный для гор Приморья и Приамурья, вновь выдвигается к северу в Приохотье и на Камчатке и местами достигает значимого обилия (Yurtsev, 1968, 1974).

Находки гипоаркто-бореальных злаков на северных пределах ареалов тоже приурочены к тундровым сообществам, причём в случае *Festuca ovina* s. l. это типичные тундры, как и у наиболее северных находок гипоарктических видов.

1.4. Гипоаркто-бореальные осоки. Ценогические позиции евросибирской *Carex globularis* во многом близки к таковым *Ledum palustre*. Во всех подзонах тайги она чаще всего произрастает на оторфованных микроповышениях в заболоченных сосняках и ельниках, лишь иногда переходя на минеральные субстраты. При этом ПП вида максимально, а сам он

входит в число доминантов в «типичной» северной тайге Двино-Печорского региона, в Предуралье и на Урале также в средней тайге. Обилия вида на силикатных и на карбонатных породах сходны. На южном пределе ареала в Поволжье и Заволжье вид сохраняет приуроченность к облесённым окраинам болот (Silaeva et al., 2010; Baranova, Puzyugov, 2012), что наблюдается, в частности, в Мордовском заповеднике.

Сходные позиции вида в лесных сообществах наблюдаются и в Норвегии (Fremstad, 1998). Однако на большей части территории Северной Фенноскандии, включая и Кольский п-ов, он крайне редок или полностью отсутствует (Elina et al., 2000).

Намного реже по сравнению с лесами *Carex globularis* выходит на безлесные верховые болота, тяготея к их краевым мелкозалежным участкам. Здесь она в малом обилии населяет низкие кочки, обычно вместе с *Vaccinium myrtillus* и болотными эрикоидными кустарничками, но иногда спускается и на ковры, что наблюдается, в частности, в Карельском Беломорье. Более типичен вид для бугристых болот крайнесеверной тайги и лесотундры (Smagin, 2007, цит. по: Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 b).

Carex globularis обычна во многих южнотундровых регионах Европейского Северо-Востока (Elina et al., 2000). В Малоземельской тундре она произрастает на водораздельных торфяниках вместе с *Oxycoccus microcarpus* по ковру *Sphagnum fuscum* (*Carici globularis-Pleurozietum schreberi* O. Lavrinenko et I. Lavrinenko 2015) (Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 b). Кроме того, вид константен и в ерниковых зеленомошных тундрах.

В Полярном Предуралье *Carex globularis* постоянна и на буграх и грядах болот, и в тундрах всех типов, причём в ерничково-вороничных сфагново-зеленомошных и ерниковых лишайниково-зеленомошных тундрах входит в число доминантов (Katenin, 1972).

На п-ове Канин, однако, *C. globularis* редка, встречаясь лишь по окраинам болот на самом его юге (Sergienko, 1986). На востоке Большеземельской тундры вид обычен в южной полосе подзоны южных тундр, где произрастает в ерниковых и кустарниковых моховых тундрах. Здесь он особенно обилен в ерниковых зеленомошных тундрах под крутыми перегибами склонов, в местах накопления снега. ПП вида убывает к северу, а в северной полосе подзоны *C. globularis* исчезает (Rebristaia, 1977).

На Приполярном, Северном и Южном Урале вид местами встречается в подгольцовом и в нижней части горнотундрового пояса (Gorchakovskii, 1975). На Ямале он населяет тундры различных типов, заросли кустарников и нивальные луговины в лесотундровой полосе, но севернее не идет (Rebristaia, 2013). В Сибири *C. globularis* обычна в сфагновых листовничниках на вечномерзлых почвах, а в горах Восточной Азии – в темнохвойных лесах с умеренно влажным сфагновым покровом (Bogdanowskaia-Guihéneuf, 1946).

Carex vaginata в таёжной зоне Европейской России приурочена к приствольным повышениям в мезоэвтрофных ельниках болотно-травяных (не вошедших в табл. 1). Эта ниша сохраняется у неё и на южном пределе ареала в подтайге (Silaeva et al., 2010; Baranova, Puzyugov, 2012). Реже вид встречается при стволах в ельниках высокотравных, очень редко – на кочках в сосняках и ельниках сфагновых. На западе региона, в Ленинградской области и Карелии ценоспектр вида расширяется. Здесь он отмечен и в мезотрофных ельниках хвощовых сфагновых, а также выходит из-под полога леса на ключевые болота, влажноразнотравные, белоусовые и материковые красноовсяницево-луговые (*Festuca rubra* L.) луга. На влажноразнотравных лугах из *Bistorta major* (L.) S. F. Gray вид найден и в подгольцовом поясе Среднего и Южного Урала (Gorchakovskii, 1975).

Наибольшее постоянство в хвойных лесах сфагновых типов наблюдается у *Carex vaginata* в крайнесеверной тайге Лапландского заповедника. Здесь вид характерен и для горных ерниковых сфагновых тундр и пустошей с *C. bigelowii* Torr. ex Schwein., изредка встречаясь также в ерниковых зеленомошных тундрах и ивняках из *Salix phylicifolia* сфагновых.

В горах Норвегии ценоспектр вида ещё более широк. Здесь он отмечен в сосняках мелкотравных на известняках, ельниках высокотравных, на водораздельных суходольных лугах и вересковых пустошах, облесённых и покрытых кустарником мезоэвтрофных болотах, вы-

ходах жёстководных ключей. Выше границы леса *Carex vaginata* свойственна лугам и пустошам с господством *Nardus stricta* и *Festuca ovina* s. l., вороничным, ерниковым и даже дриадовым моховым тундрам, приснежниковым луговинам и зарослям высокотравья (Fremstad, 1998). Однако в горах Центральной Европы она известна лишь на ключевых болотах альпийского и субальпийского поясов (Leuschner, Ellenberg, 2017).

В равнинной части подзоны южных тундр *Carex vaginata* лишь изредка встречается в тундровых сообществах, на буграх болот и в сырых ивняках на Мурмане и на влажноразнотравных пойменных лугах в Малоземельской тундре. Восточнее с ростом континентальности климата *C. vaginata* замещает гипоарктомонтанная subsp. *quasivaginata*. Это наблюдается как в тундрах Европейского Северо-Востока, Арктической Сибири и Северной Америки, так и в горах Южной Сибири и Монголии (Egogova, 1999).

Находки *Carex globularis* и *C. vaginata* s. str. на северных пределах ареалов, как и у многих других обсуждавшихся выше гипоаркто-бореальных видов, приурочены к тундровым сообществам, если не считать тех секторов, где второй из видов в своём распространении на север останавливается ещё в тайге.

От вышеназванных двух видов по своим ценотическим позициям существенно отличается *Carex aquatilis*. Этот восточноамерикано-евразийский гигрофильный вид широко распространён в таёжной зоне Евразии. Его современный ареал достигает на западе Британских островов, на юге – Брянской, Смоленской, Самарской областей и Южного Урала. Он сложился в результате редукции древнего циркумбореального ареала (Egogova, 1999).

Практически повсюду от южной до северной тайги вид формирует осочники в низких речных и озёрных поймах. При этом его ПП увеличивается как к северу и к Уралу, так и на участках длительного затопления, то есть по мере сокращения периода вегетации, к чему не могут адаптироваться *C. acuta* L. и другие полизональные виды околководных осок. Осочники из *C. aquatilis* особенно характерны для северных рек с высоким уровнем длительного стояния воды в половодье (Печора, Кулой), где *C. acuta* перемещается выше по склону речного берега под полог ивняка. *C. aquatilis* может встречаться и на низинных пойменных болотах, а вдали от рек и озёр – изредка по обводнённым канавам вдоль лесных дорог.

В северной тайге *C. aquatilis* при длительном ежегодном затоплении может доминировать по ковру *Sphagnum warnstorffii* в мезоэвтрофных ельниках сфагновых, участвуя в формировании редкой, но характерной асс. *Piceetum mixto-sphagnoso-aquatilis-caricosum* (Kucherov, Kutenkov, 2021). В Прибеломорье и Печорском Предуралье она изредка встречается также в ивняках сфагновых с господством *Salix phyllicifolia*.

В аналогичных ивняках крайнесеверной тайги вид начинает господствовать, хотя его ПП здесь всё же вдвое-втрое меньше, чем в осочниках без кустарников в той же местности. Такая картина наблюдается в Кольской Лапландии и в Норвегии (Fremstad, 1998).

В подзоне южных тундр вид встречается по водотокам среди тундровых болот, тем самым маркируя их течение. Это характерно, в частности, для Мурмана.

На п-ове Канин *Carex aquatilis* s. str. обычна по берегам рек, в ивняках и на пойменных осоковых болотах (Sergienko, 1986). В Ненецком заповеднике вид по приозёрным и пойменным понижениям проникает и в подзону типичных тундр. Здесь он тоже обычен в разнотравно-моховых ивняках одновременно с господством в гигрофильных пойменных осочниках (Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 a). В Большеземельской тундре вид произрастает по берегам рек и озёр, на осоковых болотах по дну лощин, но изреживается к северу, уступая место метаарктической subsp. *stans* (= *C. concolor* R. Br.) (Rebristaia, 1977).

В лесотундре Ямала *C. aquatilis* – обычный вид пойменных осоковых болот и осочников по берегам Оби. В южных гипоарктических тундрах он встречается уже изредка, только в пойме р. Юрибей, а в северных – лишь на антропогенно нарушенных заболоченных экотопах. Subsp. *stans* при этом обычна по всему Ямалу вплоть до подзоны арктических тундр, где наряду с болотами растёт и на песках (Rebristaia, 2013). Околководные местообитания – сфагновые ивняки, пойменные болота, осушенные озёрные котловины, – характерны для

C. aquatilis и в долине р. Хатанги, на плато Путорана и Анабарском плато.

Таким образом, **наиболее северные находки *Carex aquatilis* s. str. повсюду приурочены не к тундрам, а к пойменным ивнякам и осочникам.**

На равнинном севере Центральной Европы *C. aquatilis* характерна для тростниковых зарослей вдоль ручьёв. Здесь она вместе с *C. appropinquata* Schum. растёт в проточной воде, в том числе в условиях обогащённого минерального питания (Leuschner, Ellenberg, 2017).

1.5. Гипоаркто-бореальные ивы. Находки *Salix lapponum* в южно- и подтайжной части ареала редки и приурочены в основном к коврам осоково-сфагновых переходных болот, намного реже к кочкам. При этом вид распространён на юг до Львова, Воронежа, Кургана и Казахского мелкосопочника, присутствуя и в лесостепной полосе. В то же время *S. phylicifolia* встречается в заболоченных низинах, прежде всего поймах, на юг до Москвы, Нижнего Новгорода, Перми и Тобольска (Skvortsov, 1968). В южной тайге она бывает спорадически обильна в пойменных ивняках и на влажноразнотравных лугах. Однако в подтайге Удмуртии оба вида отмечены лишь по окраинам сфагновых болот и на сплавинах; очень редко *S. phylicifolia* заносится на сухие экотопы (Baranova, Puzyryov, 2012).

В средней тайге обе ивы изредка встречаются на осоково-сфагновых болотах, редко – в сосняках сфагновых. Одновременно *S. phylicifolia* начинает формировать ивняки со сфагновым покровом по краю низинных болот, в долинах ручьёв и малых рек, а по берегам Ладожского и Онежского озёр образует заросли на песчаных косах (Elina et al., 2000). Местами доминантом II порядка в ивняках сфагновых выступает и *S. lapponum*, но в целом этот вид более редок. В предгорьях Северного Урала он вообще исчезает, хотя на болотах и встречается его гибрид с *S. myrtilloides* L. (*S.* × *versifolia* Wahlenb.).

В «типичной» полосе северной тайги такая ценогическая приуроченность видов сохраняется, но ивняки из *S. phylicifolia* становятся гуще. Вдобавок вид проникает и в ельники – вдоль Белого моря в приручьевые высокотравные, а на водоразделе Ижмы и Печоры в зеленомошные. При этом в ельниках сфагновых вид всюду редок, как и *S. lapponum*.

Своих экологических и ценогических оптимумов оба вида достигают в полосе крайнесеверной тайги от Лапландии до Предуралья. Здесь по долинам рек и берегам озёр развиты сомкнутые бидоминантные ивняки из *S. phylicifolia* и *S. lapponum*, как правило, травяно- или кустарничково-сфагновые. Близ верхней границы леса и в лесотундре виды выступают субдоминантами и в ивняках травяных из *S. lanata*, а в подгольцовом поясе гор Фенноскандии формируют и особые типы травяных ивняков, где господствуют сами, – *Rumici–Salicetum lapponum* (см. выше) и *Filipendulo–Salicetum phylicifoliae* Nordh. 1943 (Nordhagen, 1943; Fremstad, 1998; Lavrinenko, Lavrinenko, 2021). Сообщества первой из ассоциаций известны и в тундровой зоне Кольского п-ова (Korolyova, 2006).

Отмечено, однако, что в ивняках лесотундры и подгольцового пояса гор Северной Европы *Salix lapponum* преобладает в более южных районах, притом на заболоченных субстратах. На более сухих почвах и к северу она уступает место *S. glauca* L., к которой может примешиваться *S. phylicifolia* (Skvortsov, 1968). Известны и норвежские высокотравные ивняки с покровом *Aconitum septentrionale* и *Geranium sylvaticum*, где *Salix lapponum*, как правило, является спутником *S. glauca* и *S. lanata* (Nordhagen, 1943; Fremstad, 1998; Lavrinenko, Lavrinenko, 2021).

Во флоре Северной Европы *Salix phylicifolia* относят к североевропейскому бореальному субэлементу, чьи представители достигают Британских островов и Альп. Её региональный ареал ограничен изотермами средних температур самого холодного месяца от -2° до -6° С и изотермой максимальных летних температур 30° С, тогда как у «монтанной» *S. lapponum* – 33° С (Dahl, 1998). В лесном поясе гор Центральной Европы *S. phylicifolia* представлена subsp. *rhaetica* (Flod.) A. Skvorts., в Пиренеях и Центральном Массиве – замещается эндемичной *S. basaltica* Coste. В то же время здесь есть изоляты *S. lapponum*, хотя в Альпах и Карпатах она замещена *S. helvetica* Vill. (Skvortsov, 1968; Hultén, Fries, 1986).

В подгольцовом поясе Северного Урала на высоте 500–550 м над ур. м. также развиты

ивняки из *S. glauca*, *S. lanata* и *S. lapponum*. *S. phylicifolia* при этом редка и встречается ниже по склону, в березняках зеленомошных и долгомошных лесного пояса. Лишь в берёзовых криволинейных травяных типов иногда присутствуют оба вида ив (*Dyogteva*, *Dubrovskii*, 2014). *S. lapponum* обычна также на сырых лугах в подгольцовом поясе Урала от Полярного до Среднего (*Gorchakovskii*, 1975), а на равнине – на юге п-ова Канин (*Sergienko*, 1986).

Salix phylicifolia нередка на осоково-высокотравных лугах с *Carex cespitosa* в Полярном Предуралье и на высокотравных и лисохвостовых (с *Alopecurus glaucus* Less.) лугах Северного и Среднего Урала (*Gorchakovskii*, 1975). В малом обилии она проникает также на купальнищево-гераниевые луга Мурманского побережья (*Geranietum sylvatici* Nordh. 1943) (*Korolyova*, 2006). Оба вида ив типичны и для высокотравных подгольцовых лугов вокруг снежников Скандинавского хребта (*Fremstad*, 1998).

На равнинных болотах крайнесеверной тайги и лесотундры *Salix lapponum* и *S. phylicifolia* повсеместно редки, однако в горах Норвегии типичны и для болот – кустарниковых мезоэвтрофных (*S. phylicifolia*) или облесённых мезотрофных (*S. lapponum*). Последний вид встречается и на приморских ключевых болотах, и в то же время на пустошах с *Festuca ovina* s. l. и *Nardus stricta* L. на бедных почвах (*Fremstad*, 1998).

В отличие от крайнесеверной тайги и лесотундры, в южных гипоарктических тундрах, как равнинных, так и горных, встречаемость и обилие *Salix phylicifolia* и *S. lapponum* быстро снижаются. В горах Лапландии и на Мурмане оба вида редки в ерниковых и отсутствуют в ерничково-вороничных тундрах, продолжая доминировать лишь в заболоченных ивниках. В частности, на севере Кольского п-ова описаны сырые разнотравно-осоковые ивняки с ярусом низких *S. lapponum*, *S. phylicifolia* и *Betula nana* (*Salici lapponum–Caricetum concoloris* *Korolyova* 2014), маркирующие водотоки среди болот (*Korolyova*, 2014).

На п-ове Канин, чья флора в голоцене претерпела бореализацию, *Salix phylicifolia* обычна в кустарниковых и ивняково-моховых тундрах по всей его территории (*Sergienko*, 1986), однако в Малоземельской тундре – лишь в ерниковых зеленомошных сообществах. *S. lapponum* не проникает в тундры в обоих регионах, встречаясь лишь в ивниках и на лугах.

На юге Большеземельской тундры *Salix phylicifolia* и *S. lapponum* формируют ивняки на водоразделах, обычны в ивняково-моховых и ивняково-ерниковых тундрах. Однако в центральной части этого региона, тоже в пределах подзоны южных тундр, они встречаются лишь в ивниках по долинам рек, причём, как правило, не доминируют (*Rebristaia*, 1977).

Лишь в южных тундрах Полярного Предуралья *S. phylicifolia* обычна во всех типах тундр, включенных в табл. 1. При этом в ерниковых сфагновых тундрах постоянна и *S. lapponum*. Это можно объяснить непосредственной близостью изученных сообществ к лесотундровой полосе и далее тайге в районе Сивой Маски (*Katenin*, 1972).

В северных гипоарктических (типичных) тундрах Югорского п-ова *S. phylicifolia* сменяется сибирской гипоарктической *S. pulchra* Cham. (*Rebristaia*, 1977). Лишь в приморских районах Малоземельской и Большеземельской тундр *S. phylicifolia* постоянна в тундровых замшелых водноосочниках (*Carici stantis–Aulacomnietum palustris* O. Lavrinenko, Matveyeva et I. Lavrinenko 2016: IV⁺), изредка встречаясь также в ивниках из *S. glauca* осоковых (*Carici rariflorae–Salicetum glaucae* O. Lavrinenko et I. Lavrinenko 2018: I⁺). *S. lapponum* при этом отсутствует (*Lavrinenko*, *Lavrinenko*, 2020 a, 2021).

В типичных тундрах островов Вайгач и Колгуев *S. phylicifolia* – тоже спорадически встречающийся малообильный вид в травяно-моховых ивниках из *S. glauca* (*Trisetum sibirici–Salicetum glaucae* O. Lavrinenko et I. Lavrinenko 2021). Ещё более редок он в ивниках ассоциации *Climacio dendroidis–Salicetum lanatae* O. Lavrinenko et I. Lavrinenko 2021 на морских террасах Колгуева (*Lavrinenko*, *Lavrinenko*, 2021).

В горных тундрах Урала от Полярного до Южного *S. phylicifolia* изредка встречается в виде распротёртого стланика (*Gorchakovskii*, 1975). На Ямале и последний вид, и *S. lapponum* присутствуют как примеси в лесотундровых и южнотундровых склоновых и долинных ивниках и не переходят северной границы южных тундр, проявляя себя как ти-

пичные бореальные виды. Указания на *S. phylicifolia* в типичных тундрах Ямала (Teliatnikov, 2003) относятся к *S. pulchra* (Rebristaia, 2013). Наиболее восточные находки *S. phylicifolia* при основании западных склонов плато Путорана также тяготеют к околородным ивнякам болотно-травяным и сфагновым.

Таким образом, наиболее северные находки *S. phylicifolia* и *S. lapponum*, как и в случае *Carex aquatilis*, приурочены не к тундрам, а к ивнякам, сформированным иными, более северными видами кустарниковых ив, либо к околородным осочникам.

Восточный рубеж распространения *S. phylicifolia* и *S. lapponum* проходит по Енисею. Далее первый вид замещается *S. pulchra*, второй же полностью исчезает. И *S. phylicifolia*, и *S. lapponum* свойственны европейско-западносибирские бореальные ареалы. Несмотря на региональные различия в ценотической приуроченности, это предполагает их принадлежность к единому генетическому элементу флоры (Yurtsev, 1966; Skvortsov, 1968).

1.6. К гипоаркто-бореальным видам двудольного высокотравья можно отнести *Geranium sylvaticum* s. l. Последняя на большей части территории таёжной зоны Европейской России представлена видом в строгом его понимании, а к востоку от Кулоя и Мезени – также белоцветковой евросибирской *G. krylovii*.

В южной тайге и к югу от неё (например, в «Калужских засеках») *G. sylvaticum* встречается на влажноразнотравных лугах по склонам речных долин и на лесных полянах. Здесь она делит господство с *Trollius europaeus* и *Alchemilla* spp., изредка также с *Bistorta major*. Одновременно в западных южнотаёжных регионах России обычна и другая ассоциация влажноразнотравных лугов, где господствует неморальная *Geranium palustre* L.

В южной тайге и подтайге Валдая *G. sylvaticum* также служит дифференциальным видом крапивных сероолшаников (*Urtico dioicae*–*Alnetum incanae* Korotkov 1991; Korotkov, 1991; Bulokhov, Solomeshch, 2003), а в широколиственно-лесной зоне юго-запада России выполняет аналогичную роль при дифференциации светлых субтермофильных дубрав (*Lathyrus nigri-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003), относимых к порядку *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933 (Bulokhov, Solomeshch, 2003). В частности, в «Калужских засеках» первым из авторов статьи был описан участок подобной дубравы, где *Geranium sylvaticum* (ПП 5%) росла в окружении таких лесостепных видов, как *G. sanguineum* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Fragaria viridis* Duch, *Trifolium alpestre* L., *Filipendula vulgaris* Moench и др.

Начиная со средней тайги *Geranium sylvaticum* становится постоянной в ельниках аконитовых, где в ряде местностей выступает доминантом II порядка, а также в производных от них осинниках (из *Populus tremula* L.). В малом обилии она произрастает и в мезоэвтрофных ельниках осоково-таволговых сфагновых с *Filipendula ulmaria* s. l., *Carex cespitosa* и *Sphagnum warnstorffii*, обычно в нижней части кочек и приствольных повышений.

В северной тайге ПП *Geranium sylvaticum* s. l. в ельниках высокотравных превышает таковое *Aconitum septentrionale*, вероятно, за счёт снижения уровня конкуренции со стороны последнего. В результате ельники аконитовые (*Aconito-Piceetum*) замещаются гераниевыми (*Geranio-Piceetum*) (Vasilevich, 2004), сохраняясь лишь в поймах крупных рек (Sambuk, 1932; Yudin, 1948). Наряду с ельниками гераниевыми характерны и березняки из *Betula pubescens* s. l. В лесах обеих формаций *Geranium sylvaticum* обычно разделяет господство с *Gymnocarpium dryopteris* (*Geranium-Dryopteris*-тип леса А. Каяндера (Cajander, 1909)).

При заболачивании богатых северотаёжных экотопов формируются ельники гераниевые сфагновые (*Piceetum warnstorffii-sphagnoso-geranosum*), замещающие более южные аконитово-таволговые. Такие леса особенно характерны для крайнесеверной тайги Кольского п-ова и Двино-Печорского региона, где незаболоченные ельники гераниевые исчезают, но заболоченные сохраняются (Kucherov et al., 2023 a). На границе крайнесеверной тайги и лесотундры в Полярном Предуралье *Geranium krylovii* встречается и в мезоэвтрофных ельниках гераниевых сфагновых, и в еловых редианах высокотравных сфагновых и сфагнуво-зеленомошных (Katenin, 1972).

Луговая ниша *Geranium sylvaticum* s. l. и в средней тайге, и в обеих полосах северной

тайги остаётся в целом неизменной, а ближе к Уралу даже расширяется. Здесь вид в качестве постоянного спутника присутствует и на высокотравных пойменных лугах с господством *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica* L., *Thalictrum kemense* (Fries) Cajand. и других евросибирских бетулярных видов. При этом *Geranium sylvaticum* s. str. часто растёт в смеси с *G. krylovii*, практически не отличаясь от неё в вегетативном состоянии.

В подгольцовом поясе Урала вид обычен как на высокотравных лугах, так и на влажно-разнотравных горлецовых в примеси к *Bistorta major*, а кроме того – в травяных берёзовых мелколесьях. В малом обилии *Geranium sylvaticum* s. l. проникает и на злаковые луга Урала –вейниковые из *Calamagrostis langsdorffii*, душистоколосковые из *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, ближе к верхней границе пояса также луговиковые из *Avenella flexuosa* subsp. *montana*. Во всех типах подгольцовых сообществ *Geranium sylvaticum* s. str. обычна от Приполярного до Южного Урала, тогда как *G. krylovii* – от Полярного до Северного (Gorchakovskii, 1975; Dyogteva, Dubrovskii, 2014).

В лесном поясе гор Норвегии *G. sylvaticum* типична для ельников, березняков и сероольшаников высокотравных и крупнопапоротниковых, в малом обилии проникает на низкотравные луга из *Nardus stricta* и *Festuca ovina* s. l., сырые луга на дюнах, вересковые пустоши. В подгольцовом поясе вид встречается в ивниках высокотравных с участием *Salix lanata* (см. выше), берёзовых криволесьях, зарослях папоротников, на купальницево-гераниевых лугах вдоль ручьёв и высокотравных вокруг снежников. Выше по склону *Geranium sylvaticum* в малом обилии заходит в дёрменно-черничные горные тундры (Nordhagen, 1943; Fremstad, 1998). В горах Лапландского заповедника вид тоже оказывается неожиданно постоянным в ерниковых сфагново-зеленомошных тундрах.

В вороничниках по берегу Баренцева моря в условиях повышенного снегонакопления вместе с *Vaccinium myrtillus* могут присутствовать и *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Geum rivale* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. s. l. (Elina et al., 2000). Здесь же вдоль ручьёв развиты и гераниевые луга, аналогичные подгольцовым норвежским. Кроме того, *Geranium sylvaticum* встречается на сырых низкотравных луговинах по склонам приморских террас и в приручьевых ивниках из *Salix lapponum* (см. выше) (Korolyova, 2006), но наибольшего обилия достигает в субнивальных травяных ивниках из *S. lanata* и разнотравных берёзовых криволесьях в нижних частях склонов.

В подзоне южных тундр к востоку от Кольского п-ова *Geranium sylvaticum* s. l. заходит в тундровые сообщества скорее случайно. Здесь она всегда представлена в ивниках из *Salix lanata*, по экологическим условиям во многом аналогичных высокотравным ельникам таёжной зоны (Kucherov et al., 2023 b), а также вновь на влажноразнотравных лугах. В Малоземельской тундре вид доминирует в сообществах обоих типов, но в Полярном Предуралье является лишь сопутствующим. На п-ове Канин (Sergienko, 1986) и в Большеземельской тундре (Rebristaia, 1977) вид тоже повсеместно обычен в ивниках и на лугах, при этом во втором регионе представлен лишь *G. krylovii*, как и в Сивой Маске.

На Ямале *G. krylovii* постоянна и обильна в склоновых и долинных травяных ивниках лесотундры и южной тундры, но собственно в тундру нигде не заходит (Rebristaia, 2013). На Западном Таймыре вид доходит лишь до подзоны южных тундр (Pospelova, Pospelov, 2007). Однако у подножия западных склонов плато Путорана *G. krylovii* часто и с высоким ПП встречается в разнотравных берёзово-еловых и берёзово-лиственничных редколесьях, в меньшем обилии – в ивниках и на пойменных лугах.

Мы видим, что **повсюду, кроме Кольского сектора, наиболее северные находки *G. sylvaticum* s. l. связаны с лугами и ивниками, но не с тундрами.**

К *Geranium sylvaticum* по своей ценотической приуроченности тяготеет и *Trollius europaeus*. На европейском субконтиненте эти виды почти всюду произрастают вместе – и на влажноразнотравных лугах и в высокотравных ельниках в таёжной зоне, и в ивниках из *Salix lanata* в тундре. Но есть и отличия, и некоторые из них приближают *Trollius europaeus* к собственно бореальным видам. В частности, в Центральной Европе *Geranium sylvaticum*

считается субальпийским видом. Она тяготеет к еловым (*Homogyno-Piceetum* Zukrigl 1973) и берёзовым лесам Альп и Карпат, растёт на лугах вдоль горных ручьёв. Однако *Trollius europaeus* встречается как на субальпийских лугах, так и книзу от высотного диапазона, населёемого *Geranium sylvaticum*, в том числе на лугах с *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv. в нижней части склонов Гарца (Leuschner, Ellenberg, 2017). В то же время на лугах в подтайге Прикамья *Geranium sylvaticum* намного обычнее, чем редкая здесь *Trollius europaeus* (Baranova, Puzyruov, 2012). В северной части ареала, на Канине *T. europaeus* заходит в луговинные тундры, куда *Geranium sylvaticum* не проникает (Sergienko, 1986); в Норвегии она же доминирует на нивальных луговинах (Fremstad, 1998). Принадлежность *Trollius europaeus* к конкретному широтному геоэлементу ещё предстоит уточнить.

1.7. Прочие виды. *Listera cordata* – лесной вид, в тайге Европейской России повсеместно связанный с мезотрофными ельниками сфагновыми со *Sphagnum girgensohnii*. ПП вида всегда мало из-за его мелких размеров (хотя численность ценопопуляций при этом может быть значительной, как, например, в лесном поясе гор Лапландского заповедника). Вдобавок он рано завершает вегетацию, из-за чего просматривается в конце лета. Наиболее высокая его встречаемость отмечена в северной, на Урале также в горной средней тайге. К мшистым ельникам вид приурочен и на южном пределе ареала в Поволжье и Заволжье (Silvaeva et al., 2010; Baranova, Puzyruov, 2012).

В Атлантической и Центральной Европе *Listera cordata*, как и *Geranium sylvaticum*, относят к «широко распространённому бореальному субэлементу», чьи представители достигают Пиренеев и Балкан (Dahl, 1998). Но ценоспектр вида тоже охватывает лишь заболоченные горные ельники на бедных почвах. При этом известны факты его успешного внедрения в культуры ели, созданные в Швабской Юре на пастбищах на месте буковых лесов, благодаря заносу семян ветром на дальние расстояния (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Ценоспектр *Listera cordata* существенно расширяется в горах Норвегии. Здесь вид характерен не только для заболоченных ельников, но и для лесов зеленомошного и папоротничково-дёрренного типов (Fremstad, 1998). В крайнесеверной тайге Лапландского заповедника он тоже обычен и в ельниках сфагновых, и в высокотравных (в том числе с *Geranium sylvaticum*) вдоль ручьёв. Вдобавок он проникает и в горные тундры ерникового сфагнового типа, чего не наблюдается в других регионах.

На Мурмане *Listera cordata* лишь несколько раз отмечен в ерниковых зеленомошных тундрах, на торфяных буграх, в травяных ивняках и зарослях берёзового стланика. На северном пределе ареала в Ненецком заповеднике вид найден в приозёрных ивняках из *Salix phylicifolia* хвощово-разнотравных, но не в тундрах (Lavrinenko, Lavrinenko, 2020 a). В высокогорьях Урала от Приполярного до Южного *Listera cordata* встречается в подгольцовых мелколесьях, но в тундры тоже не поднимается (Gorchakovskii, 1975).

У *Rubus arcticus* «центр тяжести» ареала, как и у предыдущего вида, приходится на северную и крайнесеверную тайгу. В Финляндии её фитоценотический оптимум расположен между 62° и 65–66° с. ш. Южнее и севернее обилие вида снижается, а плодоношение становится скудным (Eichwald, 1959). В тайге Европейской России вид тяготеет к мезотрофным и мезозвтрофным ельникам сфагновым, где растёт на приствольных повышениях. Наибольшие значения постоянства в лесах этих типов отмечены в Предуралье и в Южной Карелии. В последнем регионе *R. arcticus* выходит и на ковры краевой части сфагновых болот, обычно вместе с *Trientalis europaea* L. (Kucherov, 2019). На Печоро-Ижемском водоразделе и в верховьях Кулоя оптимум вида смещается в ельники гераниевые и аконитовые, где вид часто произрастает вместе с *Rubus humulifolius* C. A. Mey. В предгорьях Северного Урала и на Среднем Урале (заповедник «Басеги») *R. arcticus* обычна в ельниках обоих типов, но её ПП всегда невелико. В горной части Северного Урала наибольшее ПП вида отмечено в березняках (Dyogteva, Dubrovskii, 2014), а в крайнесеверной тайге восточного склона Полярного Урала – в лиственничниках долгомошных (Neshataeva, Demianov, 2002, цит. по: Kucherov, 2019). В Полярном Предуралье вид обычен и в сфагновых, и в зелено-

мошных ельниках, а также в берёзовых криволесьях морошкового типа. Он встречается также в ерниковых зеленомошных и (особенно часто) вторичных овсяницево-мошковых тундрах и в ивняках, равно травяных и сфагновых (Katenin, 1972). На подгольцовых лугах из *Avenella flexuosa* subsp. *montana* находки *Rubus arcticus* известны от Приполярного до Среднего Урала, а в горных тундрах и ивняках – от Полярного до Северного (Gorchakovskii, 1975).

Следует отметить, что в северной части ареала *R. arcticus* повсюду характерна для ивняков, под пологом которых нередко доминирует, но не всегда плодоносит. Для пыльцы этого вида губительно снижение температуры до 2°C (Eichwald, 1959). В Лапландском заповеднике вид нередок в ивняках из *Salix phylicifolia* долинно-лесного пояса, но почти не заходит в горные тундры, в Кейвах – более характерен для кустарничково-зеленомошных берёзовых криволесий. На п-ове Канин (Sergienko, 1986) и в Малоземельской тундре он обычен и в ивняках, и в ерниковых зеленомошных тундрах, и на крупнобугристых болотах, но не плодоносит в северной части Канина (Eichwald, 1959). В Большеземельской тундре *Rubus arcticus* тяготеет к субнивальным разнотравно-моховым и хвощово-разнотравным ивнякам, встречается и в ерничково-ивняковых тундрах, на приснежниковых лугах, а в подзоне типичных тундр – на прогреваемых, но хорошо заснеженных экотопах разнотравных склонов речных берегов, доходя по ним до Югорского пролива. Однако в тундрах вид также не плодоносит (Rebristaia, 1977). Тем не менее, на Полярном Урале наблюдалось плодоношение *R. arcticus* и в подгольцовых ивняках, и в лишайниковой тундре выше границы леса (Godkov, 1926, цит. по: Eichwald, 1959). Возможно, оно пришлось на тёплое лето.

В лесотундре Ямала *R. arcticus* постоянна всюду, кроме болот, особенно в склоновых ерниках и долинных ивняках. В южнотундровой подзоне она встречается в разнотравно-кустарничковых тундрах на склонах увалов, в ивняках травяных и на торфяных буграх, а в типичных тундрах – в ивняках разнотравных и осочково-моховых из *Salix glauca* и разнотравно-моховых из *S. lanata*, на южных склонах также на лугах, в разнотравных и ивничково-кустарничковых тундрах. В подзоне арктических тундр известна лишь одна находка вида в разнотравном сообществе южного склона (Teliatnikov, 2003; Rebristaia, 2013).

В верховьях Енисея вид поднимается до высоты 1700–1800 м над ур. м. и плодоносит в подгольцовых пихто-ельниках (с *Abies sibirica* Ledeb.) хвощово-сфагновых. На Анабарском плато он встречается в долинных лесах и редколесьях, на пойменных лугах, в ивняках и зарослях ольховника, но не слишком часто. На Камчатке вид местами фертилен в лесах из *Betula ermanii* Cham., в низинах отмечен также на лугах и верховых болотах, а выше границы леса – на подгольцовых лугах и в ольховниках из *Duschekia kamtschatica* (Regel) Pouzar. Полярная граница его плодоношения в Центральной и Восточной Сибири проходит через бассейны Хатанги и Анадыря (Eichwald, 1959). На Центральной Чукотке *Rubus arcticus* местами доминирует в субнивальном ивняке из *Salix krylovii* E. L. Wolf на южных склонах, но цветёт не каждый год и не плодоносит никогда.

Таким образом, хотя *Rubus arcticus* и проникает в тундровые сообщества, её самые северные находки в фертильном состоянии тоже приурочены к ивнякам и иным типам кустарничковых сообществ, во многом благодаря их микроклимату. Это северотаёжный вид, чьё произрастание в лесотундре и тундре вторично (Eichwald, 1959).

На западе Европы *R. arcticus* достигает юга Норвегии, где отмечена в заболоченных ельниках и на послелесных лугах (Fremstad, 1998). В Европе вид относят к скандинавскому бореальному субэлементу: его ареал здесь ограничен изотермами -3° и -9°C (Dahl, 1998). Южная граница ареала проходит через Эстонию, Ленинградскую и Ивановскую области, Алтай, Курильские острова. На юге ареала вид тяготеет к вторичной растительности на месте хвойных лесов – болотистым лугам с *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, ивнякам и сероольшаникам. Он растёт не только при стволах, но и на маломощном торфе поверх песка, часто вдоль канав среди леса. В Эстонии *Rubus arcticus* заходит и в хвойно-широколиственные леса. Но её современное орнитохорное расселение не приводит к устойчивому расширению ареала. На западе Северной Америки *R. arcticus* произрастает на мохо-

вых болотах и в заболоченных лесах вместе с производной от неё *R. acaulis* Michx. Последняя проникает намного дальше на север, вглубь тундровой зоны (Eichwald, 1959).

В Западносибирском секторе Арктики в качестве гипоаркто-бореальных проявляют себя и многие растения мезотрофных болот: *Carex chordorrhiza*, *Comarum palustre* L., *Epilobium palustre*, из мезоэвтрофно-болотных видов – *Stellaria palustris* Retz. На Ямале эти виды достигают северной границы подзоны типичных тундр, причём на болотах могут встречаться в большом обилии, особенно в поймах и на надпойменных террасах (Teliatnikov, 2003; Rebristaia, 2013). Несколько ослабленные, но всё же сходные позиции этих видов прослеживаются и на востоке Большеземельской тундры (Rebristaia, 1977). Западнее, однако, виды предстают типично бореальными либо (как *Comarum palustre* и *Stellaria palustris*) бореально-полюсональными, встречающимися и на болотах в лесостепи.

Обобщая весь материал раздела, видно, что **по ценотическим позициям на северных пределах ареалов гипоаркто-бореальные виды делятся на две большие группы, приуроченные соответственно к тундрам и болотам либо к ивнякам**. Лишь *Listera cordata* в разных долготных секторах может быть отнесен то к одной, то к другой группе.

Ивняки тундровой зоны примечательны тем, что развиваются при сочетании довольно длительного бесснежного периода летом и достаточного укрытия снегом зимой. Именно в них по мере движения к югу появляются первые древесные растения (Tolmачyov, 1939).

2. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценотические позиции гипоаркто-бореальных видов

2.1. У многих гипоаркто-бореальных видов выявлены значимые негативные зависимости их ПП от *GDD* в различных типах сообществ, то есть максимум их ПП в северной тайге и снижение ПП к югу от неё оказываются не случайными (здесь и далее табл. 2). Этим виды отличаются от собственно бореальных, нейтральных в отношении *GDD*, как *Vaccinium myrtillus*, или с позитивной связью ПП и *GDD*, как у *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt в ельниках. Из бореальных видов, включённых в табл. 2, негативные связи ПП с *GDD* выражены лишь у *Trientalis europaea* в некоторых типах заболоченных сообществ.

В то же время негативные связи ПП и *GDD* характерны для гипоарктических видов, близких к гипоаркто-бореальным по широтной локализации ценоареалов. Однако сравнительно с ними гипоарктические виды распространены намного далее на север. В том числе они обычны в подзоне типичных тундр (Kucherov et al., 2023 b), где гипоаркто-бореальные виды, как правило, отсутствуют.

Carex aquatilis в ивняках и на болотах реагирует на рост теплообеспеченности так же, как и другие гипоаркто-бореальные виды. Однако в приречных водноосочниках её ПП, напротив, возрастает с ростом *GDD*, хотя встречаемость самих водноосочников как типа сообществ к югу снижается. Заметим, что в Центральной Европе *C. aquatilis* приближается к субтермофильным видам с индексом потребности в тепле 6, тогда как для *Ledum palustre* этот показатель равен 5 (нейтральный вид), для *Geranium sylvaticum*, *Oxycoccus microcarpus* и *Listera cordata* – 4, а для *Carex vaginata* – 3, как у гипоарктических видов (Ellenberg et al., 1992).

В отношении континентальности гипоаркто-бореальные виды делятся на две неравные группы. Для большей их части значимы негативные связи ПП с *K*, особенно в заболоченных сообществах. Тем самым виды проявляют себя как океанические. В этом они тоже приближаются к гипоарктическим, в европейском секторе в массе своей океаническим (Kucherov et al., 2023 b). В незаболоченных ельниках сходная зависимость ПП от *K* значима для океанической *Carex vaginata*. Евразийские бореальные виды при этом нейтральны в отношении *K* во всех типах сообществ. Нейтральным представляется и *Ledum palustre*, что подтверждается и в масштабе тундровой зоны всей Евразии (Yurtsev, 1968).

Ко второй группе относятся евросибирские виды с позитивными связями между ПП и *K*, проявляющие себя как субконтинентальные: *Carex globularis* и *Rubus arcticus*. То же самое характерно для евросибирского бореального *Aconitum septentrionale* и (в большинстве типов

сообществ) для *Dicranum polysetum* Sw. Строго континентальными выступают лишь немногие гипоарктические виды, тяготеющие к Уралу, – *Eriophorum russeolum* Fries и *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. (Kucherov et al., 2023 b). В Центральной Европе к статусу субконтинентальных приближаются *Ledum palustre* и *Oxycoccus microcarpus*, но большинство заходящих туда модельных видов отнесено к субокеаническому (Ellenberg et al., 1992).

Таблица 2

Значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена r_s между проктивными покрытиями видов и величинами метеопараметров

Table 2

Coefficients of Spearman rank correlation r_s between species cover and climate parameter values

Виды	Ряды зональных сравнений															
	Im		P		En		B		R		H		S		A	
	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K	GDD	K
Гипоаркто-бореальные виды																
<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	-0,03	-0,4	0,03	-0,5	-0,8*	-0,1	-0,3	0,2	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,4	-0,7*	-0,8*	×	×
<i>Festuca ovina</i> s. l.	-0,2	-0,4	-0,6*	-0,3	-0,4	-0,1	-0,6*	-0,6*	-0,6*	-0,6*	×	×	-0,7*	-0,6*	×	×
<i>Carex aquatilis</i>	×	×	-0,4	-0,4	-0,1	0,4	-0,6*	-0,3	-0,7*	-0,2	-0,9*	-0,2	-0,5	-0,4	0,7*	-0,1
<i>C. globularis</i>	-0,2	0,03	-0,1	0,5	-0,2	0,4	0,3	0,8*	0,03	0,4	0,2	0,6*	-0,1	-0,3	×	×
<i>C. vaginata</i>	-0,4	-0,4	-0,5	-0,7*	0,01	-0,3	-0,4	-0,7*	-0,6*	-0,7*	-0,6*	-0,6*	-0,7	-0,8*	×	×
<i>Listera cordata</i>	×	×	-0,6*	-0,4	-0,4	-0,1	-0,3	0,5	-0,2	-0,7*	×	×	-0,4	-0,4	×	×
<i>Salix lapponum</i>	×	×	-0,5*	-0,5	-0,4	0,3	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,2	-0,5	-0,6*	-0,3	-0,2	-0,4	0,6
<i>S. phylicifolia</i>	-0,5*	-0,1	-0,4	-0,4	-0,5	0,1	-0,6*	0,0	-0,2	-0,4	-0,3	-0,5	0,0	0,5	-0,5	-0,2
<i>Rubus arcticus</i>	×	×	0,0	0,5	-0,4	0,5	0,0	0,6*	-0,4	-0,01	-0,3	0,6*	-0,6*	-0,01	-0,6	-0,6
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	×	×	0,01	-0,01	-0,7*	-0,1	-0,1	-0,1	-0,6*	-0,6*	-0,4	-0,4	-0,6	-0,02	-0,6	-0,6
<i>Ledum palustre</i>	-0,4	-0,1	-0,5	-0,1	×	×	-0,4	-0,1	0,03	-0,1	0,1	-0,2	-0,4	-0,5	×	×
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	-0,2	-0,3	×	×	×	×	-0,8*	-0,2	-0,03	0,5	-0,4	-0,2	×	×	×	×
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-0,4	-0,3	-0,7*	-0,1	-0,7*	-0,4	-0,8*	-0,3	-0,3	-0,4	-0,2	-0,3	-0,7*	-0,7*	-0,6	-0,6
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	0,1	0,0	-0,8*	-0,1	-0,5	-0,3	-0,9*	-0,1	-0,7*	-0,4	-0,6*	-0,7*	-0,5	-0,4	×	×
<i>C. rangiferina</i> s. l.	0,4	-0,2	-0,8*	-0,2	-0,7*	-0,6*	-0,9*	-0,2	-0,7*	-0,4	-0,3	-0,6*	×	×	×	×
<i>C. stellaris</i>	-0,2	0,01	-0,8*	0,1	×	×	-0,7*	-0,2	-0,3	-0,3	-0,2	-0,3	×	×	×	×
Бореальные виды																
<i>Maianthemum bifolium</i>	-0,1	-0,03	0,7*	0,3	0,4	0,2	0,7*	×	×	×	×	×	-0,2	-0,6*	-0,6	-0,6
<i>Aconitum septentrionale</i>	×	×	0,4	0,4	0,5	0,7*	×	×	×	×	×	×	-0,2	0,6*	×	×
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,1	0,2	0,3	0,1	-0,2	-0,4	0,1	0,1	-0,4	-0,2	0,3	-0,2	-0,5	-0,8*	×	×
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,6*	0,1	0,05	0,01	-0,2	-0,4	0,4	-0,2	-0,4	-0,1	0,3	0,03	-0,6*	-0,7*	-0,6	-0,6
<i>Triantalis europaea</i>	-0,3	-0,7*	0,5	0,3	-0,6*	-0,2	0,3	0,7*	-0,6*	-0,4	-0,6*	0,01	-0,8*	-0,5	-0,6	-0,6
<i>Dicranum polysetum</i>	0,8*	-0,1	0,9*	-0,1	-0,8*	-0,1	0,7*	0,1	0,3	-0,4	×	×	×	×	×	×

Примечания. Зональные ряды: Im – на бедных почвах; P – плакорный; En – на богатых почвах; B – в ельниках на кислых заболоченных почвах; R – гряды и бугры на болотах; H – ковры и мочажины (аналогично), S – ивняки из *Salix phylicifolia*; A – прибрежные водноосочники. Значения r_s , подтверждённые на уровне значимости $\alpha = 0,05$, выделены полужирным шрифтом и помечены знаком «*». «×» – коэффициент не определён из-за отсутствия вида. Прочее – как в табл. 1. Значения r_s для гипоарктических видов опубликованы ранее (Kucherov et al., 2023 b).

2.2. Доминирование *Cladonia stellaris* в южной тундре и северной тайге отчасти объясняется её способностью к низкотемпературному фотосинтезу при частичном иссушении (Kershaw, Rouse, 1971, цит. по: Kucherov, 2019). Однако у всех кустистых кладоний связи ПП с GDD значимы в ельниках, но не в сосняках, где они нейтральны (табл. 2). Снижение ПП *C. stellaris* к югу может объясняться и тем, что при росте сомкнутости полога до 0,5–0,6 она начинает испытывать световой дефицит. В сосняках средней и особенно южной тайги при сходной частоте пожаров преимущество получают несколько более толерантные к затенению *C. rangiferina* s. l. и *C. arbuscula* s. l. (Kucherov, 2019).

Гипоаркто-бореальные кустарники и кустарнички, как и гипоарктические, тоже светолюбивы, чем отличаются от теневыносливых таёжных видов. Это относится и к вечнозелёным, и к листопадным видам кустарничков. Одновременно гипоаркто-бореальные *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* s. str. под пологом леса отличаются от *Ledum decumbens* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* меньшей потребностью в снеговом укрытии

(Yurtsev, 1966) и зимой могут возвышаться над снежным покровом.

2.3. Основная часть модельных гипоаркто-бореальных видов относится к ацидофитам. Таковы эрикоидные кустарнички, ивы, кладонии, *Carex globularis*, *Listera cordata*, *Rubus arcticus*. В этом проявляется их сходство с гипоарктическими олиготрофами южнотундрово-болотного и пустошно-борового флороэлементов (Kucherov et al., 2023 b).

Злаки *Avenella flexuosa* s. l. и *Festuca ovina* s. l. принадлежат скорее к видам, толерантным к кислым почвам, чем к собственно ацидофитам. Известно, что *A. flexuosa* может вытесняться на субоптимальные для неё кислые почвы под влиянием конкуренции со стороны других видов. При снижении рН_{H₂O} почвы с 3,7 до 3,3 у неё замедляется рост. ПП вида на болотах и пустошах севера Центральной Европы возрастает в результате эвтрофикации после кислотных дождей; на пустоши он даже может доминировать вместо «выпадающего» *Nardus stricta*. Примечательно, что на корнях *Avenella flexuosa*, растущей на песчаных дюнах, обнаружены свободноживущие азотфиксирующие бактерии. В то же время на карбонатных породах она страдает от недостатка фосфора, железа и цинка, то есть проявляет себя как истинный кальцефоб, неприспособленный к росту на известняковом субстрате (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Успешное сосуществование *Avenella flexuosa* с эрикоидными кустарничками в таёжных ельниках отчасти объясняется комплементарностью их корневых систем при формировании подземной ярусности сообщества. Из-за микотрофности кустарничков их корни сосредоточены в слое подстилки, но не проникают в минеральные слои почвы, куда вмываются полуторные окислы железа и алюминия. Однако корни *Avenella flexuosa* успешно осваивают эти горизонты. Для сравнения, в торфянистых почвах тундровой зоны, для которых вмывание полуторных окислов нехарактерно, корни *Empetrum hermaphroditum* достигают глубины 15, а *Vaccinium myrtillus* – 20 см (Miniaev, 1963).

В отличие от *Avenella flexuosa*, *Festuca ovina* s. l. относится к кальций-толерантным видам, судя по её обилию на осыпях известняка по берегам северных рек (Yudin, 1963; см. выше). *Geranium sylvaticum* s. l. принадлежит скорее к кальций-нейтральным видам. Её ПП в лесах и на лугах сходно на силикатных и на карбонатных породах. *Carex vaginata* также может произрастать и на пустошах на бедных почвах, и на ключевых болотах, а *C. aquatilis* – на песчано-щебнистых отмелях по рекам Кольского п-ова и на вымокающем гипсе по берегам Кулоя. При этом в Центральной Европе последний вид тяготеет к факультативным кальцефитам (Ellenberg et al., 1992; Leuschner, Ellenberg, 2017; см. выше). Обязательных кальцефитов среди гипоаркто-бореальных видов пока не отмечено.

3. Гипоарктические подвиды в составе таксономически неоднородных видов с гипоаркто-бореальным ареалом

У некоторых видов гипоаркто-бореальный тип распространения не столько отражает их экологию, сколько выступает результатом их таксономической неоднородности. В их составе можно выделить подчинённые таксоны, один из которых оказывается гипоарктическим, а другой – бореальным или бореально-полизоальным. Этот второй таксон может быть как предковым для гипоарктического, так и развившимся параллельно с ним. Именно к таким неоднородным таксонам относятся рассматриваемые нами гипоаркто-бореальные злаки – *Festuca ovina* s. l. и *Avenella flexuosa* s. l.

Согласно Н. Н. Цвелёву (Tsvel'yov, 1972), *Festuca ovina* – исходно мезофильный вид, возникший в горных условиях в миоцене Ангариды. Дальнейшая его эволюция шла по пути крио- и ксероморфогенеза. Изначально сформировался диплоидный подвид (= subsp. *elata* (Drob.) Tzvel.) с $2n = 14$, шероховатыми листовыми пластинками и замкнутыми при основании влагалищами листьев вегетативных побегов. Одновременно в горах миоценовой Европы образовалась *F. tenuifolia* Sibth. (= *F. filiformis* Pourt.) с расщеплёнными до основания влагалищами, впоследствии влившаяся в тургайскую флору.

В плиоцене одновременно с регрессией ареалов тургайских видов произошло расселение

предкового подвида *F. ovina* на запад вместе с другими сибирскими горно-таёжными видами. В позднем плиocene и раннем плейстоцене гибридизация предкового подвида с *F. tenuifolia* дала равнинный боровой подвид subsp. *ovina* с $2n = 28$ и расщеплёнными, как у *F. tenuifolia*, влагалищами листьев. Если судить по хромосомным числам (Takhtadzhian, 1993; IPCN..., 2023), именно subsp. *ovina* в наши дни встречается на боровых пустошах южной и (отчасти) средней тайги Европейской России.

Вместе с тем в высокогорьях Сибири и Кавказа на рубеже плиocene и плейстоцена трансформация предкового подвида привела к политопному формированию *F. ovina* subsp. *ruprechtii* (= *F. ruprechtii* (Boiss.) V. Krecz. et Bobr.), тоже с $2n = 14$ и замкнутыми листовыми влагалищами, но с пластинками листьев, гладкими снаружи. Судя по хромосомным числам (Takhtadzhian, 1993; IPCN..., 2023), и по морфологии листьев, именно subsp. *ruprechtii* представлен в северной тайге и равнинной тундре Европейской России, проникает в высокогорья Урала и в заболоченные леса (см. выше).

В гляциальные периоды плейстоцена subsp. *ruprechtii* вполне мог расселяться вдоль края ледниковых щитов и входить в состав перигляциально-степных сообществ наряду со степными видами родства *F. lenensis* Drob. s. l. и *F. valesiaca* Gaudin s. l. (Lavrenko, 1981). Это подтверждается господством таксона в реликтовых сообществах поздневалдайского генезиса на карстовых осыпях Двино-Печорского региона (Yudin, 1963; см. выше). Для Ямала 18–20 тыс. л. н., в период, синхронный поздневалдайскому оледенению, также реконструируется широкое распространение степей и тундростепей на широте современных типичных тундр. На склоновых лугах здесь сохранились многие лугово-степные виды, вместе с которыми произрастает и *Festuca ovina* subsp. *ruprechtii* (Teliatnikov, 2003; Rebristaia, 2013).

Из перигляциальных сообществ subsp. *ruprechtii* мог продвинуться и в тундру, и в северную тайгу Европейской России в дриасе и/или при переяславском похолодании в пребореале вместе с *Empetrum hermaphroditum* и другими гипоарктическими видами пустошно-борового элемента. Вместе с ними он расселялся и вдоль берегов северных морей в «малую ледниковую эпоху» XIV–XIX вв. н. э. Этот таксон, как и другие гипоарктические виды, является океаническим (Kuchеров et al., 2023 b), тогда как тетраплоидный subsp. *ovina* – бореальным и скорее нейтральным, если не субконтинентальным. Типовой подвид расселялся с юга на север вместе с другими боровыми видами в суббореальном периоде голоцена и вряд ли когда-либо формировал перигляциальную растительность.

Сходные закономерности распространения характерны и для подвидов *Avenella flexuosa*. Евразийская бореальная опушечно-боровая subsp. *flexuosa* обычна и обильна лишь в приморских таёжных районах, например, в ельниках черничных Карельского перешейка (см. выше). Но на Дальнем Востоке она проявляет себя как северопацифический вид, доходя на север до г. Магадана. На Кольском п-ове, Беломорско-Кулойском плато, в горах Скандинавии и Урала обычна гипоарктомонтанная subsp. *montana* (= *A. montana* (L.) Tzvel.) с меньшим числом колосков на укороченных веточках метёлки при большем размере самих колосков. Этот же подвид распространен в горах Центральной Европы и Кавказа, на Енисейском кряже и на северо-востоке Северной Америки. Типовой подвид – типично океанический. Ареал второго, благодаря изолятам на юге Сибири, можно считать почти циркумполярным (Tsvelyov, Probatova, 2019). У обоих $2n = 28$ (Takhtadzhian, 1993; IPCN..., 2023).

Вероятно, более древняя subsp. *flexuosa* изначально возникла на тихоокеанском побережье Азии. Затем в позднем плиocene типовой подвид мигрировал на запад вдоль берегов ещё не замёрзшего Полярного бассейна (Yurtsev, 1966) с последующей редукцией ареала в континентальной Сибири (Tsvelyov, Probatova, 2019). В ходе миграции часть популяций subsp. *flexuosa* трансформировалась в subsp. *montana*, возможно, политопно. Расселение subsp. *montana* происходило уже в плейстоцене вместе с другими гипоарктическими растениями. Современный ареал subsp. *flexuosa* в Европейской России, видимо, вторичен и сформировался лишь в атлантическом периоде голоцена.

В составе ряда других видов с гипоаркто-бореальным или гипоаркто-полюзорным

(Kucherov, 2016) ареалом тоже можно выделить гипоарктические (в широком смысле) подвиды в противовес типовым, бореальным или бореально-полизоноальным. Так, в рамках *Campanula rotundifolia* s. l. описан амфиатлантический гипоарктический, преимущественно тундровый *C. groenlandica* Berlin, распространённый от Восточной Канады до Урала к северу от ареала европейско-западносибирского бореального *C. rotundifolia* s. str. Обоим таксонам в совокупности свойствен восточноамерикано-европейско-западносибирский гипоаркто-бореальный ареал. Ситуацию осложняет урало-сибирский гипоарктомонтанный *C. langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et C. A. Mey, не столь чётко отграниченный от *C. rotundifolia* s. str. и, как правило, объединяемый с ним. Ссылки на произрастание *C. rotundifolia* s. l. вместе с *Festuca ovina* s. l. в дриадовых и подобных им типичных тундрах Ямала относятся именно к *C. langsdorffiana* (Rebristaia, 2013).

Аркто-бореонеморальный вид *Chrysosplenium alternifolium* тоже подразделяется на ряд подвидов. Наряду с бореонеморальным типовым подвидом, едва заходящим на Мурман, выделяется арктобореальный subsp. *sibiricum*, распространённый в тундрах Восточной Европы и Азии, а также в таёжной зоне Предуралья, Урала и Сибири (Arkticheskaia flora..., 1984). В лесном поясе Урала он встречается и доминирует в тех же приречных сообществах, что и гипоарктомонтанная *Saxifraga aestivalis*. Оба вида относятся к ивняково-таёжному флороземеленту (Kucherov et al., 2023 b) и ведут своё происхождение от «неморальных хионофитов» гор Восточной Азии (Tolmachyov, 1958 a).

Среди кустистых кладоний в составе *Cladonia arbuscula* s. l. также выявляется арктобореально-степная биполярная subsp. *mitis* в противовес более южной гипоаркто-бореально-полизоноальной subsp. *arbuscula*. Аналогично, в рамках *C. rangiferina* s. l. описана гипоарктомонтанная циркумполярная *C. stygia* (= *C. rangiferina* subsp. *stygia* Fr.). Правда, самой *C. rangiferina* s. str. тоже свойствен скорее аркто-, чем гипоаркто-бореальный ареал (Kucherov, 2016). У *C. stellaris* широтно замещающие подвиды не выделяются. Благодаря гипоарктическим подвидам ценотические позиции кустистых кладоний усиливались в холоднотемпературных климатических интервалах. Развитие лишайниковых синузид на кочках в северотаёжных сосняках сфагновых со *Sphagnum fuscum* – прямое следствие понижения температур в «малом ледниковом периоде», вызвавшего деструкцию торфа (Elina et al., 2000). Развитию синузид благоприятствовали как появление подходящего субстрата, так и изменение климата в сторону более холодного и влажного (Khotinskii, 1977).

Собственно говоря, *Carex aquatilis* s. l., *C. vaginata* s. l. и *Vaccinium uliginosum* s. l. представляют собой такие же комплексы из замещающих друг друга «северного» и «южного» подвидов. Разница лишь в том, что *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. vaginata* subsp. *quasivaginata* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* уже давно признаны геоботаниками и флористами как самостоятельные таксоны и используются в этом качестве при выполнении описаний и при анализе флор, в том числе в ранге отдельных видов.

4. Распределение гипоаркто-бореальных видов по ценогенетическим элементам

Те гипоаркто-бореальные виды, которые на данный момент представляются таксономически неделимыми, при внимательном анализе оказываются более (или как минимум не менее) древними, чем гипоарктические. Возраст формирования некоторых из них восходит к миоцену и раннему плиоцену (см. ниже), тогда как у гипоарктических видов – скорее к позднему плиоцену и началу плейстоцена (Kucherov et al., 2023 b). При этом гипоаркто-бореальные виды разнородны и не формируют единой исторической свиты, но распределяются по двум другим свитам растительности. О таком разделении говорит и ценотическая приуроченность находок видов на северных пределах их ареалов.

Виды, чьи наиболее северные находки приурочены преимущественно к тундрам и/или верховым болотам, тяготеют к вакциниетальной свите бореальных видов (Клеоров, 1941; Kucherov, Zverev, 2021), к которой принадлежит и *Vaccinium myrtillus* с аналогичными находками в сообществах субнивальных кустарничковых тундр. К этому флороземеленту

относятся болотно-лесные эрикоидные кустарнички – *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus*. К нему же тяготеют *Carex globularis*, *C. vaginata*, *Cladonia stellaris*.

Виды, чьи находки на северных пределах ареалов сделаны в ивниках или в ландшафтно сопряженных с ними луговых и околородных травяных сообществах, закономерно близки к бетулярной свите (Клеоров, 1941). К последней принадлежат и многие виды *Salix* и таёжного высокотравья, чьи рефугиумы на северных или высотных рубежах своего распространения тоже приурочены к ивникам (Nordhagen, 1943; Katenin, 1972; Dedov, 2006). В более узком смысле речь идет о первично-бетулярном (ценогенетически подгольцовом) флороэлементе в противовес вторично-бетулярному (ценогенетически кверцетальному) и объединившему виды типа *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth перигляциально-лесостепному (Kucherov, Zverev, 2022). Из обсуждаемых нами видов к первично-бетулярному элементу принадлежат *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *Geranium sylvaticum* и *G. krylovii*. Близки к нему также *Carex aquatilis* и *Rubus arcticus*.

Промежуточное положение между двумя свитами заняла *Listera cordata*, чьи северные находки приурочены то к тундрам, то к ивникам в зависимости от долготного сектора.

Для видов обеих групп следует учесть, что их однотипные миграции в четвертичном периоде могли повторяться неоднократно (Tolmachev, 1958 b; Miniaev, 1965, 1966, 1985).

4.1. Вакциниетальные гипоаркто-бореальные виды, как и другие представители вакциниетального флороэлемента, проникли на европейский субконтинент из Сибири в составе сообществ светлохвойных и мелколиственных лесов по мере похолодания климата в позднем плиоцене (Клеоров, 1941; Kucherov, Zverev, 2021). В это время происходило расселение с востока на запад предковой формы *Ledum palustre*, произошедшего от широколиственных лесных видов родства *L. macrophyllum* Tolm., по верховым болотам и лишайниковым борам севера таёжной зоны (Yurtsev, 1966).

Не исключено, что *Vaccinium uliginosum* расселялась ещё раньше. Обособление родов *Vaccinium* L. и *Oxycoccus* Hill. произошло ещё в позднем миоцене 5–10,14 млн л. н., тогда как расхождение *Vaccinium uliginosum* subsp. *uliginosum* и subsp. *microphyllum*, исходя из наблюдаемой высокой степени их родства (matK, ITS (Zhidkin, Matveeva, 2022)), видимо, было куда более поздним. Но уже в раннем плиоцене Франции *Vaccinium uliginosum* s. l. отмечена для склонов гор Центрального Массива. Как у subsp. *uliginosum*, так и у subsp. *microphyllum* выявлены диплоидная ($2n = 24$) и тетраплоидная ($2n = 48$) хромосомные расы. Вероятно, предковая диплоидная лесная форма *Vaccinium uliginosum* subsp. *uliginosum* трансформировалась в гольцовую subsp. *microphyllum* без изменения числа хромосом (Bogdanowskaia-Guihéneuf, 1946) и параллельно этому – в лесную тетраплоидную. В Европе, в отличие от Падифики, subsp. *uliginosum* представлен лишь тетраплоидным карриотипом (Takhtadzhian, 1993; IPCN..., 2023). Следовательно, последний успел расселиться с востока на запад вдоль северного побережья Евразии не позднее раннего плиоцена, а исходная полиплоидизация произошла ещё до того в горах тихоокеанского сектора Азии.

По-видимому, и *Ledum palustre*, и *Vaccinium uliginosum* были свойственны безлесным гипоарктическим ландшафтам вдоль побережья Полярного бассейна. Судя по аналогичным современным ландшафтам северных Курильских островов, Командоро-Алеутской гряды и Корякского побережья Берингова моря, в них были обычны олиготрофные моховые и ягельные кустарничковые пустоши, как и болота разных типов, включая верховые (Yurtsev, 1966). Но с наступлением оледенения названные виды, несомненно, были оттеснены к югу.

Oxycoccus microcarpus и *O. palustris* Pers. по данным молекулярного датирования разошлись 4,5 млн л. н. (Zhidkin, Matveeva, 2022), уже в плиоцене. У преимущественно субарктической *O. microcarpus* сохранилось исходное число хромосом $2n = 24$, тогда как *O. palustris* – гексаплоид с $2n = 72$ (Takhtadzhian, 1993; IPCN..., 2023), более поздним происхождением и ареалом вплоть до юга таёжной зоны. *O. microcarpus* подверглась третичной криофилизации в Субарктике, где спектр населяемых ей сообществ наиболее широк. С началом оледенения она мигрировала на юг вместе со сфагновыми мхами, а затем

неоднократно возвращалась вместе с ними на север (Bogdanowskaia-Guihéneuf, 1946).

В палинологических и карпологических спектрах Русской равнины гипоаркто-бореальные эрикоидные кустарнички появляются лишь с лихвинского межледниковья 380–240 тыс. л. н. (Bogdanowskaia-Guihéneuf, 1946; Yurtsev, 1966). Во внеледниковых регионах Вятско-Камского междуречья *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* приурочены к тем же межлдонным верховым болотам, что и гипоарктические *Betula nana*, *Rubus chamaemorus* и *Eriophorum vaginatum* L., считающиеся здесь реликтами среднего плейстоцена (Baranova, 2010). Видимо, гипоаркто-бореальные виды (прежде всего *Vaccinium uliginosum*) появились на этих болотах в ту же эпоху, что и гипоарктические. На юге Европейской России и те, и другие отнесены Г. М. Зозулиным к единой олиготрофно-болотной свите (Zozulin, 1973). Популяции *Ledum palustre* в сосняках сфагновых по периферии болот могут быть, однако, моложе, возникнув лишь в суббореальном периоде голоцена (см. ниже).

Все вакциниетальные виды, в том числе и гипоаркто-бореальные кустарнички, были широко распространены на Русской равнине в микулинское межледниковье 110–70 тыс. л. н., особенно в период господства хвойных лесов («нижний максимум ели») в конце последнего. На востоке Большеземельской тундры многие виды – и бореальные, и гипоарктические – продвинулись на север именно в микулинское время. Северная граница этих видов на юге Ямала и Тазовского п-ова соответствует границе казанцевской («бореальной») морской трансгрессии, имевшей место в ту эпоху (Rebristaia, 1977). С наступлением ранневалдайского (калининского, в Западной Сибири зырянского) оледенения 70–50 тыс. л. н. вакциниетальные виды были вновь оттеснены к югу. Они восстановили свои позиции в таёжных лесах соминского интерстадиала (Arslanov et al., 1980, цит. по: Kucherov, 2019), но опять отступили на юг в поздневалдайское (осташковское) оледенение 24–10 тыс. л. н.

В поздне- и послеледниковой флоре Северо-Запада России вакциниетальные, в том числе и гипоаркто-бореальные виды по большей части относят к древнетаёжному (евразиатскому бореальному) флорогенетическому элементу, и лишь немногие виды (*Carex globularis*) – к сибирскому таёжному (евросибирскому бореальному) (Miniaev, 1965, 1966, 1985). С позиций Н. А. Миняева (цит. соч.) к вакциниетальным видам должен быть отнесён и *Listera cordata*, так как он относится к древнетаёжному элементу. Представители обоих таёжных элементов господствовали в березняках и сосняках бёллинга 12 400–12 000 л. н., а затем и в ельниках аллерёда 11 500–11 000 л. н. (Miniaev, 1965, 1966, 1985). В пребореальном периоде голоцена (половецкое потепление 10 300–10 000 л. н.) эти виды проникли в леса Двино-Печорского региона, где достигли господства в раннебореальный климатический оптимум 8600 л. н. В это время темнохвойные леса Европейской России и Сибири смыкались через Урал. При похолодании в конце бореального периода впервые в голоцене вдоль берега Баренцева моря сформировались тундры (Khotinskiĭ, 1977; Nikiforova, 1982), в сообщества которых тоже вошли гипоаркто-бореальные кустарнички.

В атлантический оптимум голоцена вакциниетальные виды в южной и средней тайге в значительной мере уступили позиции неморальным. Но одновременно северная тайга вместе с населяющими её гипоаркто-бореальными видами стала замещать тундру. Именно в это время, когда еловые леса максимально продвинулись к северу вплоть до побережья Северного Ледовитого океана, произошло обогащение флоры Большеземельской тундры бореальными видами (Rebristaia, 1977). Многие гипоаркто-бореальные виды в современных тундрах тоже представляют собой послелесные атлантические реликты, как, например, *Carex vaginata* и *Listera cordata* в горных тундрах Лапландского заповедника (см. выше).

В суббореальном периоде роль вакциниетальных видов в растительном покрове тайги вновь возросла. Этому способствовало, в частности, начавшееся ещё в предыдущем периоде формирование сфагновых сосняков по окраинам болот по мере накопления торфяной залежи. Последний фактор благоприятствовал расселению *Ledum palustre*. В районе заповедника «Пасвик» на западе Кольского п-ова обилие этого вида в торфах, отложенных сосняками сфагновыми, отмечается и в атлантическом (7800–6000 л. н.), и в суббореальном

(5000–2500 л. н.) периодах. Растёт и обилие *Vaccinium uliginosum*, причём не только под пологом леса, что обусловлено тенденцией к похолоданию в конце периода. В спектрах макроостатков из района Дальних Зеленцов роль *V. uliginosum* возрастает в суббореальное время (3100–2500 л. н.) сравнительно с атлантическим (Elina et al., 2000).

На суббореальный период приходится и очередная волна расселения на запад евросибирских видов, связанная с экспансией еловых лесов, включая и их заболоченные типы. К числу таких видов относится *Carex globularis* (Miniaev, 1965). В Кольской Лапландии её расселение не завершилось и поныне (Ramenskaia, 1983), а на Мурмане она всё ещё отсутствует. На Ямале *C. globularis* не переходит северную границу лесотундры, что и здесь подтверждает её расселение на север вместе с хвойными лесами в атлантическую либо суббореальную эпоху (Tolmachyov, 1958 b; Rebristaia, 2013). *Oxycoccus microcarpus* при этом достигает северной границы южных тундр по широтному отрезку р. Юрибей на 69° с. ш. Проникновение этого вида в южные тундры Ямала тоже связано с колебаниями северной границы леса в голоцене, но оно имело место раньше, чем у *Carex globularis* (Rebristaia, 2013), – скорее всего, в период раннебореального оптимума.

Некоторые находки *Avenella flexuosa* в Калужской и сопредельных областях считаются новейшими заносами, связанными с наступлением немецких войск во время Великой Отечественной войны (Reshetnikova, 2015; и др.). Эти находки и впрямь отличаются от аборигенных своим нетипичным ценотическим окружением, а также изолированным характером при одновременной массовости произрастания. Однако строго подтвердить эту гипотезу можно лишь методом «молекулярных часов», сравнив генетический материал с центральноевропейским.

4.2. Бетулярные гипоаркто-бореальные виды мигрировали в Европу вместе с основной массой сибирских подгольцовых и горно-таёжных видов бетулярного элемента, видимо, несколько ранее вакциниетальных. Формирование бетулярной свиты датируется поздним плиоценом (Kleorov, 1941; Kucherov, Zverev, 2021), но возраст входящих в неё видов более значителен. Протяжённые первичные ареалы *Salix lapponum* (sect. *Villosae* Rouy) и *S. phylicifolia* s. l. (sect. *Arbuscella* Seringe ex Duby) сформировались ещё в олигоцен-миоценовое время в связи с альпийским орогенезом. Считается, что *S. lapponum* возникла в подгольцовом поясе гор умеренных широт Азии, *S. phylicifolia* – возможно, уже на равнине (Skvortsov, 1968). В дальнейшем ареалы этих видов неоднократно нарушались в ледниковые эпохи, но восстанавливались в межледниковья (Bogdanowskaia-Guihéneuf, 1946).

Бетулярные гипоаркто-бореальные виды, как и вакциниетальные, были, несомненно, свойственны первичным гипоарктическим ландшафтам. В составе последних, как и в аналогичных современных ландшафтах Пацифики, могли быть широко представлены кустарниковые ивняки травяных типов, а вместе с ними и заросли высокотравья без кустарников. В ледниковые периоды, и даже предваряя их, виды мигрировали на юг, одновременно претерпевая дивергенцию. Так, на рубеже плиоцена и плейстоцена по мере преобразования Полярного бассейна в Ледовитый из *Salix phylicifolia* s. l. выделились гипоарктические расы – сибирская *S. pulchra* и американская *S. planifolia* Pursh. *S. pulchra* замещает *S. phylicifolia* к востоку от Енисея, а в горах Урала – на открытых и малоснежных экотопах (Yurtsev, 1966). В то же время в лесном поясе гор Европы к югу от границ оледенения из *S. phylicifolia* s. l. выделились subsp. *rhaetica* (см. выше). Уже в плейстоцене от *Carex aquatilis* s. l. отделилась метаарктическая subsp. *stans* (Egorova, 1999) и т. д.

Теоретически, на внеледниковых территориях Заволжья и Предуралья часть гипоаркто-бореальных видов бетулярной свиты могла удержаться в лесотундровых сообществах по долинам крупных рек с конца плиоцена, как это реконструируется для «ядра» бореальной флоры (Baganova, 2010). Возможно, это справедливо в случае *Salix phylicifolia*. Для подтверждения гипотезы следует методом «молекулярных часов» сравнить вятско-камские пойменные популяции вида с таковыми из сопредельных регионов.

Менее вероятно, что плиоценовым реликтом окажется *Carex aquatilis*. В Удмуртии для этого вида отмечено лишь несколько разрозненных местонахождений на севере и юго-

востоке республики (Baranova, Puzyrov, 2012). С учётом высокой скорости расселения гигрофильных видов вдоль водотоков можно было бы ожидать большего числа находок этого вида в регионе, сохранись он со столь давнего времени. Скорее *C. aquatilis* расселялась позднее, вместе с другими бетулярными видами в одинцовское либо (скорее) микулинское межледниковье. В то время евросибирские бореальные виды были широко распространены на севере Русской равнины, а под конец межледниковья из Сибири пришла новая волна более молодых таёжных видов, в их числе *Rubus arcticus* (Miniaev, 1965).

В любом случае «южные» заволжские находки *Carex aquatilis* не позволяют причислить данный вид к гипоарктическим, как это делает Н. А. Миняев в своём последнем отчёте (Miniaev, 1985). Более оправдано отнести его к сибирскому таёжному элементу, следуя ранним работам автора. В них и *C. aquatilis*, и *Rubus arcticus* по простиранию региональных ареалов отнесены к «типу *Atragene sibirica*» – группе евросибирских бореальных видов, отсутствующих в горах Центральной Европы, но представленных на возвышенностях Русской равнины и в Фенноскандии вплоть до юга Норвегии (Miniaev, 1965, 1966).

Приуроченность *Geranium sylvaticum* к светлым субтермофильным дубравам в зоне широколиственных лесов Юго-Запада России, вероятно, следует считать наследием эпохи регресса ледника максимальной стадии среднеплейстоценового оледенения. В это время *G. sylvaticum* могла произрастать в тундроподобных кустарниковых ивняках, входивших в комплексы перигляциальных сообществ. Формирование же самих субтермофильных дубрав как типа сообществ в регионе следует датировать первой половиной микулинского межледниковья – временем расселения кверцетальных видов с юга и юго-запада (Клеоров, 1941).

Виды с сибирскими таёжными связями играли важную роль в перигляциальной зоне ранневалдайского оледенения. В этом убеждают рубежи ареалов *Rubus arcticus* и подобных ей видов в Верхнем Поволжье и в бассейне Днепра, параллельные краю калининского ледника в 200–300 км от него. Для данного времени реконструируется лесотундровая растительность, в том числе широкое развитие ивняков, послуживших рефугиумами бетулярных видов. Очередная волна расселения последних совпадает с наступлением соминского интерстадиала. Это подтверждают предельные линии их ареалов в районе Валдайской возвышенности и Валдайско-Онежской гряды, маркирующие последующее максимальное продвижение поздневалдайского ледового щита, а затем и стадии его деградации. В числе этих видов вновь присутствует *R. arcticus* (Miniaev, 1965, 1985).

Благодаря потеплению во время каргинского интерстадиала, синхронного соминскому, ряд таёжных и болотных видов распространился на север Ямала до 71–72° с. ш. Сейчас на этих широтах здесь отмечены не только *R. arcticus*, но и *Carex chordorrhiza* и *Stellaria palustris* – вероятные реликты той эпохи. Последующее сартанское оледенение, синхронное поздневалдайскому, на Ямале было почти не выражено (Rebristaia, 2013).

Активное расселение бетулярных видов и их господство в составе сообществ, как и у вакциниетальных видов, наблюдалось в бёллинге, а затем и в аллерёде. Это опять-таки подтверждается локализацией современных находок *Rubus arcticus* (Miniaev, 1965, 1985). Со среднего дриаса 12 000–11 800 л. н., разделявшего бёллинг и аллерёд, в межледниковых и голоценовых отложениях Карело-Мурманского региона присутствует *Geranium sylvaticum* (Ramenskaia, 1983). В этот же холодный интервал происходит миграция гипоарктических и ряда бореальных видов на Ямал с запада (из Европы) по осушенному шельфу. В числе этих видов – *Salix lapponum* и *S. phylicifolia* (Rebristaia, 2013). Видимо, ещё до начала той волны расселения, то есть в бёллинге данные виды проникли на полуострова Кольский и Канин, но не на о-в Колгуев, где *S. lapponum* нет (Skvortsov, 1968).

В раннем голоцене волна расселения бетулярных видов пришлась на «берёзовое время» половецкого потепления в пребореальном периоде, когда на территории севера Европейской России преобладали сообщества, аналогичные современным лапландским (Elina et al., 2000). Прежде всего, это были берёзовые криволесья из *Betula pubescens* s. ampl. – не только кустарничковые, но и приручейные и субнивальные травяные с *Geranium sylvaticum* и *Trollius*

europaeus. С этого же времени по долинам рек Северной Фенноскандии сохранились густые заросли бидоминантных ивняков из *Salix phylicifolia* и *S. lapponum*, а также околородные осочники из *Carex aquatilis*. В последовавшее за этим переяславское похолодание 10 000–9500 л. н. вновь возросла активность гипоарктических видов, в особенности *Betula nana*. Характерное для южных тундр Кольского п-ова устойчивое сосуществование последнего вида и *Salix phylicifolia*, скорее всего, является наследием именно этого климатического интервала.

В материковой Эстонии «субарктическим» (пребореальным) реликтом считается *Rubus arcticus*, проникающая сюда с востока (Eichwald, 1959). В Финляндии западная граница ареала этого вида датируется уже бореальным периодом и обусловлена расселением на запад послеледниковых еловых лесов из *Picea obovata* Ledeb. В суббореале *Rubus arcticus* связана уже с ельниками из *Picea × fennica* (Regel.) Kom. при заселении участков, освободившихся от вод Литоринового моря и Ладужской трансгрессии (Miniaev, 1965, 1985). Суббореальная экспансия темнохвойной тайги сопровождалась и миграцией бетулярных видов из гор Южной Сибири по правобережью Енисея в Сибирскую и далее Восточноевропейскую Арктику. Считается, что именно так сюда проникли *Geranium krylovii* и *Epilobium palustre* (Rebristaia, 1977, 2013), возможно, расселявшиеся одновременно с *Carex globularis*.

В предшествовавшем суббореалу атлантическом оптимуме голоцена расселение бетулярных видов по территории современной тундры связано не только с хвойными лесами (Rebristaia, 1977), но и с ивняками по долинам рек. На Ямале *Salix phylicifolia* и *S. lapponum* в пойменных ивняках по р. Хутыяха признаны именно атлантическими мигрантами (Rebristaia, 2013). На севере Кольского п-ова распространение травяных ивняков (особенно вдоль моря), ивняково-моховых тундр и берёзовых криволинейных зафиксировано позже, в первой половине суббореала 5000–3400 л. н. Роль *Salix* возрастает здесь и в климатический оптимум «малолежниковья» 1000 л. н. (Elina et al. 2000).

Обобщая сказанное, мы видим, что гипоаркто-бореальные виды как бетулярного, так и вакцинитального генезиса расселялись преимущественно в тёплоумеренные интервалы плейстоцена и голоцена, тогда как при похолоданиях их ареалы регрессировали. В тундровой зоне это свойственно и другим представителям бореального флороэлемента, то есть корректно относить гипоаркто-бореальные виды именно к нему, как и предполагалось. В то же время в зоне тайги очевидно сходство гипоаркто-бореальных и гипоарктических видов. Это ярко выражено в континентальном секторе Северной Азии (Yurtsev, 1968, 1974), но аналогичные черты сходства наблюдаются и на Северо-Западе России. На Валдайской возвышенности и Валдайско-Онежской гряде субконтинентальные гипоарктические виды встречаются в тех же изолятах, что и сибирские таёжные виды типа *Rubus arcticus* и *Oxycoccus microcarpus*, в чем проявляется общность позднеледниковой истории их расселения. Для видов обоих флороэлементов характерны два типа местообитаний – на возвышенностях и вдоль побережий Балтики, Финского залива и крупных озёр в диапазоне абсолютных высот менее 50 м. В обоих случаях приморские местонахождения связаны с «малой ледниковой эпохой» (Miniaev, 1969, 1985; Kucherov et al., 2023 b).

Выводы

1. Виды с гипоаркто-бореальным типом ареала, то есть максимумом их встречаемости и обилия в северной и крайнесеверной тайге, не формируют собственной исторической свиты, но распределяются между вакцинитальной и бетулярной свитами растительности.

2. Находки гипоаркто-бореальных видов вакцинитальной свиты на северных пределах их ареалов приурочены к ерниковым тундрам и буграм торфяных болот, тогда как аналогичных видов бетулярной свиты – к ивнякам и сопряжённым с ними в пойменных ландшафтах лугам и осочникам.

3. В тундровой зоне гипоаркто-бореальные виды проявляют себя как бореальные, судя по выявляемым волнам их расселения в интергляциалах плейстоцена и тёплоумеренные интервалы голоцена, а также ценоспектру населённых ими рефугиумов.

4. В таёжной зоне эти же виды тяготеют к гипоарктическим как по спектрам населенных сообществ, так и по негативным зависимостям их средних покрытий от уровня теплообеспеченности вегетации.

5. По характеру зависимости покрытий от континентальности климата среди гипоарктобореальных видов вакцинниетальной свиты преобладают океанические, среди видов бетулярной свиты – континентальные.

6. Гипоаркто-бореальные ареалы таксономически неоднородных видов обусловлены сочетанием гипоарктических и бореальных подвидов в их составе.

Авторы признательны к. б. н. С. Ю. Попову (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова) и Д. Е. Гимельбранту (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) за предоставление неопубликованных геоботанических описаний, д. б. н. Ю. А. Семениченкову (Брянский государственный университет им. акад. И. Г. Петровского) за ценные замечания при подготовке статьи к печати. Работа И. Б. Кучерова и С. В. Чиненко выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А. А. Зверева – согласно действующему государственно-му заданию ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9.

Список литературы

- [Arkticheskaia flora] Арктическая флора СССР. 1980. Под ред. А. И. Толмачёва, Б. А. Юрцева. Вып. 8. Т. 1: *Geraniaceae–Scrophulariaceae*. Л. 334 с.; 1984. Вып. 9. Т. 1: *Droseraceae–Rosaceae*. Л. 334 с.
- [Baranova] Баранова О. Г. 2010. Пути формирования основных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье // Вестник Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. Вып. 4. С. 31–41.
- [Baranova, Puzyugov] Баранова О. Г., Пузырёв А. Н. 2012. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). М.; Ижевск. 212 с.
- [Blagoveshchenskii] Благовещенский Г. А. 1936. Эволюция растительного покрова болотного массива «1007 км» у ст. Лоухи (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 3. С. 141–232.
- [Boch, Solonevich] Боч М. С., Солоневич Н. Е. 1972. Болота и заболоченные редколесья и тундры // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. С. 280–324.
- [Bogdanowska-Guihèneuf] Богдановская-Гиенэф И. Д. 1946. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Мат. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.; Л. С. 425–468.
- [Braslavskaja et al.] Браславская Т. Ю., Горячкин С. В., Куценков С. А., Мамонтов В. Н., Попов С. Ю., Пучнина Л. В., Сидорова О. В., Торхов С. В., Чуракова Е. Ю. 2017. Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск. 302 с.
- [Bulokhov, Solomeshch] Булохов А. Д., Соломец А. И. 2003. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск. 359 с.
- [Cajander A. K.] 1909. Über Waldtypen // Acta Forest. Fenn. V. 1. N 1. S. 1–175.
- [Chinenko] Чиненко С. В. 2013. Сравнительный анализ ценофлор восточной части мурманского побережья Колыского полуострова // Бот. журн. Т. 98. № 2. С. 134–166.
- [Dahl E.] 1998. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge. 297 p.
- [Dedov] Дедов А. А. 2006. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар. 159 с.
- [Dyugteva, Dubrovskii] Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. 2014. Лесная растительность бассейна р. Ильч в границах Печоро-Ильчского заповедника. СПб. 291 с.
- [Egorova] Егорова Т. В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис. 772 с.
- [Eichwald] Эйхвальд К. Ю. 1959. Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. Вып. 81. 286 с.
- [Elina et al.] Елина Г. А., Лукашёв А. Д., Юрковская Т. К. 2000. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск. 242 с.
- [Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulßen D.] 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. // Scripta Geobotanica. Bd 18. S. 1–262.
- [Fremstad E.] 1998. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. T. 12. S. 1–279.
- [Gimingham C. H.] 1972. Ecology of heathlands. London. 266 p.
- [Gorchakovskii] Горчаковский П. Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М. 283 с.
- [Gorodkov] Городков Б. Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л. 142 с.
- [Haapasaari M.] 1988. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fenn. V. 135. P. 1–219.
- [Hämet-Ahti L.] 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. V. 34. N 4. P. 1–127.

Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein. 1172 p.
PCN Chromosome Reports. 2023. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/27100306?projectid=9>. Дата обращения: 11.04.2023.

[Isachenko, Lavrenko] Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. С. 10–22.

[Katenin] Катенин А. Е. 1972. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточно-европейской лесотундры. Л. С. 118–259.

[Khotinskiy] Хотинский Н. А. 1977. Голоцен Северной Евразии. М. 200 с.

[Kleorov] Клеоров Ю. Д. 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Мат. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.; Л. С. 183–256.

[Korchagin] Корчагин А. А. 1940. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Тр. Печорско-Ыльчского заповедника. Т. 2. С. 5–415.

[Korolyova] Королёва Н. Е. 2006. Безлесные растительные сообщества побережья Восточного Мурмана (Кольский полуостров, Россия) // Растительность России. № 9. С. 20–42. <https://doi.org/10.31111/vegus/2006.09.20>

[Korolyova] Королёва Н. Е. 2014. К синтаксономии мелкобугристых болотных комплексов в лесотундре и тундре на севере Кольского полуострова // Растительность России. № 25. С. 30–44. <https://doi.org/10.31111/vegus/2014.09.20>

[Korotkov] Коротков К. О. 1991. Леса Валдая. М. 160 с.

[Kucherov] Кучеров И. Б. 2016. О подразделении типов ареалов полизональных и пюлиррегиональных видов для целей сопряжённого анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения (Владивосток). Т. 64. С. 138–197.

[Kucherov] Кучеров И. Б. 2019. Ценолитическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. 568 с.

[Kucherov I. B.] Kucherov I. B. 2021. Pine forests on carbonate rock and gypsum outcrops in middle- and northern-boreal European Russia // Les Cahiers de Braun-Blanquetia. V. 8. P. 1–38.

[Kucherov I., Grishutkina G., Teleganova V., Potemkin A.] Kucherov I., Grishutkina G., Teleganova V., Potemkin A. 2021. Diagnostic potential of epiphytic bryophytes in forest vegetation classification // BIO Web of Conferences. T. 38: Northern Asia plant diversity: Current trends in research and conservation. N 00065. P. 1–6. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800065>

[Kucherov, Kutentkov] Кучеров И. Б., Кутенков С. А. 2020. Мезотрофные ельники моршкovo-хвощовые сфагновые северной и средней тайги Европейской России и Урала // Бот. журн. Т. 105. № 3. С. 263–279. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030060>

[Kucherov, Kutentkov] Кучеров И. Б., Кутенков С. А. 2021. Топкие мезотрофные сфагновые ельники Европейской России и Урала // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. биология и экология. № 2. С. 74–106. <https://doi.org/10.26456/vtbio200>

[Kucherov et al.] Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Чепиного В. В. 2023 а. Гераниевые сфагновые мезозотрофные ельники северной тайги Европейской России и Урала // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. № 1 (69). С. 186–216. <https://doi.org/10.26456/vtbio298>

[Kucherov, Naumenko] Кучеров И. Б., Науменко Н. И. 2000. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Мат. V рабочего совещания по сравнительной флористике, Ижевск, 1998. СПб. С. 37–62.

[Kucherov, Zverev] Кучеров И. Б., Зверев А. А. 2021. Ценолитические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны // Turczaninowia. T. 24. № 3. С. 89–110. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.8>

[Kucherov, Zverev] Кучеров И. Б., Зверев А. А. 2022. Ценолитические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таёжной зоны // Turczaninowia. T. 25. № 3. С. 129–152. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.3.13>

[Kucherov et al.] Кучеров И. Б., Зверев А. А., Чиненко С. В. 2023 б. Ценолитические позиции гипоарктических видов растений в сообществах таёжной зоны Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 61. С. 45–87. <https://doi.org/10.17223/19988591/61/3>

[Lavrenko] Лавренко Е. М. 1981. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. Т. 66. № 3. С. 313–327.

[Lavrinenko O., Lavrinenko I.] Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. 2020 а. Местообитания восточноевропейских тундр и их соотношение с категориями EUNIS на примере заповедника «Ненецкий» // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. 14. № 4. С. 359–397. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10082>

[Lavrinenko O., Lavrinenko I.] Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. 2020 б. Характерные виды высших синтаксонов в равнинных восточноевропейских тундрах // Бот. журн. Т. 105. № 4. С. 315–347. <https://doi.org/10.31857/S0006813620040055>

[Lavrinenko O., Lavrinenko I.] Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. 2021. Сообщества с кустарниковыми ивами в подзоне типичных тундр восточноевропейского сектора Арктики // Растительность России. № 41. С. 75–112. <https://doi.org/10.31111/vegus/2021.41.75>

[Leuschner C., Ellenberg H.] Leuschner C., Ellenberg H. 2017. Vegetation ecology of Central Europe. V. I: Ecology of Central European forests. Cham. 971 p. – Vol. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. Cham. 1093 p.

[Miniaev] Миняев Н. А. 1963. Структура растительных ассоциаций. По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве. М.; Л. 262 с.

[Miniaev] Миняев Н. А. 1965. Сибирские таёжные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Вып. 1. Л. С. 50–92.

- [Miniaev] Миняев Н. А. 1966. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 38 с.
- [Miniaev] Миняев Н. А. 1969. Гипоарктические (арктобореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // *Ареалы растений флоры СССР*. Л. Вып. 2. С. 34–46.
- [Miniaev] Миняев Н. А. 1985. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры Северо-Запада европейской части СССР в связи с её охраной. Рукопись. 53 с.
- [Morozova et al.] Морозова О. В., Заугольнова Л. Б., Исаева Л. В., Костина В. А. 2008. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // *Растительность России*. № 13. С. 61–82.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. 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>
- NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>. Дата обращения: 15.11.2021.
- [Nekrasova] Некрасова Т. П. 1938. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // *Тр. Лапландского гос. заповедника*. Т. 1. М. С. 7–176.
- [Nikiforova] Никифорова Л. Д. 1982. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // *Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене*. М. С. 154–162.
- Nordhagen R. 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En Plantensosiologisk monografi // *Bergens Mus. Skr.* T. 22. S. 1–607.
- [Paal] Пааль Я. Л. 1978. Первичные геоботанические данные: схемы расположения пробных площадей, обилие видов растений по отдельным ярусам, мощность генетических горизонтов почвенного профиля. Рукопись. 223 с.
- [Pospelova, Pospelov] Пospelова Е. Б., Пospelов И. Н. 2007. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и её общий анализ. М. 457 с.
- [Ramenskaia] Раменская М. Л. 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. 203 с.
- [Rebristaia] Ребристая О. В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л. 334 с.
- [Rebristaia] Ребристая О. В. 2013. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. 312 с.
- [Reshetnikova] Решетникова Н. М. 2015. Путь появления некоторых западноевропейских видов растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 гг. // *Российский журн. биол. инвазий*. № 4. С. 95–104.
- [Sambuk] Самбук Ф. В. 1932. Печорские леса // *Тр. Бот. музея АН СССР*. Т. 24. С. 63–245.
- [Sergienko] Сергиенко В. Г. 1986. Флора полуострова Канин. Л. 147 с.
- [Shevchenko] Шевченко Н. Е. 2015. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Ильчский биосферный заповедник, Собинский участок) // *Лесотехнический журн.* Т. 5. № 3. С. 142–152. <https://doi.org/10.12737/14162>
- [Shumilova] Шумилова Л. В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск. 440 с.
- [Silaeva] Силаева Т. Б. (ред.) 2010. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск. 352 с.
- [Skvortsov] Скворцов А. К. 1968. Ивы СССР: Систематический и географический обзор. М. 262 с.
- Spearman C. 1904. The proof and measurement of association between two things // *Am. Journ. Psychol.* V. 15. N 1. P. 72–101.
- [Sukachev] Сукачев В. Н. 1928. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.; М. 232 с.
- [Taktadzhian] Тактаджян А. Л. (ред.) 1993. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Moraceae–Zygophyllaceae*. СПб. 430 с.
- [Teliatnikov] Телятников М. Ю. 2003. Растительность типичных тундр полуострова Ямал. Новосибирск. 122 с.
- [Tiulina] Тюлина Л. Н. 1931. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // *Изв. ГГО*. Т. 63. Вып. 5–6. С. 453–499.
- [Tolmashyov] Толмачёв А. И. 1939. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // *Бот. журн.* Т. 24. № 5–6. С. 504–517.
- [Tolmashyov] Толмачёв А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л. 156 с.
- [Tolmashyov] Толмачёв А. И. 1958 а. О происхождении основных элементов высокогорных флор Северного полушария // *Мат. по истории флоры и растительности СССР*. Вып. 3. М.; Л. С. 316–360.
- [Tolmashyov] Толмачёв А. И. 1958 б. Проблема происхождения арктической флоры и её развития // *Тез. докл. делегатского съезда ВБО, секция флоры и растительности*. Т. 1. Вып. 3. С. 47–55.
- [Tsvelov] Цвелёв Н. Н. 1972. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР // *Бот. журн.* Т. 57. № 2. С. 161–172.
- [Tsvelov, Probatova] Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. 2019. Злаки России. М. 646 с.
- Tuhkanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta Phytogeogr. Suec.* V. 67. P. 1–105.
- [Vasilevich] Васильевич В. И. 2004. Травяные ельники Европейской России // *Бот. журн.* Т. 89. № 1. С. 13–27.
- [Yudin] Юдин Ю. П. 1948. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика): Дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 323 с.
- [Yudin] Юдин Ю. П. 1963. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // *Мат. по истории флоры и растительности СССР*. Вып. 4. М.; Л. С. 493–571.
- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л. 94 с.

- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1968. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. 236 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. 160 с.
- [Zaugol'nova et al.] Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Браславская Т. Ю., Дёгтева С. В., Проказина Т. С., Луговая Д. Л. 2009. Высокотравные таёжные леса восточной части Европейской России // Растительность России. № 15. С. 3–26.
- [Zhidkin, Matveeva] Жидкин П. П., Матвеева Т. В. 2022. Проблемы филогении рода *Vaccinium* L. и пути их решения // Экологическая генетика. Т. 20. № 2. С. 151–164. <https://doi.org/10.17816/ecogen109142>
- [Zinslerling] Цинзерлинг Ю. Д. 1932. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л. 376 с.
- [Zozulin] Зозулин Г. М. 1973. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1081–1092.
- [Zverev] Зверев А. А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск. 304 с.

References

- Arkticheskaia flora SSSR [Arctic flora of the USSR] / Tolmachev A. I., Yurtsev B. A., eds. 1980. V. 8. Pt. 1: *Geraniaceae-Scrophulariaceae*. Leningrad. 334 p. – 1984. V. 9, Pt. 1: *Droseraceae-Rosaceae*. Leningrad. 334 p. (In Russian)
- Baranova O. G. 2010. Puti formirovaniia osnovnykh floristicheskikh kompleksov v Viatsko-Kamskom mezhdurech'e [The ways of formation of the major floristic complexes in the interfluvium between the Kama and Vyatka rivers] // Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle. Iss. 4. P. 31–41. (In Russian)
- Baranova O. G., Puzyr'ov A. N. 2012. Konspekt flory Udmurtskoi Respubliki (sosudistye rasteniia) [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk. 212 p. (In Russian)
- Blagoveshchenskii G. A. 1936. Evoliutsiia rastitel'nogo pokrova bolotnogo massiva «1007 km» u st. Loukhi (Kareliia) [Plant cover evolution of the «1007th km» mire massif near Loukhi station (Karelia)] // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika. Iss. 3. P. 141–232. (In Russian)
- Boch M. S., Solonevich N. E. 1972. Bolota i zabolochennye redkoles'ia i tundry [Mires and bogged open woodlands and tundras] // Pochvy i rastitel'nost' vostochnoevropeiskoi lesotundry. Leningrad. P. 280–324. (In Russian)
- Bogdanovskaia-Guihéneuf Y. D. 1946. O proiskhozhdenii flory boreal'nykh bolot Evrazii [On the origin of the Eurasian swamp and bog flora] // Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. Iss. 2. Moscow; Leningrad. P. 425–468. (In Russian)
- Braslavskaia T. Yu., Goriachkin S. V., Kutenkov S. A., Mamontov V. N., Popov S. Yu., Puchnina L. V., Sidorova O. V., Torkhov S. V., Churakova E. Yu. 2017. Flora i rastitel'nost' Belomorskogo-Kuloiskogo plato [Flora and vegetation of the White Sea-Kuloi Plateau]. Arkhangel'sk. 302 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. 2003. Ekologo-floristicheskaia klassifikatsiia lesov Yuzhnogo Nechernozemia Rossii [Syntaxonomy of forests of Russian Southern Nechernozemye of Russia]. Bryansk. 359 p. (In Russian)
- Cajander A. K. 1909. Über Waldtypen // Acta Forest. Fenn. V. 1. N 1. S. 1–175.
- Chinenko S. V. 2013. Sravnitel'nyi analiz tsenoflor vostochnoi chasti murmanskogo poberezhia Kol'skogo poluoostrova [Comparative analysis of coenotic floras of the eastern part of the Murman coast of Kola Peninsula] // Bot. Zhurn. V. 98. N 2. P. 134–166. (In Russian)
- Dahl E. 1998. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge. 297 p.
- Dedov A. A. 2006. Rastitel'nost' Malozemel'skoi i Timanskoi tundr [Vegetation of Malozemelskaia and Timanskaia Tundras]. Syktyvkar. 159 p. 159 c. (In Russian)
- Dyogteva S. V., Dubrovskii Yu. A. 2014. Lesnaia rastitel'nost' basseina r. Ilych v granitsakh Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Forest vegetation of the Ilych River basin within the Pechora-Ilych Nature Reserve]. St. Petersburg. 291 p. (In Russian)
- Egorova T. V. 1999. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St. Petersburg; Saint Louis. 772 p. (In Russian and English)
- Eichwald K. J. 1959. Die Untergattung der Brombeeren *Cylactis* Rafin. Untersuchung der Phylogenie einer borealen Pflanzengruppe // Uch. Zap. Tartuskogo gos. un-ta. V. 81. 286 p. (In Russian, German, and Estonian)
- Elina G. A., Lukashyov A. D., Yurkovskaia T. K. 2000. Pozdnelednikovie i golotsen Vostochnoi Fennoskandii (paleorastitel'nost' i paleogeografiia) [Late Glacial and Holocene of East Fennoscandia: palaeovegetation and palaeogeography]. Petrozavodsk. 242 p. (In Russian)
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. // Scripta Geobotanica. Bd 18. S. 1–262.
- Fremstad E. 1998. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. T. 12. S. 1–279.
- Gimingham C. H. 1972. Ecology of heathlands. London. 266 p.
- Gorchakovskii P. L. 1975. Rastitel'nyi mir vysokogomogo Urala [Plant world of the Highland Urals]. Moscow. 283 p. (In Russian)
- Gorodkov B. N. 1935. Rastitel'nost' tundrovoi zony SSSR [Vegetation of the tundra zone of the USSR]. Moscow; Leningrad. 142 p. (In Russian)
- Haapasaari M. 1988. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fenn. V. 135. P. 1–219.
- Hämet-Ahti L. 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. V. 34. N 4. P. 1–127.
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein. 1172 p.
- IPCN Chromosome Reports. 2023. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/27100306?projectid=9>. Date of access: 11.04.2023.
- Isachenko T. I., Lavrenko E. M. 1980. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie [Phytogeographical subdivision] // Ras-

- titel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad. P. 10–22. (*In Russian*)
- Katenin A. E. 1972. Rastitel'nost' lesotundrovogo statsionara [Vegetation of the Forest-Tundra Permanent Study Area] // Pochvy i rastitel'nost' vostochnoevropeiskoi lesotundry [Soils and vegetation of East-European forest-tundra]. Leningrad. P. 118–259. (*In Russian*)
- Khotinskii N. A. 1977. Golotsen Severnoi Evrazii (Holocene of North Eurasia). Moscow. 200 p. (*In Russian*)
- Kleopov Yu. D. 1941. Osnovnye cherty razvitiia flory shirokolistvennykh lesov Evropeiskoi chasti SSSR [Main features of formation of broad-leaved forest flora in the European part of the USSR] // Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. Iss. 1. Moscow; Leningrad. P. 183–256. (*In Russian*)
- Korchagin A. A. 1940. Rastitel'nost' severnoi poloviny Pechorsko-Ylychskogo zapovednika [Vegetation of the northern part of the Pechora-Ilych Strict Nature Reserve] // Trudy Pechorsko-Ylychskogo zapovednika. V. 2. P. 5–415. (*In Russian*)
- Korolyova N. E. 2006. Bezlesnye rastitel'nye soobshchestva poberezh'ia Vostochnogo Murmana (Kolskii Polouostrov, Rossiia) [Treeless plant communities of the East Murman shore (Kola Peninsula, Russia)] // Rastitel'nost' Rossii. N 9. P. 20–42. <https://doi.org/10.31111/vegus/2006.09.20> (*In Russian*)
- Korolyova N. E. 2014. K sintaksonomii melkobugrystykh bolotnykh kompleksov v lesotundre i tundre na severe Kol'skogo poluostrova [To the syntaxonomy of ponnikos mire complexes in the forest-tundra and tundra in the northern part of Kola Peninsula] // Rastitel'nost' Rossii. N 25. P. 30–44. <https://doi.org/10.31111/vegus/2014.25.30> (*In Russian*)
- Korotkov K. O. 1991. Lesa Valdaia [Forests of Valdai]. Moscow. 160 p. (*In Russian*)
- Kucherov I. B. 2016. O podrazdelenii tipov arealov polizional'nykh i pluriregional'nykh vidov dlia tselei sopriazhennogo analiza flor sosedistykh rastenii, mokhoobraznykh i lishainikov [On the subdivision of distribution types of multizonal and multiregional species for the purposes of the integrated analysis of vascular, bryophyte, and lichen floras] // Komarovskie chteniia. Vladivostok. V. 64. P. 138–197. (*In Russian*)
- Kucherov I. B. 2019. Tsenoticheskoe i ekologicheskoe raznoobrazie svetlokhvoinykh lesov srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]. St. Petersburg. 568 p. (*In Russian*)
- Kucherov I. B. 2021. Pine forests on carbonate rock and gypsum outcrops in middle- and northern-boreal European Russia // Les Cahiers de Braun-Blanquetia. V. 8. P. 1–38.
- Kucherov I., Grishutkina G., Teleganova V., Potyomkin A. 2021. Diagnostic potential of epiphytic bryophytes in forest vegetation classification // BIO Web of Conferences. V. 38: Northern Asia plant diversity: Current trends in research and conservation. N 00065. P. 1–6. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800065>
- Kucherov I. B., Kutenkov S. A. 2020. Mezotrofnye el'niki moroshkovo-khvoshchovye sfagnovyie severnoi i srednei taigi Evropeiskoi Rossii i Urala [Mesotrophic cloudberry-horsetail peatmoss spruce forests of northern and middle-boreal European Russia and the Urals] // Bot. Zhurn. V. 105. N 3. P. 263–279. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030060> (*In Russian*)
- Kucherov I. B., Kutenkov S. A. 2021. Topkie mezotrofnye sfagnovyie el'niki Evropeiskoi Rossii i Urala [Swampy mesotrophic peatmoss spruce forests of European Russia and the Urals] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. N 2. P. 74–106. <https://doi.org/10.26456/vtbio200> (*In Russian*)
- Kucherov I. B., Kutenkov S. A., Chepinoga V. V. 2023 a. Geraniyevye sfagnovyie mezoetrofnye el'niki severnoi taigi Evropeiskoi Rossii i Urala [Mesoetrotrophic crane's-bill peatmoss spruce forests of European Russia and the Urals] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. N 1 (69). P. 186–216. <https://doi.org/10.26456/vtbio298> (*In Russian*)
- Kucherov I. B., Naumenko N. I. 2000. Sistema regional'nykh shirotnykh elementov dlia analiza boreal'nykh flor Vostochnoi Fennoskandii [System of types of regional latitudinal ranges for the analysis of East-Fennoscandian boreal floras] // Sravnitel'naia floristika na rubezhe III tysiacheletia: dostizheniia, problemy, perspektivy. Materialy V rabochego soveshchaniia po sravnitel'noi floristike, Izhevsk, 1998. St. Petersburg. P. 37–62. (*In Russian*)
- Kucherov I. B., Zverev A. A. 2021. Tsenoticheskiiye pozitsii boreal'nykh vidov rastenii v soobshchestvakh shirokolistvenno-lesnoi zony [Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities] // Turczaninovia. V. 24. N 3. P. 89–110. <https://doi.org/10.14258/turczaninovia.24.3.8> (*In Russian*)
- Kucherov I. B., Zverev A. A. 2022. Tsenoticheskiiye pozitsii nemoral'nykh i boreonemoral'nykh vidov rastenii v soobshchestvakh tayozhnoi zony [Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities] // Turczaninovia. V. 25. N 3. P. 129–152. <https://doi.org/10.14258/turczaninovia.25.3.13> (*In Russian*)
- Kucherov I. B., Zverev A. A., Chinenko S. V. 2023 b. Tsenoticheskiiye pozitsii gipoarkticheskikh vidov rastenii v soobshchestvakh tayozhnoi zony Evropeiskoi Rossii [Phytocoenotical positions of hipoarctic plant species in boreal-forest zone communities of European Russia] // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya. N 61. P. 45–87. <https://doi.org/10.17223/19988591/61/3> (*In Russian*)
- Lavrenko E. M. 1981. O rastitel'nosti pleistotsenovnykh perigliatsial'nykh stepei SSSR [On the vegetation of the Pleistocene periglacial steppes of the USSR] // Bot. Zhurn. V. 66. N 3. P. 313–327. (*In Russian*)
- Lavrinenko O. V., Lavrinenko I. A. 2020 a. Mestoobitaniia vostochnoevropeiskikh tundr i ikh sootnosheniia s kategoriyami EUNIS na primere zapovednika «Nenetskii» [Habitats of the East European tundra and their accordance to the EUNIS categories on the Nenetsky Reserve example] // Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy. V. 14. N 4. P. 359–397. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10082> (*In Russian*)
- Lavrinenko O. V., Lavrinenko I. A. 2020 b. Kharakternye vidy vysshikh sintaksonov v ravninnykh vostochnoevropeiskikh tundrakh [Characteristic species of high syntaxa in the plain East European tundra] // Bot. Zhurn. V. 105. N 4. P. 315–347. <https://doi.org/10.31857/S0006813620040055> (*In Russian*)
- Lavrinenko O. V., Lavrinenko I. A. 2021. Soobshchestva s kustarnikovymi ivami v podzone tipichnykh tundr vostochnoevropeiskogo sektora Arktiki [Communities with shrub willows in typical tundra subzone in the East European sector of the Arctic] // Rastitel'nost' Rossii. N 41. P. 75–112. <https://doi.org/10.31111/vegus/2021.41.75> (*In Russian*)

- Leuschner C., Ellenberg H.* 2017. Vegetation ecology of Central Europe. V. I: Ecology of Central European forests. Cham. 971 p. – V. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. Cham. 1093 p.
- Miniaev N. A.* 1963. Struktura rastitel'nykh assotsiatsii. Po materialam issledovaniia chernichno-voronichnoi serii assotsiatsii v Khibinskome gornom massive [Structure of vegetation associations. Based upon the data on the bilberry-crowberry series of associations in the Khibiny massif]. Moscow; Leningrad. 262 p. (*In Russian*)
- Miniaev N. A.* 1965. Sibirskie tayozhnye elementy vo flore Severo-Zapada Evropeiskoi chasti SSSR [Siberian boreal-forest elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR] // Arealny rastenii flory SSSR [Areas of plants of the USSR flora]. Iss. 1. Leningrad. P. 50–92. (*In Russian*)
- Miniaev N. A.* 1966. Istorii razvitiia flory severo-zapada Evropeiskoi chasti SSSR s kontsa pleistotsena [History of the flora formation of the North-West of the European part of the USSR from the end of the Pleistocene]: Abstr. Doct. Sci. Thesis. Leningrad. 38 p. (*In Russian*)
- Miniaev N. A.* 1969. Gipoarkticheskie (arkto-boreal'nye) elementy vo flore Severo-Zapada Evropeiskoi chasti SSSR [Hypoarctic (arctic-boreal) elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR] // Arealny rastenii flory SSSR [Areas of plants of the USSR flora]. Leningrad. Iss. 2. P. 34–46. (*In Russian*)
- Miniaev N. A.* 1985. Razrabotka voprosov istorii formirovaniia i struktury sovremennoi flory Severo-Zapada Evropeiskoi chasti SSSR v svyazi s eyo okhranoi [Elaboration of problems of formation history and structure of the contemporary flora of the North-West of the European part of the USSR in connection with its conservation]. Leningrad. 53 p. (Manuscript) (*In Russian*)
- Morozova O. V., Zaugol'nova L. B., Isaeva L. V., Kostina V. A.* 2008. Klassifikatsiia boreal'nykh lesov severa Evropeiskoi Rossii. I. Oligotrofnye khvoynye lesa [Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests] // Rastitel'nost' Rossii. N 13. P. 61–82. (*In Russian*)
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavi-lán García R., Chytrý R., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. 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>
- NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>. Date of access: 15.11.2021.
- Nekrasova T. P.* 1938. Rastitel'nost' al'piiskogo i subal'piiskogo poiasov Chuna-tundry [Vegetation of the alpine and subalpine belts of the Chuna-Tundra] // Tr. Laplandskogo gos. zapovednika. V. 1. Moscow. P. 7–176. (*In Russian*)
- Nikiforova L. D.* 1982. Dinamika landshaftnykh zon goltsena severo-vostoka Evropeiskoi chasti SSSR [Dynamics of the Holocene landscape zones in the North-East of the European part of the USSR] // Razvitie prirody territorii SSSR v pozdnem pleistotsene i goltsene [Evolution of nature of the USSR area in the Late Pleistocene and Holocene]. Moscow. P. 154–162. (*In Russian*)
- Nordhagen R.* 1943. Sikildalen og Norges fjellbeiter. En Plantensosiologisk monografi // Bergens Mus. Skr. T. 22. S. 1–607.
- Paal J.* 1978. Pervichnye geobotanicheskie dannye: skhemy raspolozheniia probnykh ploshchadei, obilie vidov rastenii po otdel'nym iarusam, moshchnot' geniticheskikh gorizontov pochvennogo profil'ia [Raw geobotanical data: permanent plot location arrangements, plant species abundance in different layers, thickness of soil profile horizons]. Kivach. 223 p. (Manuscript) (*In Russian*)
- Pospelova E. B., Pospelov I. N.* 2007. Flora sosudistykh rastenii Taimyra i sopredel'nykh territorii. Chast' 1. Annotirovannyi spisok flory i eyo obshchii analiz [Vascular flora of Taymyr Peninsula and neighboring territories. Pt. 1. The annotated list of flora and its general analysis]. Moscow. 457 p. (*In Russian*)
- Ramenskaia M. L.* 1983. Analiz flory Murmanskoi oblasti i Karelii [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad. 203 p. (*In Russian*)
- Rebristaia O. V.* 1977. Flora vostoka Bolshezemel'skoi tundry [Flora of the East of the Bolshezemelskaia Tundra]. Leningrad. 334 p. (*In Russian*)
- Rebristaia O. V.* 2013. Flora poluostrova Yamal: sovremennoe sostoianie i istoriia formirovaniia [Flora of the Yamal Peninsula: Current state and history of formation]. St. Petersburg. 312 p. (*In Russian*)
- Reshetnikov N. M.* 2015. Put' poiavleniia nekotorykh zapadnoevropeiskikh vidov rastenii v Kaluzhskoi oblasti – put' sledovaniia nemetskoi armii v 1941–1943 gg. [The way of emergence of some Western European plant species in Kaluga region – the pathway of the German army in 1941–1943] // Rossiiskii zhurn. biol. invazii. N 4. P. 95–104. (*In Russian*)
- Sambuk F. V.* 1932. Pechorskii lesa [Forests of the Pechora River reaches] // Tr. Botanicheskogo Muzeia Akademii Nauk SSSR. V. 24. P. 63–245. (*In Russian*)
- Sergienko V. G.* 1986. Flora poluostrova Kanin [Flora of the Kanin Peninsula]. Leningrad. 147 p. (*In Russian*)
- Shevchenko N. E.* 2015. Soobshchestva sosново-eloovykh lesov verkhnei chasti basseina r. Pechory (Pechoro-Ilychskii biosfernyi zapovednik, Sobinskii uchastok) [Pine-fir forests in the Pechora River upper reaches (Pechoro-Ilych biosphere reserve, Sobinsky area)] // Lesotekhnicheskii Zhurn. V. 5. N 3. P. 142–152. <https://doi.org/10.12737/14162> (*In Russian*)
- Shumilova L. V.* 1962. Botanicheskaia geografiia Sibiri [Botanical geography of Siberia]. Tomsk. 440 p. (*In Russian*)
- Silaeva T. B. (ed.)* 2010. Sosudistye rasteniia Respubliki Mordoviia (konspekt flory) [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. Saransk. 352 p. (*In Russian*)
- Skvortsov A. K.* 1968. Ivy SSSR: Sistematicheskii i geograficheskii obzor [Willows of the USSR: A taxonomic and geographic revision]. Moscow. 262 p. (*In Russian*)
- Spearman C.* 1904. The proof and measurement of association between two things // Am. J. Psychol. V. 15. N 1. P. 72–101.
- Sukachev V. N.* 1928. Rastitel'nye soobshchestva (Vvedenie v fitosotsiologiiu) [Plant communities (Introduction

to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow. 232 p. (*In Russian*)

Takhtadzhian A. L. (ed.) 1993. Chisla khromosom sosudytykh rastenii flory SSSR: Semeistva *Moraceae*–*Zygophyllaceae* [Chromosome numbers of flowering plants of the flora of the USSR: Families *Moraceae*–*Zygophyllaceae*]. St. Petersburg. 430 p. (*In Russian*)

Teliatnikov M. Yu. 2003. Rastitel'nost' tipichnykh tundr poluostrova Yamal [Vegetation of typical tundras of the Yamal Peninsula]. Novosibirsk. 122 p. (*In Russian*)

Tiulina L. N. 1931. Materialy po vysokogornoi rastitel'nosti Iuzhnogo Urala [Materials on the highland vegetation of Southern Urals] // *Izv. Glavnoi geofizicheskoi observatorii*. V. 63. N 5–6. P. 453–499. (*In Russian*)

Tolmachyov A. I. 1939. O nekotorykh zakonomernostyakh raspredeleniia rastitel'nykh soobshchestv v Arktike [On some regularities of plant community distribution in the Arctic] // *Bot. Zhurn.* T. 24. N 5–6. P. 504–517. (*In Russian*)

Tolmachyov A. I. 1954. K istorii vznikhoveniia i razvitiia temnokhvoynoi taigi [On the history of origin and evolution of dark-coniferous boreal forest]. Moscow; Leningrad. 156 p. (*In Russian*)

Tolmachyov A. I. 1958 a. O proiskhozhdenii osnovnykh elementov vysokogornykh flor Severnogo polushariia [On the origin of the main elements of highland floras of the Northern hemisphere] // *Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR*. Iss. 3. Moscow; Leningrad. P. 316–360. (*In Russian*)

Tolmachyov A. I. 1958 b. Problema proiskhozhdeniia arkticheskoi flory i eyo razvitiia [The problem of origin of the Arctic flora and its evolution] // *Tez. dokladov delegatskogo s'ezda Vsesoiuznogo botanicheskogo obshchestva, seksiaia flory i rastitel'nosti*. V. 1. Iss. 3. P. 47–55. (*In Russian*)

Tsvelyov N. N. 1972. K sistematike i filogenii ovsiianits (*Festuca* L.) flory SSSR [On the taxonomy and phylogeny of fescues (*Festuca* L.) of the USSR flora] // *Bot. Zhurn.* V. 57. N 2. P. 161–172. (*In Russian*)

Tsvelyov N. N., Probatova N. S. 2019. Zlaki Rossii [Grasses of Russia]. Moscow. 646 p. (*In Russian*)

Tuhkanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta Phytogeogr. Suec.* V. 67. P. 1–105.

Vasilovich V. I. 2004. Travianyie el'niki Evropeiskoi Rossii [Herb spruce forests of European Russia] // *Bot. Zhurn.* V. 89. N 1. P. 13–27. (*In Russian*)

Yudin Yu. P. 1948. Temnokhvoynye lesa Komi ASSR (geobotanicheskaia kharakteristika) [Dark-coniferous forests of Komi ASSR (A geobotanical record)]: Doct. Sci. Thesis. Syktyvkar. 323 p. (*In Russian*)

Yudin Yu. P. 1963. Reliktovaiia flora izvestniakov severo-vostoka Evropeiskoi chasti SSSR [Relict flora of limestone outcrops in the North-East of the European part of the USSR] // *Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR*. Iss. 4. Moscow; Leningrad. P. 493–571. (*In Russian*)

Yurtsev B. A. 1966. Gipoarkticheskii botaniko-geograficheskii poias i proiskhozhdenie ego flory [Hypoarctic phytogeographical belt and the origins of its flora]. Moscow; Leningrad. 94 p. (*In Russian*)

Yurtsev B. A. 1968. Flora Suntar-Khaiata: Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Chayata. The problems of the history of highland landscapes of the North-Eastern Siberia]. Leningrad. 236 p. (*In Russian*)

Yurtsev B. A. 1974. Problemy botanicheskoi geografii Severo-Vostochnoi Azii [Problems of botanical geography of North-Eastern Asia]. Leningrad. 160 p. (*In Russian*)

Zaugol'nova L. B., Smirnova O. V., Braslavskaiia T. Yu., Dyogteva S. V., Prokazina T. S., Lugovaia D. L. 2009. Vysokotravnnye tayozhnye lesa vostochnoi chasti Evropeiskoi Rossii [Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia] // *Rastitel'nost' Rossii*. N 15. P. 3–26. (*In Russian*)

Zhidkin R. R., Matveeva T. V. 2022. Problemy filogenii roda *Vaccinium* L. i puti ikh resheniia [Phylogeny problems of the genus *Vaccinium* L. and ways to solve them] // *Ekologicheskaiia genetika*. V. 20. N 2. P. 151–164. <https://doi.org/10.17816/ecogen109142> (*In Russian*)

Zinserling Yu. D. 1932. Geografiia rastitel'nogo pokrova severo-zapada evropeiskoi chasti SSSR [Geography of plant cover of the North-West of European part of the USSR]. Leningrad. 376 p. (*In Russian*)

Zozulin G. M. 1973. Istoricheskie svity rastitel'nosti Evropeiskoi chasti SSSR [Historical suites of vegetation in the European part of the USSR] // *Bot. Zhurn.* V. 58. N 8. P. 1081–1092. (*In Russian*)

Zverev A. A. 2007. Informatsonnye tekhnologii v issledovaniakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk. 304 p. (*In Russian*)

Сведения об авторах

Кучеров Илья Борисович

д. б. н., старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: atragene@mail.ru

Kucherov Ilya Borisovich

Sc. D. in Biological Sciences, Senior Researcher of the Dpt. of General Geobotany
V. L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg
E-mail: atragene@mail.ru

Зверев Андрей Анатольевич

к. б. н., доцент кафедры ботаники
Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск
E-mail: ibiss@rambler.ru

Zverev Andrey Anatolievich

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Botany
Biological Institute, Tomsk National Research State University, Tomsk
E-mail: ibiss@rambler.ru

Чиненко Светлана Валентиновна

к. б. н., младший научный сотрудник лаборатории географии
и картографии растительности
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: chinenko@binran.ru

Chinenko Svetlana Valentinovna

Ph. D. in Biological Sciences, Senior Researcher of the Dpt. of Geography
and Cartography of Vegetation
V. L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg
E-mail: chinenko@binran.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.553

ОБ АССОЦИАЦИИ РАЗНОТРАВНО-МЕЛКОЗЛАКОВЫХ ПСАММОФИТНЫХ ЛУГОВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *AGROSTIS CAPILLARIS* L. В ЮЖНОМ НЕЧЕРНОЗЕМЬЕ РОССИИ

© А. Д. Булохов, В. Э. Купреев, Ю. А. Семенищенков, А. В. Харин
A. D. Bulokhov, V. E. Kupreev, Yu. A. Semenishchenkov, A. V. Kharin

On the association of psammophylous forb-small-grass meadows
dominated by *Agrostis capillaris* L. in the Southern Nechernozemye of Russia

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», кафедра биологии
241050, Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: kafbot2002@mail.ru

Аннотация В статье проводятся флористический анализ и валидизация широко распространённой ассоциации псаммофитных разнотравно-мелкозлаковых полевичных лугов *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris* Bulokhov ass. nov. в Южном Нечерноземье России. На основании эколого-флористических различий в пределах ассоциации установлены две субассоциации: *A. c.–A. c. typicum* subass. nov. и *A. c.–A. c. trifolietosum pratensis* subass. nov., сообщества которых представляют разные этапы формирования травяной растительности в псаммофитных местообитаниях. Для флористического сравнения использованы 252 геоботанических описания полевичных лугов Южного Нечерноземья России, в результате чего обоснована синтаксономическая самостоятельность новой ассоциации и её положение в системе высших единиц псаммофитной травяной растительности.

Ключевые слова: разнотравно-мелкозлаковые луга, синтаксономия, *Agrostis capillaris*, Южное Нечерноземье России.

Abstract. The article provides a floristic analysis and validation of the widespread association of psammophylous forb-small-grass bentgrass meadows *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris* Bulokhov ass. nov. in the Southern Nechernozemye of Russia. Based on ecological and floristic differences within the association, two subassociations were established: *A. c.–A. c. typicum* subass. nov. and *A. c.–A. c. trifolietosum pratensis* subass. nov., whose communities represent different stages of the formation of grass vegetation in psammophylous habitats. For floristic comparison, 252 relevés of forb-small-grass bentgrass meadows in the Southern Nechernozemye of Russia were used, as a result of which the syntaxonomical independence of the new association and its position in the system of higher units of psammophylous grass vegetation was substantiated.

Keywords: forb-small-grass meadows, syntaxonomy, *Agrostis capillaris*, Southern Nechernozemye of Russia.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-46-61

Введение

Данная статья продолжает серию публикаций, посвящённых разнообразию псаммофитной травяной растительности в Южном Нечерноземье России (ЮНР). В настоящее время для этого региона известны многочисленные ассоциации, объединяющие сообщества на песчаных субстратах в естественных и антропогенных местообитаниях; обзор основных единиц классификации был проведён нами ранее (Купреев, Семенищенков, 2022). Однако при создании актуальной классификационной схемы в масштабах региона возникают проблемы, связанные с невозможностью признания валидными некоторых синтаксонов, установленных в литературе на правах рукописи, а также опубликованных неэффективно по разным причинам.

В статье проводятся флористический анализ и валидизация широко распространённой ассоциации псаммофитных разнотравно-мелкозлаковых полевичных лугов в ЮНР. Сообщества этого типа неоднократно были описаны в данном регионе, в том числе в монографических работах последних десятилетий (Bulokhov, 2001; Bulokhov, Kharin, 2008; Semenishchenkov, 2009; Averinova, 2010; Poluyanov, Averinova, 2012; Bulokhov et al., 2021; и др.).

Материалы и методы

Геоботанические описания травяной растительности были выполнены авторами в Брянской, Калужской, Орловской и Смоленской областях в 1980-х (А. Д. Булохов), 1998–2000 гг. (А. В. Харин) и 2018–2023 гг. (В. Е. Купреев, Ю. А. Семенищенков) на площадках в 100 м². Обилие-покрытие видов определено по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): «г» – очень редки; «+» – разрежены и покрывают менее 1% площадки; «1» – особи многочисленны, но покрывают не более 5% площадки; «2» – 6–25%; «3» – 26–50%; «4» – 51–75%; «5» – более 75%. Учитывая, что для травяной растительности обсуждаемого типа не характерна ярусная структура, ярусы для видов не указаны; деревья и кустарники представлены в сообществах проростками, ювенильными или имматурными растениями.

Классификация растительности проведена на основе массива из 68 геоботанических описаний, выполненных авторами статьи, методом Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Часть описаний (28) ранее уже были опубликованы (Bulokhov, 2001; Bulokhov, Kharin, 2008). Принадлежность ассоциаций высшим единицам (классам, порядкам, союзам) указана в соответствии с современной иерархической системой флористической классификации растительности Европы (Mucina et al., 2016). Указания на валидность синтаксонов даны со ссылкой на статьи «Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры» (Theurillat et al., 2021). Классы постоянства видов (К) в таблицах даны римскими цифрами по 5-балльной шкале: I – вид присутствует, менее чем в 20% описаний, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – более 80% описаний.

Оценка экологических режимов местообитаний сообществ и NMDS-ординация ценофлор сравниваемых синтаксонов проведена с использованием шкал Х. Эллэнберга (Ellenberg et al., 1992) средствами пакета R (<https://www.r-project.org>), интегрированного с программой JUICE (Tichý, 2002).

Названия сосудистых растений даны по базе «The Euro+Med PlantBase...» (<https://www.emplantbase.org/>). Названия мохообразных приведены по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), лишайников – по сводке «Santesson's Checklist...» (<https://www.diva-portal.org/smash/get/diva2:1577869/FULLTEXT01.pdf>).

Результаты исследования

Псаммофитные разнотравно-мелкозлаковые сообщества с доминированием *Agrostis capillaris* (= *A. tenuis*) в ЮНР были отнесены А. Д. Булоховым (Bulokhov, 1990, 2001) к асс. *Artemisio campestris–Agrostietum tenuis* Bulokhov 1990 nom. inval., которая была установлена невалидно в депонированной рукописи [Art. 1] без указания номенклатурного типа [Art. 5a]. В настоящей статье приводится типификация данной ассоциации в соответствии требованиями Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021).

Асс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris* Bulokhov ass. nov.

Синонимы: *Artemisio campestris–Agrostietum tenuis* Bulokhov 1990 nom. inval. [Art 1, 5a]; *Artemisio campestris–Agrostietum tenuis* Bulokhov 2001 nom. inval. [Art 5a]. Для наименования ассоциации использовано валидное название таксона *Agrostis capillaris* L. взамен *Agrostis tenuis* Sibth., однако это не относится к мутации в соответствии с Art. 45, так как синтаксон не был ранее установлен валидно.

Псаммофитные разнотравно-мелкозлаковые сообщества с доминированием *Agrostis capillaris* в Южном Нечерноземье России.

Номенклатурный тип (holotypus): табл. 1, оп. 14, Брянская область, Дятьковский р-н, у п. Немеричи; дата описания: 12.08.1985; автор – А. Д. Булохов.

Диагностические виды (д. в.): *Artemisia campestris*, *Agrostis capillaris* (доминант).

Состав и структура. Доминантом сообществ, определяющим их облик, в большинстве случаев является *Agrostis capillaris*. Иногда локально доминируют *Achillea*

millefolium, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca rubra*, *Helichrysum arenarium*, *Pilosella officinarum*, *Poa angustifolia*. После палов травы, как правило, возрастает обилие *Calamagrostis epigeios*. Во время цветения иногда *Helichrysum arenarium* и *Pilosella officinarum* создают локальные жёлтые аспекты. Высота травостоя, как правило, не превышает 60 см. Очень редко в сообществах отмечаются низкорослые кустарники *Genista tinctoria* и *Chamaecytisus ruthenicus*, а также угнетённый подрост *Pinus sylvestris* до 50 см в высоту.

В сообществах с выявленным составом мхов и лишайников разнообразие их низкое; редко отмечены с низким обилием характерные для сухих псаммофитных местообитаний мхи *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Syntrichia ruralis*, лишайники *Cetraria islandica* (опушка соснового леса), *Cladonia cornuta*, *C. furcata*, *C. pyxidata*.

Общее проективное покрытие – 15–90%. Флористическая насыщенность – 12–38 видов на 100 м².

Местообитания. Песчаные холмы и пологие склоны зандровых, моренно-зандровых равнин, надпойменные террасы, прирусловые валы с песчаными почвами.

Распространение. ЮНР (Брянская, Калужская, Орловская, Смоленская области).

Вопросы синтаксономии. По флористическому составу наиболее типичные рудерализованные сообщества данной ассоциации, сочетающие черты псаммофитной и сухолуговой растительности субконтинентальных регионов Европы, относятся к союзу *Hyperico perforati–Scleranthion perennis* Moravec 1967 и порядку *Trifolio arvensis–Festucetalia ovinae* Moravec 1967, представляющим класс псаммофитной травяной растительности *Koelerio–Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941. Однако по мере развития сообществ наблюдается постепенная мезофитизация местообитаний в связи с накоплением гумуса в верхнем горизонте субстрата при нарастании проективного покрытия травостоя; отмечается увеличение разнообразия мезофильных луговых видов, что сближает сообщества на последующих стадиях сукцессии с мезофитными лугами класса *Molinio–Arrhenatheretea* Тх. 1937. Кроме того, отдельные сообщества, формирующиеся в речных долинах, имеют некоторое сходства с растительностью разнотравно-мелкозлаковых остепнённых пойменных лугов союза *Agrostion vinealis* Sipailova et al. 1985, которые распространены в нашем регионе преимущественно в долинах крупных рек днепровского бассейна (Bulokhov et al., 2021). Есть основания считать, что в обследованных местообитаниях реализуется континуальный флористический переход между типами сообществ с доминированием *Agrostis capillaris*. Данное эколого-флористическое разнообразие тонкополевичных сухих лугов ранее уже становилось предметом для обсуждения, в результате чего в составе данной ассоциации А. Д. Булоховым (Bulokhov, 1990, 2001) были установлены три субассоциации, в сообществах которых в разном соотношении были представлены виды сухих и мезофитных лугов: *A. c.–A. t. typicum* Bulokhov 2001 nom. inval. [Art. 5a], *A. c.–A. t. helichrysetosum arenarii* Bulokhov 1990 nom. inval. [Art. 1, 5a] и *A. c.–A. t. sedetosum acris* Bulokhov 1990 nom. inval. [Art. 1, 5a]. Позднее А. Д. Булохов (Bulokhov, 2001) привел номенклатурный тип только для субасс. *A. c.–A. t. helichrysetosum arenarii*, которая осталась невалидной в связи с невалидностью ассоциации и типичной субассоциации, для которых не были указаны номенклатурные типы [Art. 4d, 5a].

Впоследствии объём геоботанических описаний для сравнения данной ассоциации был расширен, поэтому мы считаем необходимым установить в её составе две субассоциации. Далее приводится их описание.

Субасс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris typicum* Bulokhov subass. nov. (табл. 1).

Номенклатурный тип (*holotypus*) – совпадает с таковым ассоциации: табл. 1, оп. 14, Брянская область, Дятьковский р-н, у п. Немеричи; дата описания: 12.08.1985; автор – А. Д. Булохов.

Субассоциация представляет типичные сообщества ассоциации. Диагностические виды совпадают с таковыми ассоциации.

Общее проективное покрытие – 15–90%. Флористическая насыщенность – 12–38 видов на 100 м².

В составе субассоциации установлены два варианта.

Вар. **typicum** (табл. 1, оп. 1–18) представляет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов.

Вар. ***Helichrysum arenarium*** (табл. 1, оп. 19–35) объединяет сообщества в местообитаниях с наиболее сухими и бедными песчаными субстратами.

Д. в.: *Jasione montana*, *Helichrysum arenarium*, *Solidago virgaurea*.

Сообщества варианта отличает высокая константность псаммофильных олиготрофных видов, диагностирующих класс ***Koelerio-Corynepherea canescentis***, в том числе *Jasione montana*, *Helichrysum arenarium*. Некоторые сообщества возникли на опушках сосновых олиготрофных лесов.

Субасс. ***Artemisio campestris-Agrostietum capillaris trifolietosum pratensis*** subass. nov. (табл. 2).

Номенклатурный тип (*holotypus*): табл. 2, оп. 30, Брянская область, Жуковский р-н, у с. Петуховка; дата описания: 4.08.1987; автор – А. Д. Булохов.

Д. в.: *Centaurea jacea*, *Dianthus deltoides*, *Trifolium pratense*, *T. repens*.

Субассоциация объединяет наиболее мезофитные сообщества ассоциации, которые формируются преимущественно под влиянием выпаса. Их отличительная особенность – высокая константность мезофильных и ксеро-мезофильных луговых видов, в том *Centaurea jacea*, *Dianthus deltoides*, *Phleum pratense*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Veronica chamaedrys*. Это соответствует более поздней, по сравнению с типичной субассоциацией, стадией сукцессии, сопровождающейся мезофитизацией местообитаний и растительного покрова в условиях антропогенного нарушения.

Общее проективное покрытие – 40–90%. Флористическая насыщенность – 13–26 видов на 100 м².

На юго-западе России известны несколько ассоциаций разнотравно-мелкозлаковых лугов с доминированием *Agrostis capillaris*, сообщества которых формируются преимущественно в непоименных местообитаниях (или в условиях краткого затопления или его отсутствия в речных долинах). В большинстве случаев такие луга используются для выпаса, реже для сенокосения, так как имеют невысокую продуктивность (Bulokhov, 2001). Наиболее флористически близкие к новой ассоциации синтаксоны могут быть объединены в три эколого-флористические группы. Все перечисленные ассоциации взяты для сравнительного анализа (табл. 3). В будущем данное сравнение может быть расширено и на соседние географические регионы.

Группа синтаксонов мезофитных послелесных мелкозлаково-злаковых лугов, формирующихся в результате выпаса, союза ***Cynosurion cristati*** Tx. 1947.

Асс. ***Agrostio capillaris-Poetum angustifoliae*** Bulokhov et al. 2020 – разнотравно-мелкозлаковые полевично-узколистномятликовые луга на гривах ксерофитизированной прирусловой поймы р. Десна, сформировавшиеся в отсутствии регулярного выпаса и сенокосения (Bulokhov et al., 2021) (табл. 3, синтаксон 15). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Poa angustifolia*. Для сравнения не взяты производные варианты ассоциации, в сообществах которых обильны некоторые инвазионные виды растений (Bulokhov et al., 2021).

Асс. ***Anthoxantho odorati-Agrostietum tenuis*** Sillinger 1933 – мезофитные выпасаемые мелкозлаковые душистоколосково-полевичные луга на склонах балок, речных долин, зандровых и моренно-зандровых равнин, на возвышенных участках речных пойм (табл. 3, синтаксоны 3–6). Широко распространены в ЮНР (Bulokhov, 2001; Bulokhov, Kharin, 2008; Semishchenkov, 2009; Averinova, 2010; Poluyanov, Averinova, 2012; и др.). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*. Для данной ассоциации А. Д. Булохов (Bulokhov, 2001) установил региональную субасс. ***A. o.-A. t. thymetosum ovati*** Bulokhov 2001 (табл. 3, синтаксон 4).

Асс. ***Cynosuro cristati-Agrostietum tenuis*** Bulokhov 2001 – разнотравно-мелкозлаковые гребенниково-полевичные луга в нижних частях склонов балок и речных долин (табл. 3,

синтаксон 7). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Cynosurus cristatus*, *Plantago media*. Установлена на материалах из Брянской области (Bulokhov, 2001).

Асс. *Deschampsia cespitosae–Agrostietum tenuis* Bulokhov 2001 – мезофитные выпасаемые мелкозлаковые щучково-полевичные луга (табл. 3, синтаксоны 10, 11). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Cynosurus cristatus*, *Plantago media*. Установлена на материалах из Брянской области (Bulokhov, 2001).

Асс. *Hieracio pilosellae–Agrostietum tenuis* Bulokhov 2001 – разнотравно-мелкозлаковые полевичные луга на пологих склонах зандровых и моренно-зандровых равнин, песчаных гривах в поймах (табл. 3, синтаксоны 8, 9). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Dianthus deltoides*, *Pilosella officinarum*, *Jacobaea vulgaris*. Установлена на материалах из Брянской области (Bulokhov, 2001; Bulokhov, Kharin, 2008).

Группа остепнённых суходольных лугов широколиственнолесной и лесостепной зон в пределах Среднерусской возвышенности союза *Scabioso ochroleucaе–Poion angustifoliae* Bulokhov 2001.

Асс. *Agrimonia eupatoriaе–Agrostietum capillaris* Semenishchenkov 2021 – остепнённые разнотравно-мелкозлаковые полевичные луга балок и коренных склонов речных долин (табл. 3, синтаксон 12). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Agrimonia eupatoria*, *Festuca pratensis*. Установлена в Судость-Деснянском междуречье в Брянской области (Semenishchenkov, 2009, 2021).

Асс. *Carici praecocis–Agrostietum tenuis* Poluyanov et Averinova 2012 – остепнённые разнотравно-мелкозлаковые полевичные материковые луга сухих нарушенных склонов балок и речных долин, подвергающиеся интенсивному выпасу, реке сенокосению (табл. 3, синтаксон 14). Известны в южной части Курской области (Poluyanov, Averinova, 2012). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Carex praecox*.

Асс. *Trifolio arvensi–Agrostietum tenuis* Averinova 2010 – остепнённые разнотравно-мелкозлаковые полевичные луга склонов балок и речных долин, используемые как пастбища (табл. 3, синтаксон 13). Описана в западной части Курской области (Averinova, 2010; Poluyanov, Averinova, 2012). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Trifolium arvense*, *Trifolium campestre*, *Viola arvensis*.

Третью группу представляют остепнённые пойменные мелкотравно-злаковые луга союза *Agrostion vinealis* Sipailova et al. 1985.

Асс. *Agrostietum vinealis-tenuis* Shelyag et al. 1981 ex Solomakha & Sipailova 1985 – ксерофитные мелкотравно-злаковые полевичные луга в пойменных местоположениях с наиболее сухими и бедными почвами (Bulokhov et al., 2021) (табл. 3, синтаксон 16). Д. в.: *Agrostis capillaris*, *A. vinealis*.

Флористическая общность всех перечисленных ассоциаций высокая, однако они в большинстве случаев хорошо опознаются по доминирующим видам и представленности мезофитных луговых, пустошных суходологовых и рудеральных растений. В будущем синтаксономическая принадлежность части сообществ из разных ассоциаций может быть пересмотрена.

Местообитания асс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris* (синтаксоны 1, 2) характеризуются как термофитные и хорошо освещённые, с бедными и сухими, кислыми субстратами. Наибольшую эколого-флористическую близость сообщества новой ассоциации имеют с остепнёнными пойменными лугами асс. *Agrostietum vinealis-tenuis* (16), что объясняется широким вхождением псаммофильных видов класса *Koelerio–Corynephoretea canescentis* в сообщества последней. Асс. *Agrostio capillaris–Poetum angustifoliae* (15) представляет эколого-флористический переход от остепнённых пойменных лугов к мезофитным преимущественно пастбищным лугам (3–11).

В условиях наибольших влажности и богатства минеральным азотом субстрата распространены мезофитные луга асс. *Anthoxantho odorati–Agrostietum tenuis* (3–6), *Cynosuro cristati–Agrostietum tenuis* (7) и *Agrostio tenuis–Deschampsietum cespitosae* (10, 11), хотя региональные выборки по данным ассоциациям существенно отличаются по видовому составу. К ним примыкает и одна из двух выборок асс. *Hieracio pilosellae–Agrostietum tenuis* (8), в то время как вторая выборка данной ассоциации (9) представляет сообщества в наиболее мезофитных местообитаниях.

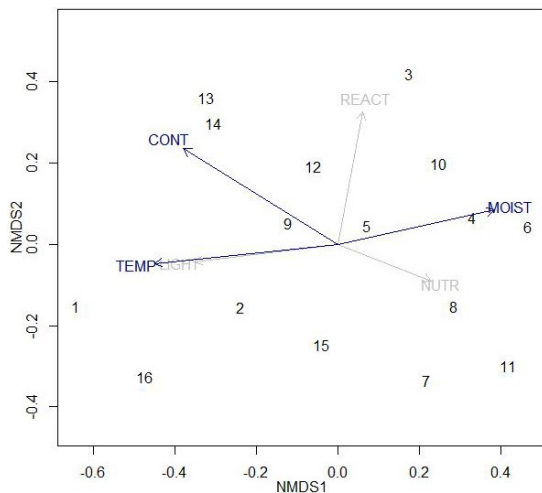


Рис. Диаграмма NMDS-ординации синтаксонов (оси NMDS1, NMDS2).

Обозначения синтаксонов – те же, что для табл. 3. Обозначения векторов экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещённость, MOIST – влажность субстрата, NUTR – богатство субстрата минеральным азотом, REACT – кислотность субстрата, TEMP – температурное число (определены по шкалам Х. Эллленберга).

Fig. Diagram of NMDS-ordination of syntaxa (axes NMDS1, NMDS2).

Syntaxa designations are the same as for table 3. Designations of vectors of environmental factors: CONT – continentality, LIGHT – light, MOIST – substrate moisture, NUTR – substrate richness in mineral nitrogen, REACT – substrate acidity, TEMP – temperature (determined according to H. Ellenberg scales).

Сообщества союза *Scabioso ochroleucae–Poion angustifoliae* (12–14) распространены в местообитаниях с наименее кислыми, в том числе и карбонатными, но небогатыми субстратами. При этом ассоциации, описанные в Курской области (13, 14) отличаются наиболее континентальными ценофлорами.

Таким образом, несмотря на наличие значительного количества общих видов в ценофлорах, сравниваемые синтаксоны имеют заметные эколого-флористические различия, а также структурные особенности – доминирование отдельных видов, которые, как правило, и являются имяобразующими для ассоциаций. Наличие выраженного блока псаммофильных олиготрофных видов позволяет относить новую ассоциацию к классу псаммофитной растительности *Koelerio–Corynephoretea canescentis*.

Авторы благодарят д. б. н., в. н. с. лаборатории экологии широколиственных лесов ФГБУН Институт лесоведения РАН Е. Э. Мучник за идентификацию лишайников.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского государственного научного фонда по проекту №24-24-00167 «Моделирование динамики и разнообразие псаммофитной травяной растительности при естественной рекультивации песчаных земель на юго-западе России».

Список литературы

- [Averinova] *Аверинова Е. А.* 2010. Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск. 351 с.
- Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensoziologie. Wien; N.-Y. 865 S.
- [Bulokhov] *Булохов А. Д.* 1990. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 6. Классы *Nardo–Callunetea* Preising 1949, *Sedo–Scleranthetea* Вг.-Bl. 1945, *Festuco–Brometea* Вг.-Bl. et Tx. 1945 // Ред. журн. «Биол. науки». М. 23 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4434-В90.
- [Bulokhov] *Булохов А. Д.* 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск. 296 с.
- [Bulokhov et al.] *Булохов А. Д., Семениченков Ю. А., Панасенко Н. Н., Харин А. В., Ахромеев Л. М.* 2021. Разнообразие и динамика травяной растительности поймы реки Десны. Брянск: РИСО БГУ. 240 с.
- [Bulokhov, Kharin] *Булохов А. Д., Харин А. В.* 2008. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны (синтаксономия и мониторинг). Брянск: РИО БГУ. 310 с.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D.* 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. 18 (2). S. 1–248.
- [Курпеев, Семениченков] *Курпеев В. Э., Семениченков Ю. А.* 2022. Обзор синтаксонов псаммофитной травяной растительности Южного Нечерноземья России // Растительность России. № 45. С. 39–73.
- 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.
- Mucina L., Bültmann H.* et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- [Poluyanov, Averinova] *Полюянов А. В., Аверинова Е. А.* 2012. Травяная растительность Курской области. Курск. 277 с.
- [Семениченков] *Семениченков Ю. А.* 2009. Фитоценоотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья Брянск: РИО БГУ. 400 с.

- [Semenishchenkov] Семеновичков Ю. А. 2021. Типификация и коррекция синтаксонов луговой растительности класса *Molinio–Arrhenatheretea* Tx. 1937 Южного Нечерноземья России // Разнообразие растительного мира. № 2 (9). С. 76–83.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. 24 (1). P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. of Veg. Sci. 13 (3). P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>

References

- Averinova E. A. 2010. Travianaia rastitel'nost' basseina reki Seim (v predelakh Kurskoi oblasti) [Grass vegetation of the Seim River basin (within the Kursk Region)]. Bryansk. 351 p. (In Russian)
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Wien; N.-Y. 865 S.
- Bulokhov A. D. 1990. Sintaksonomiya travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nечернозем'ia. 6. Klassy *Nardo–Callunetea* Preising 1949, *Sedo–Scleranthetea* Br.-Bl. 1945, *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1945 [Syntaxonomy of grass vegetation of the Southern Nechernozemye of Russia. 6. Classes *Nardo–Callunetea* Preising 1949, *Sedo–Scleranthetea* Br.-Bl. 1945, *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1945] // Red. zhurn. «Biol. nauki». Moscow. 23 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4434-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 2001. Travianaia rastitel'nost' lugo-Zapadnogo Nечернозем'ia Rossii [Grass vegetation of the South-Western Nechernozemye of Russia]. Bryansk. 296 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Semenishchenkov Iu. A., Panasenko N. N., Kharin A. V., Akhromeev L. M. 2021. Raznoobrazie i dinamika travianoj rastitel'nosti poimy reki Desny [Diversity and dynamics of grass vegetation of the Desna River floodplain]. Bryansk: RISO BGU. 240 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Kharin A. V. 2008. Rastitel'nyi pokrov Brianska i ego prigorodnoi zony (sintaksonomiya i monitoring) [Vegetation cover of Bryansk and its suburban area (syntaxonomy and monitoring)]. Bryansk: RIO BGU. 310 p. (In Russian)
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. 18 (2). S. 1–248.
- Kupreev V. E., Semenishchenkov Yu. A. 2022. Obzor sintaksonov psammofitnoj travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nечернозем'ia Rossii [Review of syntaxa of psammophytic grass vegetation of the Southern Nechernozemye of Russia] // Rastitel'nost' Rossii. № 45. P. 39–73. (In Russian)
- 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.
- Mucina L., Bültmann H. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Poluyanov A. V., Averinova E. A. 2012. Travianaia rastitel'nost' Kurskoi oblasti [Grass vegetation of the Kursk Region]. Kursk. 277 p. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2009. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnianskogo mezhdurech'ia [Phytocoenotic diversity of the Sudost'-Desna interfluve]. Bryansk: RIO BGU. 400 p. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2021. Tipifikatsiia i korrektsiia sintaksonov lugovoi rastitel'nosti klassa *Molinio–Arrhenatheretea* Tx. 1937 luzhnogo Nечернозем'ia Rossii [Typification and correction of syntaxa of meadow vegetation of the class *Molinio–Arrhenatheretea* Tx. 1937 in the Southern Nechernozemye of Russia] // Raznoobrazie rastitel'nogo mira. № 2 (9). P. 76–83. (In Russian)
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. 24 (1). P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. of Veg. Sci. 13 (3). P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>

Сведения об авторах

Булохов Алексей Данилович

д. б. н., заведующий кафедрой биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: kafbot2002@mail.ru

Купреев Вадим Эдуардович

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

Семеновичков Юрий Алексеевич

д. б. н., профессор кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: yuricek@yandex.ru

Харин Андрей Викторович

к. б. н., доцент кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: avbr1970@ya.ru

Bulokhov Alexey Danilovich

Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: kafbot2002@mail.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

Semenishchenkov Yury Alexeevich

Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: yuricek@yandex.ru

Kharin Andrey Viktorovich

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: avbr1970@ya.ru

Таблица 1

Характеризирующая таблица субасс. *Artemisia campestris*–*Agrostietum capillaris typicum* subass. nov.,
варианты: **typica** (оп. 1–18), *Helichrysum arenarium* (оп. 19–35)

Table 1

Characteristic table of the subass. *Artemisia campestris*–*Agrostietum capillaris typicum* subass. nov.,
variants: **typica** (relevés 1–18), *Helichrysum arenarium* (relevés 19–35)

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	30	31	32	33	34	35	a	b	c			
Количество видов	26	38	15	15	19	13	14	13	12	23	20	17	17	15	19	18	20	16	24	15	15	20	25	15	19	17	16	15	16	19	16	18	13	12	18						
ОПП, %	70	35	35	70	60	80	80	55	80	50	35	80	30	80	50	40	15	80	60	80	80	65	60	70	90	90	75	65	50	70	80	80	80	90	80						
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Artemisia campestris</i> – <i>Agrostietum capillaris</i> ass. nov.																																									
<i>Agrostis capillaris</i> (MA)	4	1	2	4	2	5	4	2	5	3	2	5	2	5	3	2	1	5	2	5	5	1	3	2	5	5	4	2	2	4	4	4	4	5	4	V	V	V			
<i>Artemisia campestris</i> (KC)	1	.	.	.	+	r	1	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	+	r	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	+	+	1	1	IV	V	V			
Д. в. вар. <i>Helichrysum arenarium</i>																																									
<i>Helichrysum arenarium</i> (KC)	+	.	.	r	1	.	.	+	2	1	+	+	+	2	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	II	V	IV		
<i>Jasione montana</i> (KC)	r	.	+	r	1	+	+	+	1	+	+	.	+	+	+	+	+	I	V	III		
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	.	r	.	.	1	+	1	.	+	+	+	III	II		
Д. в. союза <i>Hyperico perforati</i> – <i>Sclerathion perennis</i>																																									
<i>Berteroa incana</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	.	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	.	+	+	.	+	IV	III	IV			
<i>Rumex acetosella</i>	+	1	+	+	r	.	r	r	+	III	II	II		
<i>Pilosella officinarum</i> (TF, KC)	+	.	.	2	.	+	2	.	+	3	.	2	+	+	+	1	.	.	+	1	.	.	+	II	IV	III		
<i>Hypericum perforatum</i> (MA)	+	+	+	+	+	.	r	+	+	.	r	.	+	1	+	.	.	.	+	II	III	III		
<i>Trifolium arvense</i> (TF, KC)	.	r	+	+	II	II	II	
<i>Scleranthus perennis</i> (KC)	+	.	+	+	r	r	+	.	.	1	.	.	+	+	+	II	II	II		
<i>Festuca ovina</i> (TF, KC)	+	I	I	I	
Д. в. порядка <i>Trifolio arvensis</i> – <i>Festucetalia ovinae</i> (TF)																																									
<i>Poa angustifolia</i>	.	.	+	+	.	.	1	+	2	.	1	1	.	1	1	+	+	.	.	2	+	1	.	.	1	.	2	1	1	2	III	IV	III			
<i>Festuca rubra</i> (MA)	.	.	.	+	.	2	+	+	1	+	.	+	1	1	1	1	.	.	1	+	.	.	1	+	.	1	2	+	.	III	III	III			
<i>Galium mollugo</i> (MA)	.	r	+	.	+	r	+	r	II	I	II	
<i>Plantago lanceolata</i> (KC, MA)	1	r	.	.	+	r	.	+	r	II	I	II	
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	I	I	I
<i>Elytrigia repens</i> (MA)	1	+	+	I	I	I	
<i>Abietinella abietina</i>	r	I	I	I
Д. в. класса <i>Koelerio</i> – <i>Corynephoretea canescentis</i> (KC)																																									
<i>Sedum acre</i>	+	.	+	+	+	.	.	+	.	r	+	+	r	III	I	II		
<i>Herniaria glabra</i>	.	r	+	+	+	.	+	+	r	r	1	III	.	II	
<i>Dianthus deltoides</i>	+	.	.	+	+	II	.	I	
<i>Koeleria glauca</i>	1	I	I	I	
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	.	.	1	1	+	I	I	I	
<i>Cladonia arbuscula</i>	I	I	I

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	30	31	32	33	34	35	a	b	c			
<i>Thymus serpyllum</i>	r	I	I	I		
<i>Ceratodon purpureus</i>	r	l	.	.	.	+	.	.	.	r	I	I	I		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	I	.	I		
<i>Brachythecium albicans</i>	l	.	.	.	r	I	I		
Д. в. класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> (MA)																																									
<i>Achillea millefolium</i>	+	r	+	l	+	l	+	l	l	r	+	l	+	l	+	+	+	2	r	.	.	+	r	r	l	l	l	+	.	+	l	l	l	l	.	V	IV	V			
<i>Phleum pratense</i>	.	r	r	+	.	.	+	+	+	.	.	+	+	l	II	II	II		
<i>Knautia arvensis</i>	.	r	.	.	.	+	r	r	+	.	.	.	+	+	.	.	+	.	+	+	II	II	II	
<i>Veronica chamaedrys</i>	l	.	+	+	r	+	+	+	II	I	II	
<i>Stellaria graminea</i>	+	r	+	+	+	+	II	.	I	
<i>Cerastium fontanum</i>	.	r	+	+	+	II	.	I	
<i>Trifolium repens</i>	+	.	+	2	I	.	I	
<i>T. pratense</i>	+	I	I	I
<i>Centaurea jacea</i>	r	+	+	I	I	I	
<i>Carex hirta</i>	.	.	l	+	l	+	I	I	I	
<i>Poa pratensis</i>	r	I	I	I
<i>Plantago media</i>	+	I	.	I	
<i>P. major</i>	.	r	.	.	.	+	I	.	I	
<i>Leucanthemum vulgare</i> s. l.	r	.	.	+	I	I	
Прочие виды																																									
<i>Potentilla argentea</i>	+	+	+	+	l	.	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	r	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	V	IV	V		
<i>Calamagrostis epigejos</i>	l	l	.	l	+	+	.	l	l	2	l	l	+	.	2	2	+	l	.	II	III	III		
<i>Oenothera biennis</i>	+	.	.	.	+	r	r	r	.	.	r	.	.	+	+	+	II	II	II	
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	+	.	.	+	.	2	+	.	+	r	+	+	.	.	.	+	+	II	II	II		
<i>Jacobaea vulgaris</i>	r	+	.	.	.	+	+	II	II	II	
<i>Rumex thyrsoflorus</i>	+	+	l	r	+	l	l	.	.	r	.	r	r	+	II	II	II	
<i>Erigeron acris</i>	.	.	.	+	+	+	l	+	+	II	II	II
<i>Erigeron canadensis</i>	.	+	.	.	+	r	l	+	II	I	I	
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	r	.	.	+	II	.	I
<i>Linaria vulgaris</i>	.	.	r	.	+	+	+	II	.	I
<i>Erigeron annuus</i>	.	l	+	+	r	.	.	+	+	2	I	II	II	
<i>Hylotelephium maximum</i>	+	.	.	+	+	I	II	II
<i>Pinus sylvestris</i>	l	r	.	.	l	r	l	I	II	I	
<i>Trifolium aureum</i>	+	I	II	I
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	+	+	I	I	I
<i>Poa compressa</i>	l	+	I	I	I
<i>Viscaria vulgaris</i>	I	I	I
<i>Gypsophila muralis</i>	.	r	r	I	I	I
<i>Turritis glabra</i>	r	r	I	I	I
<i>Scleranthus annuus</i>	+	+	I	I	I
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	r	I	I	I

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	30	31	32	33	34	35	a	b	c		
<i>Veronica spicata</i>	r	.	.	+	I	.	I	
<i>Verbascum lychnitis</i>	+	r	I	.	I	
<i>Artemisia absinthium</i>	+	r	.	.	+	I	.	I	
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+	I	.	I	
<i>Leontodon autumnalis</i>	+	.	.	.	+	+	I	.	I	
<i>Festuca pratensis</i>	.	l	+	I	.	I	
<i>Equisetum arvense</i>	.	r	+	I	.	I	
<i>Campanula rotundifolia</i>	+	r	I	.	I	
<i>Setaria glauca</i>	.	.	.	l	I	.	I	
<i>Veronica verna</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	I	.	I	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	.	+	.	+	.	.	.	l	II	I	
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	+	+	+	I	I	
<i>Antennaria dioica</i>	+	I	I

Синтаксоны: а – вар. **typica**, б – вар. **Helichrysum arenarium**, с – субасс. **Artemisia campestris–Agrostietum capillaris typicum** subass. nov.

Отмечены в одном описании: *Achillea salicifolia* 10 (r), *Agrostis vinealis* 22 (l), *Astragalus arenarius* 23 (r), *Avena fatua* 5 (+), *Capsella bursa-pastoris* 2 (r), *Carlina biebersteinii* 30 (+), *Centaureum erythraea* 17 (r), *Cetraria islandica* 23 (r), *Chenopodium album* 2 (r), *Cladonia cornuta* 11 (r), *C. furcata* 19 (r), *C. pyxidata* 11 (r), *Consolida regalis* 2 (r), *Dactylis glomerata* 22 (r), *Daucus carota* 30 (+), *Dianthus arenarius* 29 (+), *Echium vulgare* 5 (+), *Filago minima* 2 (r), *Inula britannica* 10 (r), *Juncus tenuis* 2 (r), *Lappula squarrosa* 29 (+), *Leontodon hispidus* 35 (+), *Lotus corniculatus* 20 (+), *Lupinus polyphyllus* 2 (r), *Luzula pallescens* 33 (+), *Matricaria discoidea* 2 (+), *Medicago falcata* 2 (r), *M. lupulina* 2 (r), *Melilotus albus* 2 (r), *Nardus stricta* 10 (r), *Picea abies* 17 (r), *Pleurozium schreberi* 17 (+), *Poa annua* 2 (r), *Populus tremula* 10 (r), *Prunella vulgaris* 17 (+), *Ranunculus acris* 1 (+), *Scabiosa ochroleuca* 28 (+), *Syntrichia ruralis* 22 (r), *Thymus pulegioides* 23 (r), *Trifolium medium* 32 (+), *Tripleurospermum inodorum* 2 (+), *Triticum aestivum* 2 (r), *Veronica officinalis* 32 (+), *Vicia angustifolia* 2 (r), *Vicia* sp. 23 (r), *Vincetoxicum hirundinaria* 16 (+), *Viola canina* 11 (r).

Локализация описаний: оп. 1, 5 – Брянская область, г. о. Брянск, в 0,2 км южнее завода «Литий», 12.07.1999; оп. 2 – Смоленская область, Хиславичский р-н, у д. Горюватка, 26.06.2021; оп. 3 – Брянская область, Севский р-н, у с. Чемлыж, 2.08.1986; оп. 4 – Брянская область, Брянский р-н, у с. Красный Бор, 18.06.1987; оп. 6 – Брянская область, Клетнянский р-н, между д. Николаевка, Алень, Мужиново, 19.06.1982; оп. 7, 31 – Брянская область, Мглинский р-н, у д. Николаевка, 25.07.1982; оп. 8, 9 – Брянская область, Клетнянский р-н, у д. Католино, 17.08.1985; оп. 10 – Брянская область, Брянский р-н, у карьера «Мёртвый», 9.09.2020; оп. 11 – Брянская область, Погарский р-н, у д. Торкин, 8.07.2018; оп. 12, 26 – Орловская область, Болховский р-н, у с. Алёхино, 25.08.1984; оп. 13 – Брянская область, г. о. Брянск, в 0,5 км западнее п. Ковшовка, 15.07.1998; оп. 14 – Брянская область, Дятьковский р-н, у п. Немеричи, 12.08.1985; оп. 15 – Брянская область, Карачевский р-н, у п. Рясник, 15.07.1982; оп. 16 – Брянская область, г. о. Брянск, у ж.-д. ст. Брянск-Восточный, 23.07.2000; оп. 17 – Брянская область, северо-западнее п. Клетня, опушка соснового леса, 9.07.2018; оп. 18, 25 – Брянская область, Мглинский р-н, у с. Католино, 26.07.1983; оп. 19, 24 – Смоленская область, Шумяцкий р-н, у д. Дубовица, залежь, 27.06.2021; оп. 20, 27 – Брянская область, Жуковский р-н, у с. Фошня, 10.07.1979; оп. 21 – Брянская область, Жуковский р-н, у п. Матрёновка, 16.08.1980; оп. 22 – Брянская область, Погарский р-н, у д. Торкин, 8.07.2018; оп. 23 – Смоленская область, Шумяцкий р-н, у д. Сергеевка, вырубка под ЛЭП, 27.06.2021; оп. 28 – Калужская область, Перемышльский р-н, у д. Зимницы, залежь, опушка соснового леса, 27.08.2023; оп. 29 – Брянская область, г. о. Брянск, у ж.-д. ст. Брянск-Восточный, 23.07.2000; оп. 30 – Калужская область, Людиновский р-н, у с. Бутчино, 20.07.1985; оп. 32 – Брянская область, Дятьковский р-н, у с. Любегощ, 18.07.1986; оп. 33 – Брянская область, Клетнянский р-н, у с. Алень, 19.06.1987; оп. 34 – Брянская область, Клетнянский р-н, у с. Мужиново, 20.07.1987; оп. 35 – Калужская область, Людиновский р-н, у с. Бутчино, 20.07.1985.

Авторы описаний: оп. 1, 5, 13, 16, 29 – А. В. Харин; оп. 10, 11, 17, 22 – В. Э. Купреев, Ю. А. Семищенко; оп. 23, 24, 28 – В. Э. Купреев; оп. 2–4, 6–9, 12, 14, 15, 18–21, 25–27, 30–35 – А. Д. Булохов.

п. Радица-Крыловка, терраса р. Десна, 16.07.1999; оп. 11 – Брянская область, г. о. Брянск, южнее моста «Октябрьский», терраса р. Десна, 16.07.1999; оп. 12, 13 – Брянская область, Дятьковский р-н, у п. Немеричи, 12.08.1985; оп. 14, 28 – Калужская область, Хвастовичский р-н, у с. Слобода, 4.06.1979; оп. 15, 19 – Брянская область, Клетнянский р-н, у с. Семеричи, 16.06.1987; оп. 16 – Калужская область, Людиновский р-н, у п. Усохи, 15.08.1987; оп. 17 – Орловская область, Болховский р-н, у с. Алёхино, 25.08.1984; оп. 18 – Калужская область, Жиздринский р-н, у с. Огорь, 8.07.1985; оп. 21 – Брянская область, Жуковский р-н, у с. Ходилевичи, 12.08.1980; оп. 20 – Брянская область, Дятьковский р-н, у с. Сельцо, 16.06.1984; оп. 23, 33 – Брянская область, Дятьковский р-н, у с. Любегощь, 18.07.1986; оп. 24, 25 – Брянская область, Клетнянский р-н, между д. Николаевка, Алень, Мужиново, 19.06.1982; оп. 26–27 – Орловская область, Хотынецкий р-н, у с. Ильинское, 15.07.1980; оп. 29 – Калужская область, Людиновский р-н, у п. Усохи, 15.08.1987; оп. 30, 31 – Брянская область, Жуковский р-н, у с. Петуховка, 4.08.1987; оп. 32 – Брянская область, Клетнянский р-н, у с. Алень, 19.06.1987.

Авторы описаний: оп. 1, 11, 12 – А. В. Харин; 2–10, 13–33 – А. Д. Булохов.

Таблица 3

Сравнительная таблица синтаксонов разнотравно-мелкозлаковых полевичных лугов

Table 3

Comparative table of syntaxa of forb-small-grass bentgrass meadows

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Количество описаний	35	33	11	10	10	6	10	10	10	9	10	14	16	20	27	21
<i>Agrostis capillaris</i> (MA)	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
Дифференцирующие виды (диф. в.)	acc. <i>Artemisia campestris</i> – <i>Agrostis capillaris</i> ass. nov.															
<i>Artemisia campestris</i> (KC)	V	V	II	II	.	.	III	I	I	I	III
<i>Helichrysum arenarium</i> (KC)	IV	II	I	.	.	I	I	I	.	I
<i>Jasione montana</i> (KC)	III	II	I	.	I	I
<i>Calamagrostis epigejos</i>	III	I	II	.	.
<i>Herniaria glabra</i> (KC)	II	II	I	I	I
<i>Scleranthus perennis</i> (KC)	II	II	I	.
<i>Sedum acre</i> (KC)	II	II	I	I
<i>Oenothera biennis</i>	II	I	II
Диф. в. acc. <i>Anthoxantho odorati</i> – <i>Agrostietum tenuis</i>																
<i>Anthoxanthum odoratum</i> (KC)	I	I	V	V	V	V	III	.	II	II	.	II	.	.	II	I
<i>Luzula pallescens</i>	I	.	V	II
<i>Kadenia dubia</i>	.	.	II	I	.
<i>Potentilla erecta</i>	.	.	II	.	I
<i>Veronica longifolia</i> (MA)	.	.	II
<i>Bistorta major</i>	.	.	II	.	.	II
<i>Viola canina</i>	I	I	II	V	I	II	I	I	I	.
<i>Campanula rotundifolia</i>	I	.	I	IV	II	I	I	I	I	.
<i>Silene vulgaris</i> (MA)	.	I	.	III	I	.	.
<i>Carex pallascens</i> (MA)	.	I	II	II	.	V	.	II	.	II
<i>Leontodon hispidus</i>	I	.	.	II	I	I	.	.
<i>Pilosella bauhinii</i>	.	.	.	II	I	.	.
<i>Genista tinctoria</i>	.	I	.	II	I	I	I
<i>Briza media</i>	.	.	I	.	II	V	I	.	.	II	.	I	.	.	I	.

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Rhinanthus minor</i>	V	I	III
<i>Dactylis glomerata</i>	I	.	I	.	I	IV	I	.	I	.	.	II	I	I	I	I
<i>Carex hirta</i> (MA)	I	I	.	.	I	IV	.	.	.	II	II	I	I	I	II	I
<i>Rumex confertus</i> (MA)	IV	I
<i>Lysimachia nummularia</i> (MA)	IV
<i>Geum urbanum</i>	III
<i>Lychnis flos-cuculi</i> (MA)	III	.	.	II
<i>Glechoma hederacea</i>	I	III	.	.	I	.	.	I	.	I	.	.
<i>Agrostis stolonifera</i> (MA)	II
<i>Agrostis gigantea</i> (KC, MA)	II
<i>Koeleria delavignei</i>	II	.	.	II	I
Диф. в. acc. <i>Cynosuro cristati</i> – <i>Agrostietum tenuis</i>																
<i>Cynosurus cristatus</i> (MA)	I	IV	V	II	I	I
Диф. в. acc. <i>Hieracio pilosellae</i> – <i>Agrostietum tenuis</i>																
<i>Pilosella officinarum</i> (KC)	III	IV	I	II	I	II	.	V	V	I	.	II	IV	II	I	.
<i>Viola arvensis</i>	I	.	.	III	.	.	.	III
<i>Seseli libanotis</i> (MA)	I	.	.	II
<i>Trifolium medium</i>	I	I	II
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	I	.	I	II	.	.	.	I
Диф. в. acc. <i>Agrostio tenuis</i> – <i>Deschampsietum cespitosae</i>																
<i>Deschampsia cespitosa</i> (MA)	I	I	II	V	II	V	IV	.	II	V	V	I	I	.	II	I
<i>Potentilla anserina</i> (MA)	.	I	I	.	I	II	I	I	.	III	V	.	.	I	I	.
<i>Ranunculus repens</i> (MA)	.	.	I	.	.	I	.	.	.	III	III	.	.	.	I	.
<i>Rumex crispus</i> (MA)	III
<i>Rorippa palustris</i>	II

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Cardamine pratensis</i> (MA)	II
Диф. в. синтаксонов союза <i>Scabioso ochroleucae–Poion angustifoliae</i>																
<i>Cichorium intybus</i>	.	I	II	I	I	.	II	.	II	II	.	IV	V	V	.	.
<i>Artemisia absinthium</i>	I	I	.	I	.	.	.	I	.	.	IV	III	II	.	I	.
<i>Daucus carota</i>	I	.	I	I	.	II	.	.	I	.	IV	V	V	.	.	.
<i>Artemisia vulgaris</i>	I	III	III	I	.	.	.
<i>Convolvulus arvensis</i>	.	.	.	I	.	.	.	I	I	.	II	III	I	.	.	.
<i>Seseli annuum</i>	I	.	.	.	II	.	I
Диф. в. acc. <i>Agrimonia eupatoriae–Agrostietum capillaris</i>																
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	I	.	I	.	.	.	II	II	.	V	V	V	I	I	.
Диф. в. acc. <i>Trifolium arvensis–Agrostietum tenuis</i>																
<i>Trifolium arvense</i> (KC)	II	I	I	II	V	II	.	I	.
<i>Erigeron annuus</i>	II	I	.	.	II	I	.	III	.	.	V	III	IV	III	.	.
<i>Trifolium campestre</i>	.	.	I	I	.	I	.	II	.	II	IV
<i>Erigeron canadensis</i>	I	I	.	I	I	.	.	I	.	II	IV	I	II	II	.	.
<i>Medicago falcata</i>	I	.	.	I	I	.	.	II	.	I	IV	III
<i>Berteroa incana</i>	III	III	.	I	V	.	.	II	.	I	IV	I	I	IV	.	.
<i>Carduus acanthoides</i>	.	.	.	I	I	IV	I
<i>Eryngium planum</i>	IV	I
<i>Linaria vulgaris</i>	I	I	II	.	I	III	I	.	I	.	.
<i>Galium verum</i> (KC)	.	.	I	II	V
<i>Picris hieracioides</i> (MA)	I	.	II	II
<i>Polygonum aviculare</i>	I	.	.	I	II	I
<i>Clinopodium vulgare</i>	I	.	II	I
<i>Vicia tetrasperma</i>	I	I	II	I
<i>Euphrasia brevipila</i>	II	I
<i>Lactuca serriola</i>	II	I
<i>Silene pratensis</i>	II
<i>Campanula rapunculoides</i>	II
<i>Setaria pumila</i>	II
<i>Cynoglossum officinale</i>	II
<i>Echium vulgare</i>	I	I	II	I
Диф. в. acc. <i>Carici praecosis–Agrostietum tenuis</i>																
<i>Carex praecox</i> (KC)	.	.	I	V	.	I	.
<i>Cirsium polonicum</i>	I	III
<i>Oenothera rubricaulis</i>	II	.	I	.	.	.
<i>Centaureum erythraea</i>	II
<i>Koeleria cristata</i>	II
<i>Festuca valesiaca</i>	II	.	I	.	.	.
<i>Origanum vulgare</i>	I	II
<i>Artemisia austriaca</i>	I	II

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Trifolium aureum</i>	I	I	.	I	II	.	.
Диф. в. acc. <i>Agrostio vinealis-tenuis</i>																
<i>Agrostis vinealis</i> (KC)	I	II	I	.	V
Д. в. класса <i>Koelerio–Corynephoretea canescentis</i> (KC)																
<i>Dianthus deltoides</i>	I	IV	.	II	IV	III	I	V	II	III	.	II	II	I	II	I
<i>Plantago lanceolata</i> (MA)	I	II	V	III	V	V	.	II	III	III	II	IV	V	V	IV	III
<i>Brachythecium albicans</i>	I	III	.	I	.
<i>Polytrichum piliferum</i>	I	I
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	I	I
<i>Festuca ovina</i>	I	I
Д. в. класса <i>Molinio–Arrhenatheretea</i> (MA)																
<i>Achillea millefolium</i>	V	IV	V	V	.	V	IV	V	IV	V	V	V	V	V	IV	III
<i>Festuca rubra</i>	III	IV	.	V	.	V	V	V	.	I	V	I	I	II	III	II
<i>Hypericum perforatum</i>	III	III	II	V	I	.	.	II	II	III	.	III	V	V	.	I
<i>Veronica chamaedrys</i>	II	III	II	III	II	V	.	V	I	II	IV	III	V	III	II	I
<i>Phleum pratense</i>	II	III	I	III	IV	V	IV	V	II	V	III	III	IV	III	III	II
<i>Knautia arvensis</i>	II	II	IV	.	II	.	II	II	.	.	IV	II	I	.	.	.
<i>Galium mollugo</i>	II	I	III	IV	IV	V	III	III	II	III	.	V	V	III	II	II
<i>Trifolium pratense</i>	I	IV	IV	III	IV	V	V	IV	III	II	IV	V	III	I	II	.
<i>Centaurea jacea</i>	I	IV	III	IV	IV	V	III	IV	IV	IV	IV	IV	I	III	IV	I
<i>Trifolium repens</i>	I	IV	I	III	III	III	IV	V	III	II	V	II	II	II	I	I
<i>Plantago media</i>	I	II	I	.	V	IV	V	.	III	I	IV	II	V	III	I	I
<i>Stellaria graminea</i>	I	I	IV	.	III	V	.	III	III	III	II	III	V	III	II	I
<i>Poa pratensis</i>	I	I	III	II	V	.	.	.	III	IV	III	II
<i>Lotus corniculatus</i>	I	I	II	IV	V	V	IV	.	III	II	.	V	V	V	I	II
<i>Leucanthemum vulgare</i> s. l.	I	I	I	IV	II	V	III	.	III	I	II	I	I	I	I	.
<i>Cerastium fontanum</i>	I	I	.	II	III	V	.	III	I	I	III	I	IV	I	I	.
<i>Plantago major</i>	I	I	.	I	.	.	I	.	II	I	.	I
<i>Ranunculus acris</i>	I	.	V	V	II	V	.	IV	.	IV	III	III	I	.	I	I
<i>Juncus tenuis</i>	I	.	.	.	I	I
<i>Inula britannica</i>	I	I	II	.	I	I	.	.
<i>Campanula patula</i>	.	I	III	IV	I	III	.	III	II	.	.	I	II	II	.	.
<i>Prunella vulgaris</i>	.	I	II	III	III	III	.	III	III	IV	I	III	IV	III	I	.
<i>Euphrasia stricta</i>	.	I	I	III	II	.	I	I	II	.	.	I	.	II	.	.
<i>Vicia cracca</i>	.	I	I	II	II	III	.	I	.	II	II	II	I	I	.	.
<i>Alopecurus pratensis</i>	.	I	I	I
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	.	.	I	IV	.	.	II	I	III	III	.	.
<i>Galium uliginosum</i>	.	.	I	I	.	I	.	.	.	II	I	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	.	.	I	.	.	II	.	.	.	II	.	I
<i>Thalictrum lucidum</i>	.	.	I	.	.	I	.	.	.	II	I	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	.	.	I	.	.	I	.	.	.	II	I	.

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Geum rivale</i>	.	.	I	.	.	II	.	.	.	I	I	.
<i>Salvia pratensis</i>	.	.	I	I	.	I	.	.
<i>Carex cespitosa</i>	.	.	I	I
<i>C. leporina</i>	.	.	.	II	.	III	II	I	.	II	I	.
<i>Mentha arvensis</i>	.	.	.	I	I	I
<i>Veronica serpyllifolia</i>	.	.	.	I	I	I
<i>Carum carvi</i>	.	.	.	I	I
<i>Galium boreale</i>	.	.	.	I	I
<i>Stachys palustris</i>	I	.	I
<i>Geranium pratense</i>	I	I	I
<i>Trifolium hybridum</i>	I	.	.	.	I	.	.	.
<i>Tragopogon orientalis</i>	I	I	.	.	.
<i>Alchemilla subcrenata</i>	II

Прочие виды

<i>Potentilla argentea</i>	V	V	I	.	III	.	II	III	II	II	III	IV	V	IV	III	V
<i>Poa angustifolia</i>	III	III	.	III	.	IV	V	I	II	.	I	II	V	V	V	III
<i>Rumex acetosella</i>	II	III	I	.	II	II	I	II	II	I	.	I	I	I	II	I
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	II	II	III	V	IV	V	II	V	III	III	IV	IV	I	I	IV	II
<i>Erigeron acris</i>	II	II	II	.	.	.	I	.	.	II	.	III	I	I	.	I
<i>Jacobaea vulgaris</i>	II	II	I	.	.	.	I	III	II	.	.	IV	I	I	.	I
<i>Tanacetum vulgare</i>	II	II	.	.	II	.	.	.	I	I	.	I	I	.	.	I
<i>Solidago virgaurea</i>	II	I	II	.	I	.	.	.	I	II	.	II
<i>Festuca pratensis</i>	I	II	III	II	III	V	III	.	II	IV	IV	IV	V	III	IV	I
<i>Pimpinella saxifraga</i>	I	II	III	II	.	.	V	IV	I	.	.	III	I	II	I	I
<i>Leontodon autumnalis</i>	I	I	I	V	IV	IV	IV	III	III	II	IV	II	IV	I	II	I
<i>Medicago lupulina</i>	I	I	I	I	I	II	.	I	II	I	.	III	I	.	.	.
<i>Hieracium umbellatum</i>	I	I	I	.	I	II	I	.	.	.	I
<i>Abietinella abietina</i>	I	I	I	I	I
<i>Pinus sylvestris</i>	I	I	I
<i>Elytrigia repens</i>	I	I	.	.	I	I	.	.	.	II	.	I	II	II	II	II
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	I	I	I	.	.	.
<i>Hylotelephium maximum</i>	I	I	.	.	I	I	.	.	.
<i>Antennaria dioica</i>	I	I
<i>Equisetum arvense</i>	I	.	III	I	I	IV	II	.	.	II	.	III	II	I	II	I
<i>Thymus pulegioides</i>	I	.	II	V	I	I	I	.	III	.	.	III	.	.	I	I
<i>Viscaria vulgaris</i>	I	.	II	II	.	II	.	.
<i>Carlina biebersteinii</i>	I	.	I	II	I	.	.	.
<i>Poa compressa</i>	I	I	II	I	.	.
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	I	I	II	II	.	.
<i>Gypsophila muralis</i>	I	I	I	.	.	.
<i>Veronica officinalis</i>	I	I

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Nardus stricta</i>	I	.	.	.	I	.	.	I
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	I	I	.	.
<i>Veronica spicata</i>	I	I	.	.
<i>Verbascum lychnitis</i>	I	I	I	.
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	I	I
<i>Scleranthus annuus</i>	I	I	I
<i>Setaria glauca</i>	I	I
<i>Melilotus albus</i>	I	I	.	.	.
<i>Alchemilla hirsuticaulis</i>	.	I	III	.	I	.	.	.	II	.	I
<i>Fragaria viridis</i>	.	I	II	IV	.	III	.	III	I	I	II	.
<i>Taraxacum officinale</i> aggr.	.	I	I	.	II	V	.	II	IV	II	III	II	V	II	I	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	.	I	I	.	.	I	.	.	I	I	.	I	I	II	.	.
<i>Luzula multiflora</i>	.	I	.	V	.	V	I	.	.	.	II	.	I	.	.	.
<i>Cirsium arvense</i>	.	I	II	.	I	I	I	I	.	.
<i>Euphorbia virgata</i>	.	I	.	.	III	.	.	.	III	I	.	II	III	I	.	II
<i>Centaurium erythraea</i>	.	I	.	I	I	.	I
<i>Calluna vulgaris</i>	.	I	I
<i>Rhinanthus vernalis</i>	.	.	II	.	I	.	.	.	I	II	.	I
<i>Carex contigua</i>	.	.	I	II	I	IV	I	I	II	II	.	I	II	I	.	.
<i>Trifolium montanum</i>	.	.	I	I	II	.	.
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	.	I	.	II	.	.	.	II	I	.	I	II	.	.	I
<i>Polygala comosa</i>	.	.	I	.	I	I	.	.	II	.	.	I	.	I	.	.
<i>Bromopsis inermis</i>	.	.	I	I	.	I	.	I	I	I
<i>Allium oleraceum</i>	.	.	I	I	I	.	II	.	I	.
<i>Pastinaca sylvestris</i>	.	.	I	II	I	I	.	.
<i>Anthyllis macrocephala</i>	.	.	I	I	.	.	I	.	.	.
<i>Epilobium roseum</i>	.	.	I	I
<i>Melampyrum nemorosum</i>	.	.	I	I
<i>Hieracium caespitosum</i>	.	.	I	I
<i>Juncus filiformis</i>	.	.	I	I
<i>Succisa pratensis</i>	.	.	I	I
<i>Betula pendula</i>	.	.	I	I	.	.
<i>Betonica officinalis</i>	.	.	I	I	I	.
<i>Scrophularia nodosa</i>	.	.	I	I	.
<i>Myosotis arvensis</i>	.	.	I	I
<i>Alchemilla</i> sp.	.	.	.	V	I	V	II	.	.	II
<i>Odontites vulgaris</i>	I	.	I	.	I	.	I	.	I	I	I	.
<i>Carduus nutans</i>	I	I
<i>Ranunculus auricomus</i>	II	I	.	.
<i>Quercus robur</i>	I	I	.	.
<i>Trifolium hybridum</i>	I	.	.

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Heraclеum sibiricum</i>	I	I	.	.	.
<i>Veratrum lobelianum</i>	I	.	.	.	I	I	.
<i>Acinos arvensis</i>	I	.	.	I	I	.	.	.
<i>Rosa canina</i>	I	I	I	.	.
<i>Veronica teucrium</i>	I	I	I	.	.
<i>Bromus mollis</i>	I	I	.	.	I
<i>Sonchus arvensis</i>	I	.	I	.
<i>Nonea pulla</i>	I	I	.	.
<i>Ajuga genevensis</i>	I	I	.	.
<i>Securigera varia</i>	I	I	.	.
<i>Vicia hirsuta</i>	I	I	.	.
<i>Cirsium vulgare</i>	I	I	.	.

Отмечены в ценофлоре одного синтаксона с классом постоянства «В»: *Achillea salicifolia* 1, *Alchemilla baltica* 5, *A. glaucescens* 12, *A. gracilis* 5, *Alopecurus geniculatus* 11, *Anthemis tinctoria* 12, *Anthriscus sylvestris* 13, *Arctium tomentosum* 14, *Arrhenatherum elatius* 6, *Artemisia scoparia* 7, *Astragalus arenarius* 1, *A. cicer* 3, *A. glycyphyllos* 14, *Avena fatua* 1, *Barbarea vulgaris* 6, *Bunias orientalis* 14, *Campanula sibirica* 3, *Capsella bursa-pastoris* 1, *Carex muricata* 2, *Centaurea phrygia* 13, *C. scabiosa* 3, *C. stoebe* 13, *Ceratodon purpureus* 1, *Cetraria islandica* 1, *Chenopodium album* 1, *Chondrilla graminea* 14, *Cladonia cornuta* 1, *C. furcata* 1, *C. pyxidata* 1, *Consolida regalis* 1, *Corispermum nitidum* 2, *Crataegus rhipidophylla* 14, *Dianthus arenarius* 1, *Elytrigia intermedia* 14, *Erigeron podolicus* 14, *Falcaria vulgaris* 14, *Fallopia convolvulus* 13, *Filago minima* 1, *Fraxinus pennsylvanica* 5, *Galium physocarpum* 15, *Gladiolus tenuis* 6, *Gnaphalium rossicum* 1, *Gratiola officinalis* 5, *Hieracium echioides* 13, *Hylotelephium telephium* 16, *Iris sibirica* 10, *Juncus compressus* 10, *Koeleria glauca* 1, *Lappula squarrosa* 1, *Laserpitium prutenicum* 13, *Lathyrus palustris* 3, *Lupinus polyphyllus* 1, *Lythrum salicaria* 3, *L. virgatum* 15, *Malus sylvestris* 12, *Matricaria discoidea* 1, *Medicago sativa* 12, *Myosotis* sp. 13, *Odontites rubra* 12, *Persicaria hydropiper* 10, *Peucedanum ore-*

oselinum 9, *Picea abies* 2, *Pleurozium schreberi* 2, *Poa annua* 1, *P. trivialis* 6, *Polytrichum juniperinum* 1, *Populus tremula* 1, *Primula veris* 3, *Pyrus communis* 12, *Salix caprea* 5, *Salvia verticillata* 9, *Scorzonera humilis* 3, *Scutellaria hastifolia* 10, *Senecio* sp. 3, *Silene nutans* 10, *S. tatarica* 5, *Stellaria holostea* 13, *S. palustris* 6, *Syntrichia ruralis* 1, *Thymus serpyllum* 1, *Torilis japonica* 13, *Trifolium campestre* 3, *Triticum aestivum* 1, *Turritis glabra* 1, *Urtica dioica* s. l. 13, *Verbascum densiflorum* 14, *Verbascum* sp. 3, *Veronica prostrata* 13, *V. verna* 1, *Vicia angustifolia* 1, *V. tenuifolia* 14, *Vicia* sp. 1, *Vincetoxicum hirsundinaria* 1.

Синтаксоны: 1 – субасс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris typicum* subass. nov. (ЮНР), 2 – субасс. *Artemisio campestris–Agrostietum capillaris trifolietosum pratensis* subass. nov. (ЮНР), 3 – асс. *Anthoxantho odorati–Agrostietum tenuis* (Судость-Деснянское междуречье, Брянская область, Semenishchenkov, 2009), 4 – субасс. *Anthoxantho odorati–Agrostietum tenuis thymetosum ovati* (ЮНР, Bulokhov, 2001), 5 – асс. *Anthoxantho odorati–Agrostietum tenuis typicum* (г. о. Брянск, Bulokhov, Kharin, 2008), 6 – асс. *Anthoxantho odorati–Agrostietum tenuis* (Курская область, Poluyanov, Averinova, 2012), 7 – асс. *Cynosuro cristati–Agrostietum tenuis* (ЮНР, Bulokhov, 2001), 8 – асс. *Hieracio pilosellae–Agrostietum tenuis* (ЮНР, Bulokhov, 2001), 9 – асс. *Hieracio pilosellae–Agrostietum tenuis* (г. о. Брянск, Bulokhov, Kharin, 2008), 10 – асс. *Deschampsio cespitosae–Agrostietum tenuis* (Судость-Деснянское междуречье, Брянская область, Semenishchenkov, 2009), 11 – асс. *Deschampsio cespitosae–Agrostietum tenuis* (ЮНР, Bulokhov, 2001), 12 – асс. *Agrimonia eupatoriae–Agrostietum capillaris* (Судость-Деснянское междуречье, Брянская область, Semenishchenkov, 2009), 13 – асс. *Trifolio arvensis–Agrostietum tenuis* (Курская область, Poluyanov, Averinova, 2012), 14 – асс. *Carici praecocis–Agrostietum tenuis* (Курская область, Poluyanov, Averinova, 2012), 15 – асс. *Agrostio capillaris–Poetum angustifoliae* (долина р. Десна, Брянская область, Bulokhov et al., 2021), 16 – асс. *Agrostietum vinealis-tenuis* (долина р. Десна, Брянская область, Bulokhov et al., 2021).

Серой заливкой отмечены диагностические виды ассоциаций.

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.526.427

СООБЩЕСТВА ОСТЕПНЁННЫХ ОПУШЕК ВЕРХНЕГО ПООСКОЛЬЯ (В ПРЕДЕЛАХ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ)

© А. В. Полуянов

A. V. Poluyanov

The communities of the steppe-edges of the upper reaches of the Oskol River (in the Kursk Region)

ФГБОУ ВО «Курский государственный университет», кафедра биологии и экологии
305000, Россия, г. Курск, ул. Радищева, д. 33. Тел. +7 (4712) 56-19-11, e-mail: kaf-eecolbiol@yandex.ru

Аннотация. В статье приводятся данные о сообществах остепнённых опушек класса *Trifolio–Geranietea sanguinei* Th. Müller 1962 в бассейне верховьев р. Оскол в границах Курской области. Установлена новая ассоциация *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov. в составе союза *Geranion sanguinei* R. Tx. in Th. Müller 1962 порядка *Antherico ramosi–Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003. Для ассоциации характерны высокие показатели флористической насыщенности и наличие большого числа редких и охраняемых видов флоры Курской области.

Ключевые слова: синтаксономия, опушечные сообщества, Курская область, бассейн р. Оскол, *Trifolio–Geranietea sanguinei*.

Abstract. The article provides data on communities of the steppe-edges of the class *Trifolio–Geranietea sanguinei* Th. Müller 1962 of the upper reaches of the Oskol River (in the Kursk Region). The new association *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov. of the alliance *Geranion sanguinei* R. Tx. in Th. Müller 1962 and order *Antherico ramosi–Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003 is described. The association characterized by high rates of the species richness and the presence of a large number of rare and protected species of the flora of the Kursk Region.

Keywords: syntaxonomy, steppe-edges communities, Kursk Region, Oskol River basin, *Trifolio–Geranietea sanguinei*.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-62-71

Введение

Термофитные опушечные сообщества класса *Trifolio–Geranietea sanguinei* Th. Müller 1962 широко распространены по территории Курской области и играют заметную роль в растительном покрове. В настоящее время в связи с практически полным прекращением выпаса наблюдается тенденция к зарастанию склонов балок и опушек байрачных дубрав древесно-кустарниковой растительностью, в связи с чем площадь экотонных опушечных сообществ в области увеличивается. Остепнённые опушки являются неотъемлемым компонентом лесостепного ландшафта и обладают рядом зональных черт, характеризующих их положение в системе ботанико-географического районирования Курской области и всего Центрального Черноземья. Нередко они обладают высокими показателями флористической насыщенности и в условиях антропогенного пресса являются резерватом для многих редких и охраняемых видов флоры региона. К настоящему времени в Курской области установлено девять ассоциаций класса *Trifolio–Geranietea sanguinei* (Poluyanov, Averinova, 2012; Poluyanov, Dorofeeva, 2015; Averinova, 2022), все они описаны в бассейнах рр. Сейм и Псёл; для бассейна верховьев р. Оскол в границах области такие сообщества не указывались. Южнее, в бассейне р. Оскол в Белгородской области была описана асс. *Lino nervosi–Geranietum sanguinei* Poluyanov 2012

ass. prov., объединяющая сообщества склонов балок, пологие прибалочные склоны и некосимые плакоры участков Ямская степь и Лысье горы заповедника «Белогорье» (Poluyanov, 2012). Е. А. Авериновой в северных районах Белгородской области установлена асс. *Veronico teucrui–Salvietum verticillatae* Averiнова 2012 ass. prov., при этом из девяти представляющих её описаний семь относятся к бассейну р. Оскол (Averiнова, 2012). Целью данной работы являлось изучение распространения синтаксонов остепнённых термофитных опушек Верхнего Поосколья в границах Курской области.

Материалы и методы

Геоботанические описания остепнённых опушек Верхнего Поосколья выполнялись автором в 2008–2012 и 2020–2022 гг.; все они сделаны на пробных площадях стандартного размера (100 м²) преимущественно квадратной формы (10 м × 10 м). Оценка количественного участия видов дана по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): «г» – вид встречается очень редко, 1–4 особи на площадке; «+» – проективное покрытие особей вида менее 1%; «1» – от 1 до 5%; «2» – от 6 до 25%; «3» – от 26 до 50%; «4» – от 51 до 75%; «5» – более 75%. Для каждого описания указывались в % сомкнутость крон кустарникового яруса, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов.

Классификация растительности проведена с использованием принципов флористической классификации. Названия синтаксонов даны по Международному кодексу фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021), названия видов – по сводке С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995) с некоторыми изменениями, отражёнными в последней обработке по флоре средней России (Maevskii, 2014). В широком объеме нами принимаются следующие виды: *Achillea setacea* Waldst. et Kit. (incl. *A. stepposa* Klok. et Krytzka), *Agrimonia eupatoria* L. (incl. *A. asiatica* Juz.), *Arenaria serpyllifolia* L. (incl. *A. viscida* Hall. fil. ex Lois.), *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. (incl. *D. litwinovii* Sambuk), *Festuca valesiaca* Gaud. (incl. *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *F. rupicola* Heuff.), *Galium rubioides* L. (incl. *G. physocarpum* Ledeb.), *G. verum* L. (incl. *G. ruthenicum* Willd.), *Jurinea arachnoidea* Bunge (incl. *J. ledebourii* Bunge), *Lotus corniculatus* L. (incl. *L. ucrainicus* Klok.), *Medicago falcata* L. (incl. *M. romanica* Prod.), *Onosma simplicissima* L. (incl. *O. tanaïtica* Klok.), *Pimpinella saxifraga* L. (incl. *P. nigra* Mill.), *Potentilla heptaphylla* L. (incl. *P. humifusa* Willd. ex Schlecht.), *Plantago media* L. (incl. *P. stepposa* Kuprian.), *Rosa canina* L. (включая мелкие виды из этого рода), *Thalictrum minus* L. (incl. *T. flexuosum* Bernh. ex Reichenb.), *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. (incl. *V. stepposum* (Pobed.) A. et D. Löve, *V. cretaceum* (Pobed.) Wissjul.).

Результаты и их обсуждение

Сообщества остепнённых опушек Верхнего Поосколья отнесены к новой ассоциации *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov. в составе союза *Geranion sanguinei* R. Tx. in Th. Müller 1962 порядка *Antherico ramosi–Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003. Ниже приводится сводная таблица геоботанических описаний (табл. 1) и характеристика сообществ ассоциации.

Продромус установленных синтаксонов

Класс *Trifolio–Geranietea sanguinei* Th. Müller 1962

Порядок *Antherico ramosi–Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003

Союз *Geranion sanguinei* R. Tx. in Th. Müller 1962

Асс. *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov.

Асс. *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov. (табл. 1, оп. 1–25; номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 23). Диагностические виды: *Ajuga genevensis*, *Bupleurum falcatum*, *Carex michelii*, *Rhamnus cathartica*, *Salvia nutans*, *Veronica jacquinii*.

С о с т а в и с т р у к т у р а. К ассоциации отнесены термофитные остепнённые опушки Верхнего Поосколья. Флористический состав сообществ пёстрый, доминанты,

как правило, не выражены, облик фитоценозов определяет красочное опушенно-луговостепное разнотравье, нередко со значительным участием злаков (рис.). Наибольшими показателями обилия обладают такие виды, как *Salvia nutans*, *Anthericum ramosum*, *Geranium sanguineum*, *Stipa pennata*, *Securigera varia*, *Chamaecytisus ruthenicus*. Местами красочный аспект создают *Salvia pratensis*, *Galium verum*, *Aster amellus*, *Pyrethrum corymbosum*, *Euphorbia semivillosa*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 70–100% (в среднем – 90%). В сообществах присутствует кустарниковый ярус высотой 0,9–1,7 м, его формируют *Rhamnus cathartica*, *Prunus spinosa*, *Cerasus fruticosa*, *Crataegus rhipidophylla*, *Pyrus pyraeaster* и др.

Моховой ярус, за редкими исключениями, не выражен.

Таблица 1

Характеризующая таблица асс. *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov.

Table 1

Characteristic table of the ass. *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis* ass. nov.

Номер описания табличный	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		
Номер описания авторский	1417	1418	1419	1432	1433	1530	1710	1711	1724	1730	1863	1865	1865a	2028	2029	2030	2031	2045	2076	2095	2098	2111	2120	2124	2185		
Часть склона	с	с	с	в	в	в	п	п	с	н	н	в	в	с	с	в	н	с	-	с	в	п	с	в	в		
Экспозиция	с	з	с	юз	ю	сз	ю	ю	юз	юв	с	з	з	ю	ю	ю	ю	ю	-	св	юз	ю	юз	ю	св		
Уклон, град.	35	20	25	10	5	25	2	2	20	8	10	25	15	30	25	20	15	25	-	20	30	2	30	25	10		
Кустарниковый ярус:																											
высота, м	1,5	0,9	1,0	1,2	1,2	1,5	1,0	0,9	1,0	1,5	1,0	1,0	1,0	1,5	1,0	1,0	1,5	1,0	1,5	1,5	1,7	1,2	1,2	1,7	1,0		
сомкнутость крон, %	<1	3	<1	3	2	<1	1	1	2	4	1	5	3	2	2	7	5	5	3	7	5	10	8	5	15		
Средняя высота травостоя, см	30	25	25	30	35	15	15	12	15	18	15	17	20	20	25	30	30	20	30	25	25	30	25	20	17		
ОПШ, %:	100	100	90	100	100	95	90	75	70	75	80	85	80	85	90	80	90	90	100	100	100	90	95	95	90		
травы	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
мхи	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Число видов	73	84	72	63	75	56	75	73	82	57	62	64	60	60	73	62	63	71	62	70	58	62	82	65	69		
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Bupleuro falcati–Salvietum nutantis</i>																											
<i>Bupleurum falcatum</i>	с*	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Salvia nutans</i>	с	2	2	2	+	+	+	+	+	+	1	.	2	2	2	1	1	1	+	.	+	+	1	1	2	.	
<i>Carex michelii</i>	с	+	+	.	+	+	+	+	+	+	1	+	.	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Ajuga genevensis</i>	с	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	
<i>Rhamnus cathartica</i>	б	.	+	+	.	.	+	+	.	+	1	+	1	1	+	+	+	+	+	1	1	1	.	+	1	+	
<i>Veronica jacquinii</i>	с	.	+	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	
Д. в. союза <i>Geranium sanguineum</i>																											
<i>Fragaria viridis</i>	с	1	+	+	+	+	+	2	1	+	2	+	+	+	2	2	+	+	1	+	2	+	1	+	2	+	
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	с	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Anthericum ramosum</i>	с	+	1	1	+	.	.	.	1	+	+	.	.	2	3	2	.	+	+	+	1	+	+	+	2	.	
<i>Geranium sanguineum</i>	с	+	+	+	+	.	.	.	2	1	.	.	.	2	1	2	1	2	1	+
<i>Thalictrum minus</i>	с	+	+	+	.	.	.	+	+	.	1	.	1	+	+	+	.	1	.	.	+	+	1	+	+	+	
<i>Anemone sylvestris</i>	с	+	.	+	.	.	1	1	+	+	.	.	.	+	+	+	+	1	+	
<i>Aster amellus</i>	с	.	.	.	+	+	1	+	+	.	.	1	1	.	.	+	+	+	+	.	.	.	3	.	2	+	
<i>Campanula bononiensis</i>	с	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	с	.	+	+	+	.	+	+	+	+	1	+	+	+	+	
<i>Veronica teucrium</i>	с	.	+	+	1	+	+	+	.	.	.	+	+	+	
<i>Campanula rapunculoides</i>	с	.	.	.	+	+	2	+	.	.	.	+	
<i>Inula hirta</i>	с	.	+	+	1	+	+	+	
<i>I. salicina</i>	с	
<i>Trifolium alpestre</i>	с	+	+	+	+	+	
<i>Campanula persicifolia</i>	с	.	+	+	
<i>Lavatera thuringiaca</i>	с	.	+	
<i>Melampyrum cristatum</i>	с	
<i>Polygonatum odoratum</i>	с	
<i>Seseli libanotis</i>	с	.	+	.	.	.	+	
<i>Xanthoselinum alsaticum</i>	с	+	
Д. в. союза <i>Trifolium medii</i>																											
<i>Agrimonia eupatoria</i>	с	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	
<i>Knautia arvensis</i>	с	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	1	+	+	+	+	1	+	
<i>Dactylis glomerata</i>	с	+	+	.	1	1	+	+

Номер описания табличный	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					
<i>Galium mollugo</i>	с	.	.	.	г	.	+	г	+	+	II			
<i>Veronica chamaedrys</i>	с	г	.	.	+	+	.	.	.	г	г	г	+	г	+	II		
<i>Centaurea jacea</i>	с	.	г	.	+	+	I			
Д. в. порядка <i>Antherico-Geranietalia sanguinei</i> и класса <i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i>																														
<i>Viola hirta</i>	с	+	+	+	+	+	г	+	+	.	.	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	+	V		
<i>Galium tinctorium</i>	с	.	.	.	2	+	.	.	+	2	+	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	IV		
<i>Securigera varia</i>	с	+	+	.	2	+	.	+	.	г	2	.	г	+	1	+	1	2	+	+	+	+	IV		
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	с	+	+	+	.	.	г	+	.	г	г	.	1	1	г	г	г	г	1	г	+	.	+	IV		
<i>Amoria montana</i>	с	.	г	+	г	+	.	+	г	г	III		
<i>Hypericum perforatum</i>	с	г	.	.	+	+	г	.	+	+	+	г	III		
<i>Silene nutans</i>	с	г	+	+	.	.	.	+	г	+	г	+	+	+	.	.	г	+	III		
<i>Brachypodium pinnatum</i>	с	+	2	1	+	+	1	II		
<i>Clinopodium vulgare</i>	с	г	.	.	г	+	г	II	
<i>Euphorbia semivillosa</i>	с	г	.	+	+	+	+	2	2	II		
<i>Origanum vulgare</i>	с	+	+	2	+	+	г	г	+	II	
<i>Primula veris</i>	с	г	II	
<i>Solidago virgaurea</i>	с	г	.	.	г	+	г	+	г	.	.	.	+	II	
<i>Stachys officinalis</i>	с	.	.	+	г	1	.	.	г	.	1	II	
<i>Verbascum lychnitis</i>	с	г	.	.	.	г	+	.	+	г	г	.	г	г	.	.	.	г	II		
<i>Carex montana</i>	с	г	.	г	+	I	
<i>Lathyrus silvestris</i>	с	г	г	I	
<i>Potentilla alba</i>	с	.	.	+	1	+	I	
<i>Medicago falcata</i>	с	+	+	.	+	+	+	+	г	г	г	1	+	+	IV	
<i>Salvia pratensis</i>	с	.	1	+	3	2	1	2	.	.	1	г	.	.	.	2	г	+	+	2	1	.	2	IV	
<i>Stachys recta</i>	с	.	.	+	+	1	2	+	+	+	.	.	1	+	+	+	+	+	г	+	.	.	.	+	1	+	+	IV		
<i>Vicia tenuifolia</i>	с	г	1	I	
Д. в. порядка <i>Festucetalia valesiacaе</i> и класса <i>Festuco-Brometea</i>																														
<i>Filipendula vulgaris</i>	с	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	1	г	г	+	+	+	+	+	V		
<i>Galium verum</i>	с	+	.	.	1	2	+	1	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	2	1	+	+	+	+	+	V	
<i>Poa angustifolia</i>	с	1	+	+	1	1	1	+	+	+	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	1	V	
<i>Stipa pennata</i>	с	3	2	1	+	+	2	1	1	2	1	.	.	+	1	1	1	+	1	г	+	.	.	1	2	1	1	.	V	
<i>Seseli annuum</i>	с	г	+	+	г	+	г	г	.	.	г	г	+	IV
<i>Achillea setacea</i>	с	г	г	+	+	+	+	+	.	.	г	+	г	+	г	г	г	+	+	+	+	+	г	.	IV	
<i>Adonis vernalis</i>	с	г	1	1	.	.	+	1	+	+	+	г	г	.	г	1	.	.	IV	
<i>Festuca valesiaca</i>	с	+	+	1	+	.	.	+	+	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV		
<i>Carex humilis</i>	с	1	2	1	+	2	+	.	1	1	+	III	
<i>Potentilla heptaphylla</i>	с	г	.	.	г	.	.	.	+	+	г	.	г	г	III	
<i>Elytrigia intermedia</i>	с	+	+	+	1	1	+	+	III	
<i>Phlomis tuberosa</i>	с	.	г	.	.	г	+	+	+	1	.	г	+	+	III	
<i>Centaurea scabiosa</i>	с	.	+	+	г	г	.	г	+	.	.	.	г	г	г	.	.	+	II	
<i>Phleum phleoides</i>	с	+	+	г	II
<i>Polygala comosa</i>	с	+	+	+	г	II	
<i>Hypericum elegans</i>	с	г	г	II
<i>Onobrychis arenaria</i>	с	.	.	.	+	+	г	II
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	с	г	II
<i>Thymus marschallianus</i>	с	+	1	г	II
<i>Veronica spicata</i>	с	г	.	г	.	.	.	+	.	.	+	+	II	
<i>Artemisia austriaca</i>	с	г	.	+	г	I
<i>Koeleria cristata</i>	с	+	+	г	I
<i>Campanula sibirica</i>	с	.	.	+	г	I
Д. в. класса <i>Molinio-Arrenatheretea</i>																														
<i>Galium boreale</i>	с	1	+	+	+	+	1	.	.	.	1	+	1	+	1	III	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	с	+	+	г	+	г	г	III
<i>Bromopsis inermis</i>	с	+	1	2	+	2	2	II
<i>Carex praecox</i>	с	2	.	.	II
<i>Festuca pratensis</i>	с	+	г	II
<i>Plantago media</i>	с	г	г	г	г	+	.	.	+	+	.	г	г	II
<i>Rumex thrysiflorus</i>	с	г	г	II
<i>Stellaria graminea</i>	с	г	II
<i>Taraxacum officinale</i>	с	г	г	г	.	.	г	.	.	г	г	г	г	.	.	.	г	г	.	г	.	.	г	II	
<i>Cerastium fontanum</i>	с	г	I
<i>Elytrigia repens</i>	с	+	I

Номер описания табличный	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			
<i>Festuca rubra</i>	c	I	
<i>Prunella vulgaris</i>	c	r	r	I	
<i>Trifolium pratense</i>	c	r	.	.	r	r	r	I	
<i>Vicia cracca</i>	c	r	.	r	I	
Д. в. класса Rhamno-Prunetea																												
<i>Prunus spinosa</i>	b	.	.	.	1	+	.	+	+	r	+	+	r	.	+	2	1	.	+	III
<i>Euonymus verrucosa</i>	b	r	r	r	.	.	.	r	+	r	II
<i>Pyrus pyraster</i>	b	r	r	r	1	+	r	1	+	1	II
<i>Rosa canina</i>	b	r	.	.	.	+	r	r	.	r	.	r	.	r	.	r	.	.	II
<i>Crataegus rhypidophylla</i>	b	r	I
<i>Rubus caesius</i>	c	1	+	I
Д. в. класса Helianthemo-Thymetea																												
<i>Euphorbia seguieriana</i>	c	r	.	.	.	r	r	r	I
<i>Gypsophila altissima</i>	c	+	r	+	I
<i>Onosma simplicissima</i>	c	1	r	r	r	+	I
<i>Polygala cretacea</i>	c	+	+	+	I
Прочие виды																												
<i>Salvia verticillata</i>	c	.	1	+	2	2	+	r	.	+	r	+	+	r	1	+	+	1	+	2	+	+	r	+	.	1	V	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	c	+	+	+	+	1	+	1	.	1	+	+	+	1	+	.	2	+	+	IV
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	c	3	1	2	+	+	r	.	+	1	.	.	.	2	+	+	1	2	.	+	2	+	+	1	2	.	IV	
<i>Bromopsis riparia</i>	c	+	.	.	.	2	1	2	+	+	+	+	+	r	.	+	III	
<i>Euphorbia subtilis</i>	c	+	+	+	.	.	+	+	r	+	.	.	.	+	+	r	.	r	.	.	.	+	r	r	+	.	III	
<i>Genista tinctoria</i>	c	.	+	+	+	.	+	+	r	+	+	r	r	r	+	+	1	III	
<i>Iris aphylla</i>	c	.	1	.	.	.	+	+	r	+	.	.	.	1	+	2	2	1	r	+	+	.	III	
<i>Melampyrum argyrocomum</i>	c	.	+	+	.	.	+	.	.	r	.	.	+	r	.	r	+	+	III
<i>Allium oleraceum</i>	c	+	r	r	r	+	.	r	.	.	II	
<i>A. rotundum</i>	c	.	+	.	r	r	r	.	+	+	II	
<i>Asparagus officinalis</i>	c	+	.	r	r	r	+	.	.	r	.	r	.	r	II	
<i>Campanula altaica</i>	c	1	.	.	+	+	+	+	.	+	+	II	
<i>Carduus acanthoides</i>	c	r	r	1	.	r	.	r	r	.	II	
<i>Centaurea sumensis</i>	c	.	.	r	.	.	.	r	+	r	r	r	r	.	.	II	
<i>Cerasus fruticosa</i>	b	.	1	.	+	r	+	+	1	1	1	2	
<i>Cirsium polonicum</i>	c	.	.	r	.	r	+	.	.	+	II	
<i>Convolvulus arvensis</i>	c	+	+	+	r	r	.	+	r	II	
<i>Delphinium cuneatum</i>	c	+	+	.	.	.	+	.	r	.	r	.	1	+	r	.	.	.	r	.	+	.	II	
<i>Euphorbia virgata</i>	c	r	+	r	+	+	+	r	+	+	II	
<i>Falcaria vulgaris</i>	c	.	r	r	+	1	.	.	.	r	+	r	.	.	.	II	
<i>Glechoma hederacea</i>	c	.	.	.	+	r	r	r	+	r	II	
<i>Helianthemum nummularium</i>	c	.	.	+	1	+	.	.	r	r	II	
<i>Helictotrichon pubescens</i>	c	+	+	+	+	.	.	.	r	.	+	+	II	
<i>Hieracium praealtum</i>	c	r	+	.	.	r	.	r	+	r	r	.	.	II	
<i>H. virosium</i>	c	+	r	r	+	.	.	.	r	II	
<i>Lactuca serriola</i>	c	r	.	.	r	r	.	r	r	II	
<i>Leontodon hispidus</i>	c	.	+	+	+	r	r	.	.	.	r	1	.	.	.	+	.	.	II	
<i>Linum perenne</i>	c	.	r	+	+	r	r	II	
<i>Lithospermum officinale</i>	c	.	r	+	r	+	r	+	+	r	r	II	
<i>Nepeta pannonica</i>	c	.	r	.	.	r	.	r	r	+	II
<i>Plantago lanceolata</i>	c	.	.	+	r	r	.	.	.	+	.	.	.	r	+	r	.	.	.	r	II	
<i>Potentilla recta</i>	c	.	r	.	.	.	r	r	.	r	.	r	r	.	II	
<i>Prunella grandiflora</i>	c	.	r	+	.	.	.	+	+	+	r	.	+	II	
<i>Pulsatilla patens</i>	c	.	.	1	r	r	.	+	II
<i>Quercus robur</i>	b	.	r	r	r	r	.	+	II
<i>Sanguisorba officinalis</i>	c	r	.	.	+	+	+	.	+	II
<i>Viola mirabilis</i>	c	.	.	r	r	+	II
<i>V. rupestris</i>	c	r	.	+	r	.	.	.	r	+	r	.	r	.	.	r	II
<i>Acer tataricum</i>	b	.	.	+	.	.	.	r	r	+	.	.	I
<i>A. tataricum</i> (im.)	c	r	.	.	r	I
<i>Arabis hirsuta</i>	c	+	r	I
<i>Artemisia armeniaca</i>	c	+	I
<i>A. vulgaris</i>	c	r	.	r	r	.	.	.	I
<i>Asarum europaeum</i>	c	r	.	.	r	I
<i>Astragalus danicus</i>	c	+	.	.	+	+	I

Номер описания табличный	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	
<i>Bunias orientalis</i>	с	+	г	г
<i>Carduus hamulosus</i>	с	г	.	.	.	г	г
<i>Carex contigua</i>	с	+	.	+	г
<i>Centaurea pseudomaculosa</i>	с	.	.	+	г	г	г	+	г
<i>C. pseudophrygia</i>	с	.	.	.	г	2	г	2	г
<i>C. ruthenica</i>	с	+	.	.	.	г	г	.	.	г	+	г	
<i>Cichorium intybus</i>	с	.	.	.	г	г	г	.	г
<i>Clematis integrifolia</i>	с	+	г	+	г	+	.	.	г
<i>Daucus carota</i>	с	.	.	.	+	г	.	.	.	г	г	+	г
<i>Dianthus andrzejevskianus</i>	с	г	г	.	.	г
<i>Eremogone micradenia</i>	с	+	+	+	.	.	г
<i>Erigeron podolicus</i>	с	г	+	г
<i>Eryngium planum</i>	с	.	.	г	г	г	г	г
<i>Erysimum canescens</i>	с	г	г	г
<i>Helictotrichon schellianum</i>	с	.	.	.	+	+	+	г
<i>Hieracium pilosella</i>	с	.	.	г	.	.	.	г	г	.	+	г
<i>Jurinea arachnoidea</i>	с	+	+	г
<i>Lathyrus lacteus</i>	с	.	.	.	г	г	.	.	г	+	.	.	г
<i>L. pisiformis</i>	с	.	+	г	г	г
<i>Linaria vulgaris</i>	с	г	г	г	.	г	.	.	.	г
<i>Linum flavum</i>	с	.	.	+	+	г
<i>L. nervosum</i>	с	+	г	г
<i>Malus sylvestris</i>	б	г	.	г	.	.	.	+	+	.	г
<i>M. sylvestris (im.)</i>	с	г	г	г
<i>Melampyrum nemorosum</i>	с	.	.	.	г	г	г
<i>Melandrium album</i>	с	г	г
<i>Melilotus officinalis</i>	с	.	г	г	г	г
<i>Myosotis arvensis</i>	с	г	г	.	.	+	+
<i>Nonea pulla</i>	с	г	+	г	г
<i>Orobanche alba</i>	с	г	.	г	г
<i>Pedicularis kaufmannii</i>	с	+	+	г	г
<i>Pimpinella saxifraga</i>	с	.	г	г	+	.	.	г
<i>Populus tremula</i>	б	+	.	.	г
<i>Potentilla argentea</i>	с	+	+	+	г
<i>Pulmonaria angustifolia</i>	с	г	+	.	.	г
<i>Quercus robur (im.)</i>	с	г	г
<i>Salvia stepposa</i>	с	+	2	г	г	г	.	.	.	+	г
<i>Scorzonera purpurea</i>	с	г	+	г	г
<i>Selinum carvifolia</i>	с	.	+	.	+	г	г
<i>Senecio jacobaea</i>	с	г	г
<i>Serratula lycotifolia</i>	с	.	.	г	+	г	г	.	г
<i>S. tinctoria</i>	с	+	г	.	+
<i>Tephrosia integrifolia</i>	с	+	.	г	г	.	.	г
<i>Thalictrum simplex</i>	с	г	+	.	г
<i>Thesium ebracteatum</i>	с	.	г	+	г	г	г
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	с	.	г	+	+	.	.	г	г
<i>Turritis glabra</i>	с	г	г	г
<i>Valeriana rossica</i>	с	+	.	г	+	+	г
<i>Veratrum nigrum</i>	с	г	г
<i>Viola ambigua</i>	с	+	+	г

Примечание. Знаком «*» обозначены ярусы: б – кустарниковый, с – травяно-кустарниковый, d – моховой; im – им-матурные растения. Экспозиция склона: з – западная, с – северная, св – северо-восточная, сз – северо-западная, ю – юж-ная, юв – юго-восточная, юз – юго-западная. Часть склона: в – верхняя, н – нижняя, п – приводораздельная, с – средняя.

Отмечены в одном описании: *Abietinella abietina* d 15 (2), *Acer campestre* б 14 (г), *A. platanoides* (im.) с 14 (г), *Aconitum nemorosum* с 1 (+), *Agrostis capillaris* с 20 (+), *Amygdalus nana* б 10 (+), *Anthemis tinctoria* с 18 (г), *Anthriscus sylvestris* с 19 (г), *Arenaria serpyllifolia* с 25 (г), *Arrhenatherum elatius* с 14 (+), *Artemisia absinthium* с 21 (г), *A. campestre* с 15 (+), *Asperula cynanchica* с 6 (+), *Ballota nigra* с 6 (+), *Briza media* с 11 (+), *Camelina microcarpa* с 18 (г), *Campanula glomerata* с 19 (+), *C. trachelium* с 25 (г), *Caragana arborescens* (im.) с 1 (г), *Carlina biebersteinii* с 25 (г), *Chenopodium album* с 19 (г), *Cirsium pannonicum* с 16 (+), *C. setosum* с 18 (г), *Clematis recta* с 4 (г), *Cornus sanguinea* б 5 (+), *Corylus avellana* б 11 (г), *Draba sibirica* с 1 (1), *Euonymus europaea* б 16 (1), *E. verrucosa* (im.) с 18 (г), *Frangula alnus* б 15 (1), *Galium octonarium* с 20 (г), *G. rubioides* с 18 (+), *Gentiana cruciata* с 17 (г), *Geranium pratense* с 19 (+), *Geum urbanum* с 14 (г), *Hieracium* sp. с 7 (г), *Hyacinthella leucophaea* с 3 (г), *Inula ensifolia* с 16 (+), *Lathyrus*

pallescens с 22 (+), *L. vernus* с 25 (r), *Leonurus quinquelobatus* с 6 (+), *Lotus corniculatus* с 19 (r), *Luzula multiflora* с 11 (r), *Lysimachia nummularia* с 20 (r), *Medicago lupulina* с 23 (r), *Melica nutans* с 23 (r), *M. transsylvanica* с 19 (+), *Oberna behen* с 1 (r), *Oxytropis pilosa* с 17 (r), *Pastinaca sylvestris* с 25 (r), *Phalacrolooma annuum* с 17 (r), *Phleum pratense* с 4 (+), *Pinus sylvestris* b 17 (r), *Potentilla goldbachii* с 11 (r), *Pteridium pinetorum* с 19 (+), *Sedum telephium* с 24 (r), *Senecio erucifolius* с 21 (r), *S. vernalis* с 8 (r), *Stachys annua* с 19 (r), *Stellaria holostea* с 11 (+), *Stipa capillata* с 15 (+), *S. pulcherrima* с 15 (1), *Thesium arvense* с 8 (r), *Thymus calcareus* с 9 (+), *Torilis japonica* с 24 (r), *Tragopogon dubius* с 23 (r), *Trifolium medium* с 18 (1), *Trinia multicaulis* с 8 (r), *Veronica incana* с 15 (+), *Vicia sepium* с 25 (r), *Viola accrescens* с 15 (r), *Viscaria vulgaris* с 11 (r).

Локализация описаний. Курская область. Горшеченский р-н: оп. 1–3 – в окрестностях д. Ключ (координаты описаний: оп. 1 – 51.529262 с. ш., 37.975860 в. д.; оп. 2 – 51.529125 с. ш., 37.975053 в. д.; оп. 3 – 51.529754 с. ш., 37.975134 в. д.), 13.06.2008; оп. 6 – Центрально-Черноземный заповедник им. проф. В. В. Алёхина, участок Баркаловка, ур. Городное (51.565024 с. ш., 37.677789 в. д.), 9.08.2008; оп. 7–8 – в окрестностях д. Нижние Борки, ур. Петрова балка (оп. 7 – 51.408290 с. ш., 38.084893 в. д.; оп. 8 – 51.408045 с. ш., 38.084609 в. д.), 27.05.2011; оп. 9 – там же (51.407975 с. ш., 38.083715 в. д.), 28.05.2011; оп. 11 – в окрестностях д. Богатырево (51.564635 с. ш., 37.803100 в. д.), 1.06.2012; оп. 12–13 – в окрестностях с. Быково, ур. Сурчины (оп. 12 – 51.599193 с. ш., 37.833251 в. д.; оп. 13 – 51.598517 с. ш., 37.832953 в. д.), 2.06.2012; оп. 20 – в окрестностях д. Ниж. Клещенка (51.507736 с. ш., 37.755531 в. д.), 11.08.2021; оп. 21 – в окрестностях д. Верх. Клещенка (51.596402 с. ш., 37.717484 в. д.), 11.08.2021; оп. 22 – в окрестностях д. Сред. Апочки, ур. Шатилов лог (51.551979 с. ш., 37.626545 в. д.), 12.06.2022; оп. 23–24 – в окрестностях д. Богатырево, ур. Частая дубрава (оп. 23 – 51.551979 с. ш., 37.626545 в. д.; оп. 24 – 51.603431 с. ш., 37.814026 в. д.), 25.06.2022. Мантуровский р-н: оп. 10 – Центрально-Черноземный заповедник им. проф. В. В. Алёхина, участок Букреевы Бармы, ур. Покоснево (51.500110 с. ш., 37.346840 в. д.), 1.06.2011; оп. 18 – в окрестностях д. Щиголевка (51.572792 с. ш., 37.339292 в. д.), 1.07.2020; оп. 19 – в окр. д. Кузькино (51.555954 с. ш., 37.265865 в. д.), 3.08.2020; оп. 25 – в окрестностях д. Круглый лес (51.440176 с. ш., 37.308202 в. д.), 7.08.2022. Солнцевский р-н: оп. 4–5 – в окрестностях д. Кулига (оп. 4 – 51.597345 с. ш., 36.750433 в. д.; оп. 5 – 51.596963 с. ш., 36.751506 в. д.), 18.06.2008. Тимский р-н: оп. 14–15 – в окрестностях д. Заломное (оп. 14 – 51.582965 с. ш., 37.206005 в. д.; оп. 15 – 51.581923 с. ш., 37.208889 в. д.), 14.06.2020; оп. 16–17 – в окрестностях д. Лисий колодезь (оп. 16 – 51.605734 с. ш., 37.330272 в. д.; оп. 17 – 51.605073 с. ш., 37.327173 в. д.), 21.06.2020.

Автор описаний – А. В. Полюянов.



Рис. Сообщество ас. *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis*. Фото: А. В. Полюянов.

Fig. Community of ass. *Bupleuro falcati–Salvietum nutantis*. Photo: A. V. Poluyanov.

Ценофлора ассоциации включает в себя 266 видов, в том числе 20 видов деревьев и кустарников. Отмечены 27 редких и охраняемых видов флоры Курской области (Krasnaia..., 2017). Видовое богатство колеблется от 56 до 84 видов на 100 м² (среднее – 68 видов). Индекс гомотонности Н. Passarge (1979), рассчитанный по формуле $Ok = \Sigma (C_{IV+V}) / Ns$, составляет 0,46, что свидетельствует о гомогенности растительности.

Экология и распространение. Фитоценозы описаны на склонах балок различных (преимущественно южных) экспозиций крутизной до 30° и на пологих прибалочных склонах. Являясь экотонными сообществами, они приурочены к опушкам и полянам байрачных дубрав и, как правило, граничат с петрофитными разнотравно-перистоковыльными степями. Почвенный покров представлен эродированными карбонатными чернозёмами, иногда с примесью мелового щебня; нередко подстилающие карбонатные породы выходят на поверхность на слепышинах. Распространены в бассейне верховьев р. Оскол на юго-востоке Курской области (Горшеченский, Мантуровский, Тимский р-ны). Встречаются на участках Центрально-Черноземного заповедника Баркаловка (ур. Городное) и Букреевы Бармы (ур. Покоснево). Как очень редкие (2 описания) отмечены в бассейне верховьев р. Сейм (Солнцевский р-н), находящихся недалеко от истоков Оскола.

Синтаксономическое положение. В ценофлоре ассоциации наиболее полно представлены диагностические виды союза *Geranion sanguinei* и класса *Trifolio-Geranietea sanguinei*. Велика роль видов класса *Festuco-Brometea*, говорящих о значительном остепнении. Наиболее близкой к сообществам *Bupleuro-Salvietum* является асс. *Helictotricho pubescentis-Potentilletum albae* Averinova 2010 (syn. *Euphorbio subtilis-Brachypodietum pinnati* (Averinova 2010) Averinova in Poluyanov et Averinova 2012 nom. inval.), описанная из центральных районов Курской области (Averinova, 2010; Poluyanov, Averinova, 2012). Однако её фитоценозы более мезофитные, в них лучше представлены луговые и опушечно-луговые виды – такие, как *Antoxanthum odoratum*, *Bistorta major*, *Briza media*, *Centaurea jacea*, *Dactylis glomerata*, *Sanguisorba officinalis*, *Lysimachia nummularia*, *Veronica chamaedrys*, *Viscaria vulgaris* и др., отсутствующие или имеющие низкий класс постоянства в сообществах асс. *Bupleuro-Salvietum*. Сравнение с фитоценозами бассейна р. Оскол из Белгородской области (табл. 2) также показывает своеобразие остепнённых опушек Верхнего Поосколья.

Таблица 2

Сокращённая дифференцирующая таблица опушечно-степных сообществ бассейна р. Оскол (Курская и Белгородская области)

Table 2

An abbreviated differential table of syntaxa of the steppe-edge of the Oskol River basin (Kursk and Belgorod Regions)

Синтаксон	1	2	3	4	Синтаксон	1	2	3	4
Количество описаний	25	12	15	9	<i>Iris aphylla</i>	III	V	V	.
Среднее число видов	688	245	550		<i>Inula hirta</i>	II	IV	V	.
Виды, дифференцирующие асс. <i>Bupleurofalcati-Salvietum nutantis</i>					<i>Asparagus officinalis</i>	II	IV	III	.
<i>Salvia nutans</i>	V	.	I	II	<i>Anthriscus sylvestris</i>	I	III	III	.
<i>Bupleurum falcatum</i>	V	.	I	IV	<i>Cirsium setosum</i>	I	III	III	.
<i>Rhamnus cathartica</i>	IV	I	I	I	<i>Draba sibirica</i>	I	III	IV	.
<i>Ajuga genevensis</i>	IV	I	II		<i>Serratula lycopifolia</i>	I	III	V	.
<i>Anthericum ramosum</i>	IV	I	II	.	<i>Veratrum nigrum</i>	I	III	III	.
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	IV	I	II	II	<i>Stipa tirsia</i>	.	III	II	.
<i>Aster amellus</i>	III	.	I	I	Виды, дифференцирующие субасс. <i>L. n.-G. s. campanuletosum persicifoliae</i>				
<i>Carex humilis</i>	III	.	I	.	<i>Dactylis glomerata</i>	II	I	V	I
<i>Genista tinctoria</i>	III	.	I	.	<i>Campanula persicifolia</i>	I	I	V	I
<i>Potentilla heptaphylla</i>	III	.	.	.	<i>C. altaica</i>	II	II	IV	.
Виды, дифференцирующие асс. <i>Lino nervosigeranietum sanguinei</i>					<i>Centaurea scabiosa</i>	II	I	IV	II
<i>Linum nervosum</i>	I	V	IV	.	<i>Clematis integrifolia</i>	I	II	IV	II
<i>Euphorbia subtilis</i>	III	V	V	.	<i>Nepeta pannonica</i>	II	II	IV	.
					<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	.	I	IV	.

Синтаксон	1	2	3	4
<i>Tragopogon orientalis</i>	.	.	III	.
Виды, дифференцирующие асс. <i>Veronico teucrui-Salvietum verticillatae</i>				
<i>Eryngium planum</i>	I	.	.	V
<i>Campanula rapunculoides</i>	II	I	I	V
<i>Centaurea jacea</i>	I	I	III	V
<i>Daucus carota</i>	I	.	.	IV
<i>Picris hieracioides</i>	.	.	I	IV
<i>Asperula cynanchica</i>	I	.	.	IV
<i>Xanthoselinum alsaticum</i>	I	.	.	IV
<i>Euphorbia virgata</i>	II	I	.	IV
<i>Cichorium intybus</i>	I	.	.	III
<i>Trifolium medium</i>	I	.	.	III
<i>T. pratense</i>	I	.	.	III

Общие виды, диагностирующие класс

Trifolio-Geranietea sanguinei и подчинённые синтаксоны

<i>Agrimonia eupatoria</i>	V	I	I	V
<i>Anemone sylvestris</i>	III	I	I	II
<i>Campanula bononiensis</i>	III	I	II	I
<i>Clinopodium vulgare</i>	II	.	I	III
<i>Fragaria viridis</i>	V	V	V	V
<i>Galium mollugo</i>	II	I	.	III
<i>Hypericum perforatum</i>	III	II	III	V
<i>Inula salicina</i>	II	II	II	II
<i>Knautia arvensis</i>	V	IV	V	III
<i>Origanum vulgare</i>	II	I	I	II
<i>Primula veris</i>	II	II	IV	III
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	III	III	V	II
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	V	I	III	V
<i>Securigera varia</i>	IV	II	V	V
<i>Solidago virgaurea</i>	II	.	I	III
<i>Stachys officinalis</i>	II	IV	IV	II
<i>Thalictrum minus</i>	IV	V	V	I
<i>Trifolium alpestre</i>	II	III	V	II
<i>Verbascum lychnitis</i>	II	I	I	III
<i>Veronica chamaedrys</i>	II	II	I	II
<i>V. teucrum</i>	III	.	III	IV
<i>Vicia tenuifolia</i>	I	V	V	II
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	IV	IV	III	II

Примечание. Синтаксоны: 1 – асс. *Bupleuro falcati-Salvietum nutantis* ass. nov. (Курская область); 2 – субасс. *Lino nervosi-Geranium sanguinei typicum* (Белгородская область); 3 – субасс. *L. n.-G. s. campanuleto-nervosi-persicifoliae* (Белгородская область); 4 – асс. *Veronico teucrui-Salvietum verticillatae* (Белгородская область). Серой заливкой выделены дифференцирующие виды синтаксонов.

По сравнению с асс. *Lino nervosi-Geranium sanguinei*, в сообществах *Bupleuro-Salvietum*, приуроченных к эродированным склонам с близким залеганием карбонатных пород, возрастает роль *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Bupleurum falcatum*, *Carex humilis*, *Salvia nutans* – видов, относимых В. И. Радыгиной к факультативным кальцефитам (Radygina, 2002). Изредка в них встречаются кальцефитные полукустарнички, характерные для сообществ тимьянниковых степей и меловых обнажений Верхнего Поосколья: *Helianthemum nummularium*, *Onosma simplicissima*, *Thymus calcareus*. Для сообществ асс. *Veronico teucrui-Salvietum verticillatae* характерно наличие группы сорно-степных и опушечно-луговых видов – *Centaurea jacea*, *Cichorium intybus*, *Daucus carota*, *Picris hieracioides*, *Trifolium medium* и др.

Список литературы

- [Averginova] Аверинова Е. А. 2010. Травяная растительность бассейна р. Сейм (в пределах Курской области). Брянск. 351 с.
 [Averginova] Аверинова Е. А. 2012. Остепнённые луга и опушки северных районов Белгородской области // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2012. Курск. С. 107–115.

Синтаксон	1	2	3	4
<i>Viola hirta</i>	V	IV	V	V
<i>Amoria montana</i>	III	I	II	.
<i>Carex michelii</i>	V	III	IV	.
<i>Euphorbia semivillosa</i>	II	II	IV	.
<i>Galium tinctorium</i>	IV	V	IV	.
<i>Geranium sanguineum</i>	IV	V	V	.
<i>Melampyrum cristatum</i>	I	I	II	.
<i>Potentilla alba</i>	I	II	II	.

Общие виды, диагностирующие класс

Festuco-Brometea и подчинённые синтаксоны

<i>Adonis vernalis</i>	IV	II	II	III
<i>Elytrogia intermedia</i>	III	V	IV	IV
<i>Festuca valesiaca</i>	IV	IV	V	III
<i>Filipendula vulgaris</i>	V	V	V	III
<i>Galium verum</i>	V	V	V	V
<i>Hypericum elegans</i>	II	.	I	II
<i>Koeleria cristata</i>	I	.	I	I
<i>Medicago falcata</i>	IV	.	I	V
<i>Onobrychis arenaria</i>	II	.	I	III
<i>Phleum phleoides</i>	II	I	I	.
<i>Phlomis tuberosa</i>	III	V	IV	II
<i>Poa angustifolia</i>	V	V	V	III
<i>Salvia pratensis</i>	IV	II	III	IV
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	II	.	I	IV
<i>Seseli annuum</i>	IV	.	II	III
<i>Stachys recta</i>	IV	III	V	III
<i>Stipa pennata</i>	V	V	V	III
<i>Thymus marschallianus</i>	II	II	II	I

Общие виды, диагностирующие класс

Molinio-Arrenatheretea

<i>Bromopsis inermis</i>	II	V	IV	IV
<i>Carex praecox</i>	II	IV	II	I
<i>Elytrogia repens</i>	I	.	I	I
<i>Festuca pratensis</i>	II	.	II	II
<i>Galium boreale</i>	III	II	IV	.
<i>Leucanthemum vulgare</i>	III	.	I	II
<i>Plantago media</i>	II	.	I	II
<i>Rumex thyrsiflorus</i>	I	III	I	.
<i>Stellaria graminea</i>	II	I	II	.
<i>Taraxacum officinale</i>	II	I	I	I

[Averinova] *Аверинова Е. А.* 2022. Изученность травяной растительности ряда заповедников Среднерусской возвышенности с позиции эколого-флористической классификации // Сто лет охраны: уроки заповедания. Воронеж. С. 94–105.

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Wien; N.-Y. 865 S.

[Cherepanov] *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья '95. 990 с.

[Krasnaia...] Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. 2017. Калининград; Курск. 380 с.

[Maevskii] *Маевский П. Ф.* 2014. Флора средней полосы европейской части России. М.: Тов. науч. изд. КМК. 635 с.

Passarge H. 1979. Über vikariierende *Trifolio-Geranietea*-Gesellschaften in Mitteleuropa // Feddes Repertorium. B. 90. H. 1–2. S. 51–83.

[Poluyanov] *Полюянов А. В.* 2012. Опушечно-степные сообщества участков Ямская степь и Лысые горы заповедника «Белогорье» // Изв. СамНЦ РАН. Т. 14. № 1 (4). С. 1096–1099.

[Poluyanov, Averinova] *Полюянов А. В., Аверинова Е. А.* 2012. Травяная растительность Курской области (синтаксономия и вопросы охраны). Курск. 276 с.

[Poluyanov, Dorofeeva] *Полюянов А. В., Дорофеева П. А.* 2015. Синтаксономия растительных сообществ с участием видов рода *Stipa* L. в Белгородской, Курской и Орловской областях // Ковыли и ковыльиные степи Белгородской, Курской, Орловской областей: кадастр сведений, вопросы охраны. Курск. С. 306–340.

[Radygina] *Радыгина В. И.* 2002. Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы её истории: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 48 с.

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. V. 24 (1). e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>

References

Averinova E. A. 2010. Travyanaia rastitelnost basseina r. Seim (v predelach Kurskoi oblasti) [Grass vegetation of the Seim River basin (within the Kursk Region)]. Bryansk. 351 p. (In Russian)

Averinova E. A. 2012. Ostepennyye luga i opuchki severnykh raionov Belgorodskoi oblasti [Steppe meadows and edges of the northern regions of the Belgorod Region] // Flora i rastitelnost' Centralnogo Chernozemya – 2012. Kursk. P. 107–115. (In Russian)

Averinova E. A. 2022. Isuchennost travyanoi rastitelnosti ryada zapovednikov Srednerusskoi vozvichennosti s pozitsii ekologo-floristicheskoi klassifikatsii [Study of the grass vegetation of a number of reserves of the Middle Russian Upland from the perspective of the Braun-Blanquet approach] // Sto let ochrani: uroki zapovedania. Voronezh. P. 94–105. (In Russian)

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien; N.-Y., 1964. 865 S.

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)]. St. Petersburg: Mir i semia '95. 990 p. (In Russian)

Krasnaia kniga Kurskoi oblasti: redkie i ischeyayuchie vidy zhivotnich, rastenii i gribov [Red Data Book of the Kursk Region: rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 2017. Kaliningrad; Kursk. 380 p. (In Russian)

Maevskii P. F. 2014. Flora srednei polosi evropeiskoi chasti Rossii [Flora of the central zone of the European part of Russia]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 635 p. (In Russian)

Passarge H. 1979. Über vikariierende *Trifolio-Geranietea*-Gesellschaften in Mitteleuropa // Feddes Repertorium. B. 90. H. 1–2. S. 51–83.

Poluyanov A. V. 2012. Opuchechno-stepnyye soobchestva uchastkov Yamskaya step i Lysie gory zapovednika «Belogorye» [Forest-steppe communities of the Yamskaya Steppe and Lysie gory of the Belogorye Nature Reserve] // Izv. SamNTs RAN. V. 14. № 1 (4). P. 1096–1099. (In Russian)

Poluyanov A. V., Averinova E. A. 2012. Travyanaya rastitel'nost' Kurskoi oblasti (sintaksonomiya i voprosy okhrany) [Grass vegetation of the Kursk Region (syntaxonomy and issues of protection)]. Kursk. 276 p. (In Russian)

Poluyanov A. V., Dorofeeva P. A. 2015. Sintaksonomiya rastitel'nykh soobchestv s uchastiem vidov roda *Stipa* L. v Belgorodskoi, Kurskoi i Orlovskoi oblasti [Syntaxonomy of plant communities with the participation of species of the genus *Stipa* L. in the Belgorod, Kursk and Oryol Regions] // Kovili i kivilnye stepi Belgorodskoi, Kurskoi i Orlovskoi oblasti: kadastr svedenii, voprosy ochrani. Kursk. P. 306–340. (In Russian)

Radygina V. I. 2002. Kaltsefilnaia flora Srednerusskoi i Privolschskoi vozvichennosti i nekotorye voprosi ee istorii [Calciphylous flora of the Middle Russian and Volga Uplands and some issues of its history]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Moscow. 48 p. (In Russian)

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. V. 24 (1). e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>

Сведения об авторах

Полюянов Александр Владимирович
д. б. н., профессор кафедры биологии и экологии
ФГБОУ ВО «Курский государственный университет», Курск
E-mail: Alex_Pol_64@mail.ru

Poluyanov Aleksander Vladimirovich
Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of biology and ecology
Kursk State University, Kursk
E-mail: Alex_Pol_64@mail.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.5+581.15+502.75

СООБЩЕСТВА КЛАССА *CRATAEGO–PRUNETEA* Тх. 1962 NOM. CONSERV. PROPOS. В СТЕПНОЙ ЧАСТИ БАСЕЙНА Р. ДОН

© Т. А. Соколова¹, О. Ю. Ермолаева²
T. A. Sokolova¹, O. Yu. Ermolaeva²

Communities of the class *Crataego–Prunetea* Тх. 1962 nom. conserv. propos.
in the steppe part of the Don River basin

¹ ФГБУН Южный научный центр РАН

344006, Россия, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, д. 41. Тел.: +7 (909) 416-68-77, e-mail: sta1562@yandex.ru

² ФГАОУ ВО «Южный федеральный университет», Академия биологии и биотехнологии им. Д. И. Иванова, кафедра ботаники
344041, Россия, г. Ростов-на-Дону, ул. Ботанический спуск, д. 7. Тел.: +7 (863) 227-57-21, e-mail: oermolaeva@sfedu.ru

Аннотация. В статье представлены результаты классификации кустарниковой растительности класса *Crataego–Prunetea* Тх. 1962 nom. conserv. propos. степной части бассейна р. Дон в пределах Волгоградской и Ростовской областей. Классификация растительности проведена методом Ж. Браун-Бланке на основе 44 геоботанических описаний кустарниковой растительности, выполненных авторами в 2011–2023 гг. В том числе в анализ были включены 8 описаний из фитоценоз, выполненные Г. М. Зозулиным в 1960–1980-х гг. в тех же регионах. Установлены 4 ассоциации: *Prunetum spinosae* R. Тх. 1952, *Prunetum fruticosae* Dziubałowski 1926, *Pruno stepposae–Aceretum tatarici* Fitsailo 2007, *Poo angustifoliae–Aceretum tatarici* ass. nov. в составе 3 союзов. Проведено сравнение флористического состава ассоциаций класса *Crataego–Prunetea* из разных регионов.

Ключевые слова: синтаксономия, кустарниковые сообщества, юг европейской части России, Волгоградская, Ростовская области.

Abstract. The article presents the results of the classification of shrub vegetation of the class *Crataego–Prunetea* Тх. 1962 nom. conserv. propos. in the steppe part of the Don River basin located within the Volgograd and Rostov Regions. Vegetation classification was carried out by the Braun-Blanquet approach based on 44 relevés of shrub vegetation performed by the authors in 2011–2023. In particular, the analysis included 8 relevés from the phytocenosis by G. M. Zozulin in the 1960s and 1980s in the same regions. 4 associations were identified: *Prunetum spinosae* R. Тх. 1952, *Prunetum fruticosae* Dziubałowski 1926, *Pruno stepposae–Aceretum tatarici* Fitsailo 2007, *Poo angustifoliae–Aceretum tatarici* ass. nov. within the 3 alliances. The comparison of the floristic composition of associations of different regions of the class *Crataego–Prunetea* is carried out.

Keywords: syntaxonomy, shrub communities, the South of the European part of Russia, Volgograd Region, Rostov Region.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-72-90

Введение

Классификации кустарниковой растительности на юге европейской части России посвящено небольшое количество научных публикаций, которые связаны с изучением степных и лесных сообществ. Кустарниковые фитоценозы этого региона ранее были охарактеризованы с позиций доминантной классификации Г. М. Зозулиным (Zozulin, 1992), который выделял формации чернокленовников, терновников, вишарников, миндальников, спирейников, боярышников, дерезняков и можжевельников, а в качестве наиболее распространённой формации отметил терновники.

В 2011–2023 гг. авторы проводили флористико-геоботанические исследования в Волгоградской и Ростовской областях в степной части бассейна р. Дон. В настоящей статье впервые на основе метода Ж. Браун-Бланке охарактеризованы кустарниковые сообщества класса *Crataego–Prunetea* Тх. 1962 nom. conserv. propos. этого региона.

Природные условия района исследования

Территория исследований расположена на юго-востоке европейской части России в пределах Волгоградской и Ростовской областей (рис. 1).



Рис. 1. Район исследования и локализация геоботанических описаний кустарниковых сообществ.

Fig. 1. Study area and localization of relevés of shrub communities.

Бассейн р. Дон в пределах степной зоны включается в единую климатическую область юго-востока и делится на три района. *Северо-западный* (восточная граница проходит по водоразделу рр. Медведица и Иловля, наиболее открыт для западной влажной адвекции. Все лесные массивы степной части бассейна р. Дон расположены именно в этом районе. *Юго-восточный* район, территориально связанный с тёмно-каштановыми почвами, характеризуется резким возрастанием континентальных восточных влияний. В этом районе лесные участки очень редки и фрагментированы. Третий район – *междуречье Волги и Дона* – со светло-каштановыми почвами, характеризуется полным безлесием – адвекция воздушных масс полностью не эффективна (Zozulin, 1992). Коэффициент увлажнения – от 0,4–1,0 (Ростовская область) при сумме температур выше 10°C равной 1400–3500° до 0,6–0,8 (Волгоградская) при сумме активных температур 2000–2800° (Chernozemu..., 1983). Общее количество осадков в степной зоне считается недостаточным для успешного формирования лесов, несмотря на высокие индексы, так как здесь характерна высокая испаряемость.

Лесистость территории уменьшается с севера на юг, кустарниковые сообщества в северных районах привязаны к лесным массивам и окаймляют их окраины, занимая промежуточное положение между лесом и степью, удаляясь на юг, они занимают самостоятельные позиции в степи, на дне и склонах балок. Почвы плодородные, большей частью чернозёмные, на склонах балок – вымытый, выщелоченный чернозём, на юго-востоке – каштановые почвы, не пригодные для формирования леса. Чем севернее дубравы находятся от дельты Дона, тем богаче их флористический состав, и меньше степных видов встречается в сообществах.

Рельеф территории преимущественно равнинный, с высотами до 200–300 м н. ур. м. с уклоном на юг, со значительной эрозионной расчленённостью на правобережье р. Дон, с густой сетью речных долин, оврагов и балок, что обуславливает формирование, кроме степной, и других типов растительности. Приподнятые участки выражены в виде возвышенностей – Среднерусской, отделённой от неё Калачской и Приволжской, которую на юге продолжает Ергенинская возвышенность (Khrustalev et al., 2002).

Вся территория бассейна р. Дон к югу от впадения в него р. Битюг относится степной зоне, в пределах ботанико-географических Среднедонской и Приазовско-Причерноморской подпровинций Причерноморской степной провинции Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразийской степной области (Isachenko, Lavrenko, 1980). Степи представлены разнотравно-дерновинно-злаковыми сообществами, небольшие участки которых приурочены к непригодным для пахоты склонам балок, речных долин и приводораздельным склонам.

Материалы и методы

Материалом для классификации послужили геоботанические описания кустарниковой растительности, выполненные авторами в 2011–2023 гг. в Волгоградской и Ростовской областях в бассейне р. Дон. Для настоящей работы использованы 44 описания; в том числе 8 из фитоценоария, выполненные Г. М. Зозулиным в 1960–1980-х гг. в этом же регионе.

Проективное покрытие видов дано по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): «г» – единично встречаемый вид, покрытие низкое; «+» – проективное покрытие до 1%; «1» – от 1 до 5%; «2» – от 6 до 25%; «3» – от 26 до 50%; «4» – от 51 до 75%; «5» – выше 75%. Баллы в описаниях Г. М. Зозулина

Соответствие шкал Г. М. Зозулина и Ж. Браун-Бланке

Таблица 1

Table 1

Correspondence of the scales by G. M. Zozulin and J. Braun-Blanquet

Баллы	Шкала Г. М. Зозулина	Шкала Ж. Браун-Бланке
1	0,1–0,9	г
2	1–2	+
3	3–7	1
4	8–25	2
5	26–49	3
6	50–69	4
7	70–100	5

были трансформированы в соответствии со шкалой Ж. Браун-Бланке (табл. 1).

Геоботанические описания были внесены в базу данных с использованием программы TURBOWIN (Hennekens, 1996). Обработка фитоценологических таблиц осуществлена в программе JUICE (Tichý, 2002). Новые синтаксоны охарактеризованы; их названия даны в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Theurillat et al., 2021). Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995) с некоторыми изменениями в соответствии с базой «The Euro+Med PlantBase» (<https://www.emplantbase.org>).

Результаты исследования

Описанные кустарниковые сообщества отнесены к нескольким ассоциациям, описание которых приведено ниже.

Асс. *Prunetum spinosae* R. Тх. 1952 (табл. 2).

Кустарниковые сообщества с доминированием *Prunus spinosa* лесостепной и степной зон.

Диагностические виды (д. в.): *Prunus spinosa* s. l. (incl. *P. stepposa*) (доминант) + д. в. союза *Berberidion vulgaris* (*Acer campestre*, *Agrimonia eupatoria*, *Asparagus officinalis*, *Berberis vulgaris*, *Euonymus verrucosa*, *Pyrus pyraster*, *Securigera varia*, *Ulmus minor*).

С о с т а в и с т р у к т у р а. Ассоциация объединяет кустарниковые сообщества с доминированием *Prunus spinosa* высотой от 1 до 4 м. В ярусе кустарников обычны *Rosa canina*, *Rhamnus cathartica* и *Crataegus rhipidophylla* (= *C. curvisepala*) с низким обилием. Отмечены невысокие деревья *Acer tataricum*, *Malus sylvestris*, *Pyrus pyraster*, *Ulmus minor*,

которые единичными экземплярами встречаются и в степных сообществах. Зачастую деревья угнетены, их стволы искривлены, покрыты лишайниками, высота не превышает 3–4 м. Сомкнутость терновников высокая, нередко формируются непролазные мертвороковые заросли (рис. 2). Изредка в их составе отмечается чужеземный вид *Acer negundo*, который широко распространён в регионе не только в сообществах нарушенных местообитаний, но и успешно внедряется в естественные, удалённые на значительные расстояния от населённых пунктов.

В травяном ярусе отмечены опушечные (*Agrimonia eupatoria*, *Phlomis tuberosa*, *Origanum vulgare*) и степные виды: *Eryngium campestre*, *Festuca valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia* и др. Лесные травянистые растения встречаются редко: *Geum urbanum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Viola suavis*. Виды нарушенных местообитаний (*Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Ballota nigra*, *Cannabis ruderalis*, *Cardaria draba*, *Cichorium intybus*, *Consolida regalis*) встречаются обыкновенно, что объясняется постоянной антропогенной нагрузкой на данных территориях и расположением кустарниковых сообществ среди сельскохозяйственных угодий.

Среднее видовое богатство сообществ – 20 видов.

М е с т о о б и т а н и я . Сообщества занимают склоны балок, примыкают к массивам байрачных, пойменных, аренных (дубравы) лесов. В южных районах встречаются на дне оврагов, долин небольших рек и понижений. Часто терновники окаймляют защитные лесополосы, порой занимая сотни квадратных метров. Особенности биологии (разрастание корней и последовательная замена старых стволиков молодыми приводит к формированию густых зарослей и расширению занимаемых участков – способность к интенсивному вегетативному возобновлению) обуславливают наличие у *Prunus spinosa* эдификаторных свойств, что делает его ключевым видом лесостепного комплекса растительности (Kudryavtsev, 2009). А. Л. Бельгард (Belgard, 1950) указывал на особые микроклиматические и почвенно-грунтовые условия местообитания кустарников. По его мнению, там, где они формируют «бордюры» вокруг опушки леса, происходит снегонакопление, что способствует «освежению» этих позиций и интенсивному выщелачиванию чернозёмных почв.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Сообщества ассоциации широко распространены на территории Ростовской и Волгоградской (по упоминанию Г. М. Зозулина) областей, значительно реже – в юго-восточных районах на границе с Калмыкией. Следуя Г. М. Зозулину (Zozulin, 1992), их распространение на территории региона имеет следующие особенности. В северных и центральных районах они занимают верхние части балочных склонов, водоразделы между ними, выходят на лесные опушки. Южнее и на восток терновники переходят на склоны и дно балок. Терновники на юге региона исследований заходят дальше других кустарниковых и древесных формаций. Такое их распределение связано с лесорастительными условиями региона и напрямую зависит от рельефа и климата местности. Также терновники отмечаются и при пойменных лесах, но гораздо реже. Самые южные терновники состоят из чистых зарослей *Prunus spinosa*.

Ассоциация приводится в России для Белгородской (Semenishchenkov, 2016), Курской (Poluyanov, 2013; Semenishchenkov, 2016), Тульской (Semenishchenkov, Volkova, 2023) областей. В работе А. Ю. Кудрявцева (Kudryavtsev, 2009) перечислены работы с упоминанием терновников в разных регионах России (Воронежская, Липецкая, Пензенская, Ульяновская области; Луганская и Донецкая народные республики). Терновники отмечаются А. Л. Бельгардом (Belgard, 1950) и Т. В. Фицайло (Fitsailo, 2019) для юго-востока Украины.

С и н т а к с о н о м и ч е с к о е п о л о ж е н и е . Ассоциация относится к союзу *Berberidion vulgaris* Вг.-Вл. 1950 [синоним: *Prunion spinosae* Soó 1931 (1940) nom. ambig. rejic. rporos.] в рамках порядка *Prunetalia spinosae* Тх. 1952, которые представляют вторичные древесно-кустарниковые сообщества, часто примыкающие к массивам широколиственных лесов, на хорошо прогреваемых сухих и карбонатных почвах, класса ксерофитной ку-

старниковой растительности неморальной зоны и субсредиземноморских регионов Европы *Crataego-Prunetea* Тх. 1962 nom. conserv. propos.

Синтаксономическое разнообразие. В составе ассоциации нами установлены три варианта. Ниже приведено их описание.

Вар. **typica** (табл. 2, синтаксон 1) представляет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных д. в.

Вар. *Cynanchum acutum* (рис. 3; табл. 2, синтаксон 2).

Д. в.: *Cynanchum acutum*, *Lactuca serriola*, *Urtica dioica* s. l.

Сообщества варианта описаны в Кагальницком р-не Ростовской области в долинообразном понижении, занятом защитной лесополосой, к которой вплотную прилегают кустарниковые сообщества. Окружающая территория занята сельскохозяйственными угодьями. Растения *Cynanchum acutum* создают высокое покрытие и к августу оплетают терн до самого верха.

Вар. *Caragana frutex* (рис. 4; табл. 2, синтаксон 3). Д. в.: *Caragana frutex*.

Сообщества варианта формируются на каменистых почвах Донецкого края. Отличаются высоким видовым богатством – в среднем 30 видов в описании. В ценофлоре многочисленны диагностические виды союзов *Berberidion vulgaris* (*Agrimonia eupatoria*, *Crataegus rhipidophylla*, *Rosa canina*) и *Prunion fruticosae* Тх. 1952 (*Asparagus officinalis*, *Bromopsis riparia*, *Fragaria viridis*, *Melica transsilvanica*, *Thalictrum minus*, *Vicia tenuifolia*).

Таблица 2

Характеризующая таблица асс. *Prunetum spinosae* Тх. 1952

Table 2

Characteristic table of the ass. *Prunetum spinosae* Тх. 1952

Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	К							
ОПП, %:																													
кустарниковый ярус		95	90	95	95	90	95	90	95	60	95	95	95	95	90	60	60	60	60	80									
травяной ярус		15	15	50	40	40	3	30	45	35	50	40	5	40	60	40	90	90	80	80	80								
Количество видов		14	11	19	15	12	12	20	19	15	14	24	15	19	18	23	45	38	16	17	33								
Варианты		1											2			3			1	2	3								
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Prunetum spinosae</i>																													
<i>Prunus spinosa</i>	С	5	5	5	5	5	5	5	3	5	5	5	5	5	5	5	4	3	2	2	5	V	4	V					
Д. в. вар. <i>Cynanchum acutum</i>																													
<i>Cynanchum acutum</i>	D	+	+	4	3	I	4	.		
<i>Urtica dioica</i> s. l.	D	1	1	2	1	1	4	.	
<i>Lactuca serriola</i>	D	1	+	1	1	1	4	.	
Д. в. вар. <i>Caragana frutex</i>																													
<i>Caragana frutex</i>	С	+	+	+	.	.	.	+	
Д. в. союза <i>Berberidion vulgaris</i>																													
<i>Crataegus rhipidophylla</i>	С	r	.	+	r	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	2	+	IV	3	IV	.	.	.		
<i>Agrimonia eupatoria</i>	D	+	.	+	+	+	.	+	+	
<i>Asparagus officinalis</i>	D	1	
<i>Acer campestre</i>	B	
Д. в. союза <i>Prunion fruticosae</i>																													
<i>Thalictrum minus</i>	D	+	+	+	+	.	.	+	+	+	III	2	II	
<i>Bromopsis inermis</i>	D	.	.	3	+	1	II	1	III	
<i>Vicia tenuifolia</i>	D	
<i>Fragaria viridis</i>	D	
<i>Melica transsilvanica</i>	D	
Д. в. союза <i>Lamio purpureae-Acerion tatarici</i>																													
<i>Lamium purpureum</i>	D	+	.	+	+	+	r	+	II	.	.
<i>Acer tataricum</i>	С	
<i>Ulmus minor</i>	B	
Д. в. класса <i>Crataego-Prunetea</i>																													
<i>Rosa canina</i>	С	r	+	r	r	+	.	+	IV	4	V
<i>Rhamnus cathartica</i>	С
<i>Malus sylvestris</i>	B

<i>Euonymus verrucosa</i>	C	2	1	+	I	III		
<i>E. europaea</i>	C	+	.	.	+	I	II
<i>Ligustrum vulgare</i>	C	+	1	+	I	III
<i>Sambucus nigra</i>	C	+	.	.	+	I	II

Д. в. класса *Festuco-Brometea*

<i>Poa angustifolia</i>	D	+	+	.	1	.	.	1	1	1	1	2	.	1	3	2	.	+	III	1	III
<i>Festuca valesiaca</i>	D	+	2	+	1	1	+	1	1	.	3	.	.	2	3	III	1	I
<i>Medicago falcata</i>	D	r	.	.	.	+	.	+	+	II	.	.
<i>Eryngium campestre</i>	D	.	+	+	+	.	+	II	.	.
<i>Achillea setacea</i>	D	+	.	+	+	.	+	II	2	.
<i>Hypericum perforatum</i>	D	+	1	+	+	I	IV	

Д. в. класса *Epilobietea angustifolii*

<i>Galium aparine</i>		.	+	+	+	.	+	+	.	1	+	+	.	1	1	+	1	.	.	III	2	II
<i>Fallopia convolvulus</i>		I	2	.
<i>Melandrium album</i>		+	+	+	.	+	+	II	1	.

Прочие виды

<i>Elytrigia repens</i>	D	+	.	+	+	.	+	.	1	.	+	.	+	1	+	3	2	.	3	IV	3	III	
<i>Geum urbanum</i>	D	+	.	1	.	.	2	.	1	.	+	II	2	.	
<i>Phlomis tuberosa</i>	D	.	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.	II	.	II	
<i>Consolida regalis</i>	D	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	+	II	2	.	
<i>Galium rivale</i>	D	+	.	1	.	+	.	+	1	1	II	3	.	
<i>Tanacetum vulgare</i>	D	+	.	.	1	+	+	1	.	.	II	.	II	
<i>Ballota nigra</i>	D	+	.	1	+	+	+	II	2	I	
<i>Cichorium intybus</i>	D	+	+	+	+	.	.	II	1	II	
<i>Cardaria draba</i>	D	.	2	1	I	.	.	
<i>Phlomis pungens</i>	D	.	.	.	+	+	+	I	2	.	
<i>Lamium amplexicaule</i>	D	.	.	.	+	+	I	.	I	
<i>Artemisia absinthium</i>	D	+	1	+	+	I	2	.		
<i>Artemisia pontica</i>	D	+	I	1	.	
<i>Potentilla impolita</i>	D	+	+	I	.	I	
<i>Glechoma hederacea</i>	D	+	I	1	.	
<i>Aristolochia clematitis</i>	D	1	.	.	.	+	1	I	2	.	
<i>Artemisia vulgaris</i>	D	1	.	1	I	1	.	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	D	2	.	+	I	.	.	
<i>Origanum vulgare</i>	D	+	+	+	.	I	.	II	
<i>Euphorbia stepposa</i>	D	+	+	1	.	.	I	1	II	
<i>Sonchus arvensis</i>	D	+	+	I	2	.	
<i>Salvia tesquicola</i>	D	+	+	+	.	.	I	.	II	
<i>Agropyron cristatum</i>	D	+	1	.	.	I	.	I	
<i>Lavatera thuringiaca</i>	D	r	+	+	+	.	.	I	2	II	
<i>Marrubium praecox</i>	D	1	+	I	2	.	
<i>Echinops ruthenicus</i>	D	r	+	I	2	.	
<i>Galatella rossica</i>	D	r	1	I	2	.	
<i>Alcea rugosa</i>	D	+	+	+	1	.	I	IV
<i>Carex contigua</i>	D	+	1	.	r	I	.	III
<i>Inula aspera</i>	D	+	1	.	r	I	.	III
<i>Campanula bononiensis</i>	D	+	.	.	.	I	.	II
<i>Vincetoxicum scandens</i>	D	+	+	.	.	I	.	II
<i>Melilotus officinalis</i>	D	+	+	.	.	I	.	II
<i>Anthriscus sylvestris</i>	D	+	+	.	.	I	.	II
<i>Achillea millefolium</i>	D	+	1	.	.	I	.	II
<i>Anemone sylvestris</i>	D	+	+	.	.	I	.	II
<i>Centaurea adpressa</i>	D	+	1	.	.	I	.	II
<i>Senecio jacobaea</i>	D	+	1	.	.	I	.	II
<i>Clematis lathyrifolia</i>	D	+	1	.	.	I	.	II
<i>Galatella dracunculoides</i>	D	2	2	.	I	.	II
<i>Aegonychon purpureocaeruleum</i>	D	3	3	.	I	.	II
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	D	+	1	.	I	.	II
<i>Lithospermum officinale</i>	D	+	+	.	I	.	II

Виды, встреченные в одном описании: *Acer negundo* B 9 (+), *Alyssum hirsutum* D 16 (+), *Amygdalus nana* C 20 (+), *Anthriscus cerefolium* D 20 (+), *Artemisia lerchiana* D 8 (+), *Asparagus verticillatus* D 20 (+), *Atriplex species* D 11 (r), *Berberis vulgaris* C 20 (+), *Cannabis ruderalis* D 12 (r), *Carex stenophylla* D 16 (+), *Centaurea orientalis* D 17 (+), *Cerasus fruticosa* C (20 (+), *Cirsium incanum* D 6 (r), *Cucubalus baccifer* D 20 (+), *Cynoglossum officinale*

D 12 (+), *Elaeagnus angustifolia* D 9 (1), *Euphorbia seguierana* D 16 (+), *E. virgata* D 16 (+), *Equisetum hyemale* D 9 (r), *Falcaria vulgaris* D 10 (+), *Fallopia dumetorum* D 20 (+), *Ficaria verna* D 20 (+), *Filipendula vulgaris* D 1 (+), *Fragaria vesca* D 17 (2), *F. viridis* D 16 (3), *Fritillaria ruthenica* D 20 (r), *Galium physocarpum* D 20 (+), *G. ruthenicum* D 16 (+), *G. verum* D 11 (+), *Hieracium echinoides* D 20 (+), *H. umbellatum* D 17 (+), *Inula britannica* D 9 (1), *Lactuca tatarica* D 12 (+), *Lathyrus tuberosus* D 8 (+), *Linaria dulcis* D 11 (r), *Pyrethrum corymbosum* D 20 (+), *Ranunculus illyricus* D 16 (+), *Seseli libanotis* D 16 (+), *Stachys recta* D 20 (+), *Teucrium polium* D 3 (+), *Tulipa biebersteiniana* D 20 (+), *Verbascum blattaria* D 8 (+), *V. phoeniceum* D 11 (+), *Vicia cracca* D 19 (2), *V. villosa* D 8 (+), *Vincetoxicum rossicum* D 16 (+), *Viola arvensis* D 20 (+), *V. suavis* D 7 (+).

Обозначения ярусов и подъярусов (здесь и далее): В – подъярус деревьев второй величины (деревья подъяруса А – первой величины – отсутствуют), С – кустарниковый ярус, Д – травяной ярус. Постоянство приведено по пятибальной шкале: I – вид присутствует, менее чем в 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – в более 80% описаний; для синтаксонов, представленных менее, чем 5 описаниями, приведено количество описаний, в которых присутствует вид.

Локализация описаний. Ростовская область: оп. 1 – Тарасовский р-н, окрестности хут. Н. Митякин, балка Пристенная, окраина байрачного леса, 22.07.2020; оп. 2 – Усть-Донецкий р-н, окрестности хут. Крымский, склоны балки восточной экспозиции, 13.05.2020; оп. 3 – Мясниковский р-н, окрестности с. Чалтырь, вдоль лесополосы, 3.05.2019, оп. 4 – там же, 4.08.2021; оп. 5 – Красносулинский р-н, окрестности хут. Большая Федоровка, вдоль байрачного леса, 4.06.2020; оп. 6 – Аксайский р-н, окрестности п. Щепкин, 17.08.2022; оп. 7 – Тарасовский р-н, окрестности хут. Н. Митякин, 29.08.2020; оп. 8, 11, 13 – Цимлянский р-н, памятник природы «Донской», участок «Островной», западная часть острова, 6.09.2011; оп. 9 – Октябрьский р-н, в 10 км юго-западнее хут. Керчик-Савров, правый берег р. Керчик, 15.05.2014; оп. 10 – Кагальницкий р-н, окрестности хут. Кагальничек, вдоль лесополосы, 15.09.2023; оп. 12 – Цимлянский р-н, окрестности хут. Лозной, на песках, 7.09.2011; оп. 14, 15 – Кагальницкий р-н, окрестности хут. Новоракитный, низина, 15.09.2023; оп. 16, 17 – Куйбышевский р-н, в 1,7 км севернее с. Лысогорка, склон балки Граковой северной экспозиции на правом берегу р. Тузлов, 15.05.2014; оп. 18, 19 – Усть-Донецкий р-н, в 4 км северо-восточнее станицы Раздорской, правый берег р. Дон, балка Кулиничева, 10.05.2020; оп. 20 – Матвеево-Курганский р-н, в 3 км юго-восточнее хут. Ивано-Ясиновка, балка Дубовая, 15.05.2014.

Авторы описаний: оп. 1–8, 10–15 – Т. А. Соколова; оп. 9, 16, 17, 20 – А. Н. Шмараева; 18, 19 – О. Ю. Ермолаева.

Варианты асс. *Prunetum spinosae*: 1 – *typica*, 2 – *Cynanchum acutum*, 3 – *Caragana frutex*.



Рис. 2. Сообщества асс. *Prunetum spinosae*, вар. *typica*. Фото: Т. А. Соколова.

Fig. 2. Communities of the ass. *Prunetum spinosae*, var. *typica*. Photo: T. A. Sokolova.



Рис. 3. Сообщество асс. *Prunetum spinosae*, вар. *Cynanchum acutum*. Фото: Т. А. Соколова.
Fig. 3. Community of the ass. *Prunetum spinosae*, var. *Cynanchum acutum*. Photo: T. A. Sokolova.



Рис. 4. Сообщества асс. *Prunetum spinosae*, вар. *Caragana frutex*. Фото: О. Ю. Ермолаева.
Fig. 4. Communities of the ass. *Prunetum spinosae*, var. *Caragana frutex*. Photo: O. Yu. Ermolaeva.

Природоохранное значение. Сообщества ассоциации обычны для территории исследований. В терновниках отмечены редкие виды растений для Ростовской (Ob utverzhdenni..., 2023) и Волгоградской (Krasnaia..., 2017) областей: *Aegonychon purpureo-caeruleum*, *Anemone sylvestris*, *Clematis lathyrifolia*, *Fritillaria ruthenica*.

Асс. *Prunetum fruticosae* Dziubałowski 1926 (табл. 3, рис. 5).

Сообщества низкорослых кустарников с доминированием *Cerasus fruticosa*.

Д. в.: *Cerasus fruticosa* (доминант), *Asparagus officinalis*, *Bromopsis inermis*, *Vupleurum falcatum*, *Euphorbia virgata*, *Fragaria viridis*, *Prunus spinosa* s. l., *Stachys recta*, *Thalictrum minus*, *Vicia tenuifolia* (Fitsailo, 2019; Sádlo, Chytrý, 2013).

С о с т а в и с т р у к т у р а . Сообщества ассоциации сформированы кустарниками *Cerasus fruticosa* высотой от 50 до 150 см с сомкнутостью 45–95%. Среди других кустарников обычны: *Amygdalus nana*, *Caragana frutex*, *Rosa canina*.

В травостое отмечены термофильные, степные лугово-степные и опушечные виды: *Agrimonia eupatoria*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Eryngium campestre*, *Festuca valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Galium verum*, *Poa angustifolia*, *Salvia nutans*, *Verbascum phlomoides*, *Veronica spicata* и др.

Число видов в одном описании – от 15 до 80, что зависит от влияния лесных и степных ценозов: чем глубже среди степных сообществ встречаются кустарниковые заросли, тем больше видов видов в последних. Среднее видовое богатство сообществ ассоциации – 36 видов.

Э к о л о г и я . Сообщества занимают выровненные пространства, пологие склоны, примыкающие к байрачным дубравам (классы *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 и *Carpino–Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968), где вишня кустарниковая встречается в подлеске (только на склонах южной и юго-западной экспозиций). Удалённых от лесных массивов группировок ассоциации мы не отметили. Следует отметить, что Г. М. Зозулин (Zozulin, 1992) рассматривал вишарники именно как кустарниковые формации и указывал, что «...чистые заросли встречаются редко, наиболее обильны опушечные вишарники в Чертковском и Шолоховском районах ... <Ростовская область>, в остальных районах они встречаются изредка, и степная вишня, подобно тёрну, уходит на склоны балок, но на дне балок встречаются редко. С вишней часто встречаются и другие мелкие кустарники». Почвы – обыкновенные чернозёмы и чернозёмы с признаками выщелачивания.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Сообщества ассоциации распространены в северных районах Ростовской и северо-западных Волгоградской областей. Чистые вишарники отмечены на опушках в центральных (от Миллеровского р-на) и северных районах (чаще), южнее отмечаются редко в примеси с другими видами, в юго-западных районах – на Донском кряже. Согласно литературным данным (Fitsailo, 2008; Kudryavcev, 2009), распространены на территории сопредельных регионов степной и лесостепной зон (Луганская народная республика, Воронежская, Липецкая, Пензенская, Ульяновская области России).

С и н т а к с о н о м и ч е с к о е п о л о ж е н и е . Ассоциация относится к союзу *Prunetum fruticosae* Тх. 1952, объединяющему субконтинентальные и континентальные



Рис. 5. Сообщество асс. *Prunetum fruticosae*.

Фото: Т. А. Соколова.

Fig. 5. Community of the ass. *Prunetum fruticosae*.

Photo: T. A. Sokolova.

кустарниковые сообщества степной и лесостепной зон Центральной и Восточной Европы. Д. в. союза: *Asparagus officinalis*, *Bromopsis inermis*, *Bupleurum falcatum*, *Cerasus fruticosa*, *Euphorbia virgata*, *Fragaria viridis*, *Geranium sanguineum*, *Prunus spinosa* s. l., *Stachys recta*, *Thalictrum minus*, *Vicia tenuifolia* (Sádlo, Chytrý, 2013).

Синтаксономическое разнообразие. В составе ассоциации на исследуемой территории пока не выявлены новые синтаксоны.

Природоохранное значение. Сообщества ассоциации в районе исследования встречаются изредка. В них отмечены редкие виды растений для Ростовской (Ob utverzhdenii..., 2023) и Волгоградской (Krasnaia..., 2017) областей: *Bellevalia sarmatica*, *Clematis integrifolia*, *C. lathyrifolia*, *Fritillaria ruthenica*, *Gladiolus tenuis*, *Hyacinthella pallasiana*, *Iris pumila*, *Fritillaria ruthenica*, *Linum czerniaevii*, *Paeonia tenuifolia*, *Pedicularis dasystachys*, *Platanthera chlorantha*, *Stipa dasyphylla*, *Stipa pennata*.

Таблица 3

Характеризующая таблица асс. *Prunetum fruticosae* Тх. 1952

Table 3

Characteristic table of the ass. *Prunetum fruticosae* Тх. 1952

Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	К	Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	К
ОПП, %:										<i>Koeleria cristata</i>	D	2	.	.	2	.	.	.	II
древесный ярус		.	10	15	<i>Stipa ucrainica</i>	D	1	.	.	1	.	.	.	II
кустарниковый ярус		90	95	90	65	85	45	50		<i>Salvia nutans</i>	D	2	.	.	2	.	.	II	
травяной ярус		60	10	15	60	15	90	95		<i>Teucrium polium</i>	D	2	.	.	2	.	.	II	
Количество видов		35	16	15	20	17	70	80		<i>Stipa pulcherrima</i>	D	+	.	.	+	.	.	II	
										<i>Euphorbia stepposa</i>	D	2	+	II	
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Prunetum fruticosae</i> и союза <i>Prunion fruticosae</i>										Прочие виды									
<i>Cerasus fruticosa</i>	C	3	5	5	3	5	2	2	V	<i>Elytrigia repens</i>	D	.	1	1	.	+	.	2	III
<i>Caragana frutex</i>	C	4	1	+	.	.	2	2	IV	<i>Origanum vulgare</i>	D	.	+	+	.	.	1	2	III
<i>Amygdalus nana</i>	C	2	1	+	2	.	.	2	IV	<i>Euphorbia semivillosa</i>	D	+	4	2	III
<i>Thalictrum minus</i>	D	2	+	+	2	.	.	2	IV	<i>Stachys officinalis</i>	D	+	2	2	III
<i>Securigera varia</i>	D	2	+	.	+	.	2	2	IV	<i>Vinca herbacea</i>	D	2	1	.	II
<i>Asparagus officinalis</i>	D	.	+	+	.	+	+	1	IV	<i>Galium physocarpum</i>	D	1	2	II
<i>Bromopsis inermis</i>	D	2	.	.	.	1	2	4	III	<i>Hyacinthella pallasiana</i>	D	2	.	.	2	.	.	.	II
<i>Fragaria viridis</i>	D	+	3	2	III	<i>Aster amellus</i>	D	.	+	1	II
<i>Rosa</i> sp.	C	.	+	2	II	<i>Vicia cracca</i>	D	.	+	.	.	.	2	.	II
<i>Prunus spinosa</i> s. l.	C	+	2	II	<i>Trifolium alpestre</i>	D	.	.	+	.	+	.	.	II
Д. в. союза <i>Berberidion vulgaris</i>										<i>Inula germanica</i>	D	.	.	+	.	+	.	.	II
<i>Agrimonia eupatoria</i>	D	.	+	+	.	+	2	2	IV	<i>Salvia verticillata</i>	D	.	.	.	+	.	.	3	II
<i>Filipendula vulgaris</i>	D	.	.	.	+	2	2	III	<i>Inula hirta</i>	D	+	2	.	II	
Д. в. союза <i>Lamio purpureae-Acerion tatarici</i>										<i>Galium verum</i>	D	2	2	II
<i>Acer tataricum</i>	C	1	.	1	II	<i>Galatella dracunculoides</i>	D	3	3	II
Д. в. класса <i>Crataego-Prunetea</i>										<i>Vincetoxicum albowanum</i>	D	2	3	II
<i>Pyrus pyraeaster</i>	B	.	+	2	II	<i>Achillea setacea</i>	D	2	2	II
Д. в. класса <i>Festuco-Brometea</i>										<i>Linaria vulgaris</i>	D	2	2	II
<i>Veronica spicata</i>	D	2	+	1	.	.	2	.	III	<i>Allium waldsteinii</i>	D	2	2	II
<i>Paeonia tenuifolia</i>	D	2	.	.	2	.	.	3	III	<i>Hieracium umbellatum</i>	D	2	2	II
<i>Falcaria vulgaris</i>	D	1	.	.	2	.	.	2	III	<i>Amoria montana</i>	D	2	2	II
<i>Hypericum perforatum</i>	D	.	.	+	.	+	.	1	III	<i>Artemisia pontica</i>	D	2	2	II
<i>Phlomis tuberosa</i>	D	.	.	+	.	+	+	.	III	<i>Elytrigia intermedia</i>	D	2	2	II
<i>Festuca valesiaca</i>	D	2	.	.	2	.	.	.	II	<i>Stachys atherocalyx</i>	D	1	2	II
<i>Stipa capillata</i>	D	2	2	II	<i>Lathyrus panonicus</i>	D	1	2	II
										<i>Veronica spuria</i>	D	1	2	II
										<i>Knautia arvensis</i>	D	r	1	II

Виды, встреченные в одном описании: *Alopecurus pratensis* D 6 (1), *Allium decipiens* D 6 (1), *Arabis glauca* D 6 (+), *Artemisia absinthium* D 7 (+), *A. austriaca* D 6 (2), *A. marschalliana* D 1 (1), *Bellevalia sarmatica* D 7 (+), *Bromopsis riparia* D 6 (2), *Calamagrostis epigeios* D 7 (1), *Campanula bononiensis* D 7 (+), *Campanula glomerata* D 7 (+), *Campanula rapunculoides* D 6 (1), *Carex contigua* D 6 (1), *Centaurea apiculata* D 7 (2), *C. carbonata* D 1 (1), *C. jacea* D 7 (+), *C. ruthenica* D 7 (+), *Cephalaria uralensis* D 1 (+), *Chamaecytisus ruthenicus* C 7 (1), *Cichorium intybus* D 7 (+), *Cirsium serrulatum* D 7 (2), *Clematis integrifolia* D 7 (2), *C. lathyrifolia* D 1 (2), *Consolida paniculata* D 7 (2), *Convolvulus*

lus arvensis 7 (+), *C. lineatus* D 1 (1), *Dactylis glomerata* D 6 (+), *Daucus carota* D 7 (+), *Dianthus membranaceus* D 7 (2), *Dictamnus gymnostylis* C 6 (1), *Echium russicum* D 7 (+), *Eremogone longifolia* D 6 (+), *Eryngium campestre* D 7 (+), *E. planum* D 6 (1), *Euphorbia seguierana* D 1 (+), *Euphorbia virgata* D 6 (+), *Fallopia dumetorum* D 7 (+), *Ferula tatarica* D 6 (1), *Ferulago galbanifera* D 6 (+), *Festuca pratensis* D 6 (2), *F. rupicola* D 6 (4), *Fraxinus excelsior* B 2 (+), *Fritillaria ruthenica* D 6 (1), *Galatella villosa* D 6 (2), *Galium humifusum* D 7 (+), *G. octonarium* D 6 (1), *G. pseudorivale* D 6 (1), *G. rubioides* D 4 (1), *Gladiolus tenuis* D 6 (1), *Hieracium echioides* D 6 (+), *H. rossicum* D 1 (+), *Hierochloa repens* D 6 (+), *Hypericum elegans* D 7 (1), *Inula britannica* D 7 (1), *Iris pumila* D 1 (1), *Jurinea stoechadifolia* D 4 (+), *Lactuca chaixii* D 6 (1), *L. serriola* D 7 (2), *Lavatera thuringiaca* D 7 (1), *Linum czerniaevii* D 1 (1), *Linum tenuifolium* D 1 (2), *Linum nervosum* D 6 (2), *Lithospermum officinale* D 7 (1), *Lotus corniculatus* D 7 (2), *Malus sylvestris* B 2 (1), *Medicago romanica* D 7 (+), *Melampyrum arvense* D 6 (1), *Meniocus linifolius* D 1 (2), *Myosotis strigulosa* D 6 (+), *Odontites vulgaris* D 7 (2), *Orphanthella lutea* D 7 (+), *Pedicularis dasystachys* D 6 (+), *Peucedanum oreoselinum* D 5 (+), *Phleum nodosum* D 7 (1), *P. phleoides* D 6 (2), *Picris hieracioides* D 7 (+), *Pimpinella tragioides* D 4 (+), *Plantago urvillei* D 1 (1), *Platanthera chlorantha* D 6 (+), *Poa angustifolia* D 3 (1), *P. compressa* D 6 (2), *P. nemoralis* D 6 (2), *P. pratensis* D 5 (2), *Polygonatum odoratum* D 4 (1), *Potentilla argentea* D 7 (1), *Pyrethrum corymbosum* D 7 (1), *Salvia tesquicola* D 6 (1), *Sanguisorba officinalis* D 7 (+), *Scorzonera mollis* D 1 (1), *Sedum species* D 6 (+), *Senecio grandidentatus* D 7 (+), *Serratula radiata* D 6 (+), *Seseli libanotis* D 4 (2), *Seseli tortuosum* D 7 (1), *Silaum silaus* D 7 (2), *Silene viscosa* D 6 (+), *Stipa dasyphylla* D 6 (1), *S. lessingiana* D 1 (2), *S. pennata* D 4 (1), *Stipa tirsia* D 6 (2), *Swida sanguinea* B 7 (1), *Tanacetum vulgare* D 7 (1), *Trifolium medium* D 7 (2), *Verbascum lychnitis* D 7 (2), *V. orientale* D 7 (2), *Veronica jaccuinii* D 6 (1), *V. verna* D 1 (2), *Vicia tenuifolia* D 7 (+).

Локализация описаний. Ростовская область: оп. 1, 4 – Матвеево-Курганский р-н, в 4 км юго-восточнее хут. Иваново-Ясиновка, балка Дубовая, склон южной экспозиции, 15.05.2014; оп. 2, 3 – Миллеровский р-н, ур. Фоминская дача, окраина у полевой дороги, 19.07.2020; оп. 5 – Миллеровский р-н, окраина байрачного леса, июнь 1965 г.; оп. 6 – Миллеровский р-н, в 4,5 км северо-восточнее хут. Донецкий лесхоз, 16.05.2020; оп. 7 – Чертковский р-н, в 8 км северо-западнее с. Маньково-Калитвенское, балка Киричевская, склон юго-западной экспозиции, 15.07.2022.

Авторы описаний: оп. 1, 4 – А. Н. Шмараева; оп. 2, 3 – Т. А. Соколова; оп. 5 – Г. М. Зозулин; оп. 6, 7 – О. Ю. Ермолаева.

Асс. ***Pruno stepposae–Aceretum tatarici*** Fitsailo 2007 (рис. 6, табл. 4).

Сообщества ксерофитных кустарников с доминированием *Prunus spinosa* s. l. и *Acer tataricum*.

Д. в.: *Acer tataricum* (доминант), *Agrimonia eupatoria*, *Elytrigia repens*, *Prunus spinosa* s. l. (доминант), *Rosa canina*.

С о с т а в и с т р у к т у р а . Сообщества образованы кустарниками *Prunus spinosa* и невысокими деревьями *Acer tataricum* высотой 2–4 м; оба вида являются доминантами в одном ярусе и формируют густые заросли. Изредка отмечены *Lonicera tatarica*, *Malus sylvestris*, *Pyrus pyraeaster*, *Rhamnus cathartica*, *Ulmus minor*, возрастом до 20–30 лет. Многочисленны всходы *Acer tataricum*. Проективное покрытие кустарникового яруса – 40–85%.

Состав травяного яруса разнороден, зависит от возраста сообществ: чем они старше, тем мезофитнее разнотравье. Доминантов нет, отмечены термофильные лесо-опушечные виды: *Agrimonia eupatoria*, *Galium aparine*, *Elytrigia repens*, *Euphorbia semivillosa*, *Ficaria verna*, *Lathyrus tuberosus*, *Origanum vulgare*, *Phlomoidea tuberosa* и др. Проективное покрытие травостоя – 15–85%.

Число видов в одном описании – 14–36; как правило, с увеличением возраста насаждений видов становится больше.

Э к о л о г и я . Сообщества формируются на пологих склонах небольших оврагов, понижений в степи, реже граничат с байрачными лесами. Почвы: каменистые на южных чернозёмах (центральные районы), южные и смытые чернозёмы (склоны балок центральных и северных районов), на глинистых разломах балок и меловых выходах Донецкого кряжа (*Ulmus minor* и *Acer tataricum* здесь в качестве пионеров в древесной растительности).

Р а с п р о с т р а н е н и е . На исследуемой территории сообщества ассоциации описаны в Миллеровском, Обливском, Усть-Донецком р-нах Ростовской области, где формируют небольшие массивы (до нескольких гектаров). Согласно литературным данным (Kudryavtsev, 2009), татарокленовники распространены на территории Приволжской возвышенности, Саратовской области России. Известны и Кировоградской, Николаевской, Одесской областях Украины (Fitsailo, 2007). Следует отметить, что в лесостепной зоне в Курской области (Polupanov, 2013) были описаны древесные сообщества с доминированием *Acer tataricum* и обеднённым флористическим составом, которые были отнесены к базальному сообществу *Acer tataricum* [*Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933]; позднее они были указаны для лесостепной части бассейна Верхнего Днепра (Semenishchenkov, 2016).

Синтаксономическое положение. Ассоциация принадлежит к установленному по описаниям из южной лесостепи и севера степной зоны Правобережья Украины (Кировоградская, Николаевская, Одесская области) (Fitsailo, 2007) и принадлежит союзу *Lamio purpureae–Acerion tatarici* Fitsailo 2007. Там такие сообщества формируются на месте байрачных лесов в разломах горных пород, где создаются благоприятные условия для поселения кустарников и, реже, деревьев. Состав кустарникового яруса сообществ разнообразен: *Acer negundo*, *A. tataricum*, *Crataegus* sp., *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Ligustrum vulgare*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus stepposa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa canina*, *Sambucus nigra*, *Ulmus minor* (подрост), *Viburnum lantana*. В травостое наблюдается высокая доля степных видов, но характерно преобладание лесных мезофитов: *Chelidonium majus*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Lamium purpureum*, *Viola hirta* (Fitsailo, 2012). В травяном ярусе хотя и присутствуют степные виды, наблюдается господство лесных мезофитов. Д. в. союза: *Acer tataricum*, *Crataegus leiomonogyna* (*C. monogyna* s. l.), *Rosa canina*, *Hylotelephium telephium* (= *Sedum telephium*), *Lamium purpureum*, *Quercus robur*, *Ulmus minor*. В отношении данного союза есть некоторые номенклатурные проблемы, которые в настоящей статье не обсуждаются.

Синтаксономическое разнообразие. В составе ассоциации на исследуемой территории пока не выявлены новые синтаксоны.

Таблица 4

Характеризующая таблица асс. *Pruno stepposae–Aceretum tatarici*

Table 4

Characteristic table of the ass. *Pruno stepposae–Aceretum tatarici*

Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	К	Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	К	
ОПШ, %:											Прочие виды											
древесный ярус		5	15	15	3	5	8	5	10		<i>Origanum vulgare</i>	D	+	1	1	1	.	.	+	.	IV	
кустарниковый ярус		60	45	50	60	85	55	75	40		<i>Galium aparine</i>	D	.	.	.	1	+	2	2	4	IV	
травяной ярус		60	60	50	30	15	85	65	65		<i>Ballota nigra</i>	D	+	.	.	2	.	.	1	+	III	
Количество видов		19	28	32	36	15	21	15	14		<i>Ficaria verna</i>	D	.	2	1	.	.	.	+	+	III	
Диагностические виды (д.в.) асс. <i>Pruno stepposae–Aceretum tatarici</i>											<i>Euphorbia semivillosa</i>											
<i>Acer tataricum</i>	C	4	2	2	2	5	3	5	3	V	<i>Poa pratensis</i>	D	1	1	.	.	II	
<i>Prunus spinosa</i> s. l.	C	2	2	2	2	1	1	+	1	V	<i>Tanacetum vulgare</i>	D	2	+	.	.	II	
<i>Elytrigia repens</i>	D	2	.	+	1	1	.	.	.	III	<i>Aristolochia clematitis</i>	D	2	+	.	+	II	
<i>Agrimonia eupatoria</i>	D	.	1	+	1	II	<i>Myosotis sparsiflora</i>	D	2	1	.	.	II	
Д. в. союза <i>Lamio purpureae–Acerion tatarici</i>											<i>Geum urbanum</i>											
<i>Ulmus minor</i>	B	+	.	.	+	+	2	1	2	IV	<i>Lathyrus tuberosus</i>	D	.	2	1	+	II	
<i>Rosa canina</i>	C	+	.	+	+	+	.	.	.	III	<i>Securigera varia</i>	D	.	1	1	II	
<i>Lamium purpureum</i>	D	.	+	+	2	.	.	+	.	III	<i>Galatella dracunculoides</i>	D	.	1	1	+	II	
<i>Crataegus rhipidophylla</i>	C	.	+	+	4	II	<i>Vicia tenuifolia</i>	D	.	2	1	II	
Д. в. класса <i>Crataego–Prunetea</i>											<i>Echinops sphaerocephalus</i>											
<i>Rhamnus cathartica</i>	C	1	+	.	.	.	+	+	+	IV	<i>Platanthera chlorantha</i>	D	.	2	1	II	
<i>Malus sylvestris</i>	B	+	2	2	III	<i>Hierochloe repens</i>	D	.	2	1	II	
<i>Pyrus pyraister</i>	B	.	2	2	.	.	.	+	+	II	<i>Carex species</i>	D	.	1	1	II	
<i>Lonicera tatarica</i>	C	.	1	1	.	+	.	.	.	II	<i>Rorippa sylvestris</i>	D	.	r	r	II	
<i>Euonymus europaea</i>	C	.	.	+	2	.	+	.	.	II	<i>Poa compressa</i>	D	.	2	1	II	
<i>Caragana frutex</i>	C	+	+	.	II	<i>Echium vulgare</i>	D	.	1	r	II	
Д. в. класса <i>Festuco–Brometea</i>											<i>Agrostis tenuis</i>											
<i>Phlomis tuberosa</i>	D	r	.	.	.	+	1	.	.	II	<i>Pulsatilla pratensis</i>	D	.	r	r	II	
<i>Achillea setacea</i>	D	.	1	1	.	.	+	.	.	II	<i>Veronica chamaedrys</i>	D	.	1	1	II	
<i>Fragaria viridis</i>	D	.	3	3	II	<i>Heracleum sibiricum</i>	D	.	1	1	.	.	.	+	.	II	
<i>Adonis wolgensis</i>	D	.	.	+	+	II	<i>Anthriscus sylvestris</i>	D	.	.	.	1	.	.	.	2	II	
<i>Poa angustifolia</i>	D	.	.	.	2	+	.	.	.	II	<i>Rubus caesius</i>	C	2	+	.	.	II	
<i>Thalictrum minus</i>	D	+	.	+	.	II	<i>Alliaria petiolata</i>	D	4	3	2	II
											<i>Bromopsis inermis</i>	D	1	.	+	II	

Виды, встречающиеся в одном описании: *Anthriscus cerefolium* D 4 (2), *Artemisia absinthium* D 8 (+), *Asparagus officinalis* D 4 (+), *Campanula bononiensis* D 4 (1), *Cardaria draba* D 4 (2), *Carex melanostachya* D 4 (1), *C. vulpina* D 5 (1), *Chelidonium majus* D 7 (2), *Cirsium oleraceum* D 7 (r), *Corydalis solida* D 4 (2), *Dipsacus sylvestris* D 1 (+), *Dracocephalum thymiflorum* D 6 (r), *Falcaria vulgaris* D 4 (1), *Ficaria verna* D 4 (3), *Gagea minima* D 4 (1),

G. pusilla D 4 (1), *Galium humifusum* D 4 (1), *Inula helenium* D 1 (2), *Knautia arvensis* D 6 (+), *Lactuca chachii* D 8 (+), *Microthlaspi perfoliatum* D 4 (1), *Myosotis arvensis* D 4 (+), *Nonea pulla* D 6 (+), *Phlomis hybrida* D 4 (1), *Potentilla erecta* D 6 (+), *Ranunculus illyricus* D 6 (r), *Sanguisorba officinalis* D 1 (+), *Scilla sibirica* D 4 (5), *Scorzonera laciniata* D 6 (+), *Spiraea crenata* C 6 (+), *Taraxacum erythrospermum* D 4 (r), *Veronica polita* D 4 (3), *Viola odorata* D 4 (1).

Локализация описаний. Ростовская область: оп. 1, 5–8 – Обливский р-н, пойма, опушка, июль, 1967; оп. 2 – Миллеровский р-н, в 1,3 км северо-западнее хут. Донецкий лесхоз, балка Деркулева, 16.05.2020; оп. 3 – Миллеровский р-н, в 1,5 км северо-западнее хут. Донецкий лесхоз, вершина склона балки Деркулева, 16.05.2020; оп. 4 – Усть-Донецкий р-н, в 5 км северо-восточнее ст. Раздорская, ООПТ «Раздорские склоны», 10.05.2020.

Авторы описаний: оп. 1, 5–8 – Г. М. Зозулин, оп. 2–4 – О. Ю. Ермолаева.

Природоохранное значение. Сообщества ассоциации в районе исследования встречаются нечасто. В терновниках с клёном татарским отмечены редкие виды растений для Ростовской (Ob utverzhdenii..., 2023) и Волгоградской (Krasnaia..., 2017) областей: *Bellevalia sarmatica*, *Platanthera chlorantha*, *Pulsatilla pratensis*.

Асс. *Poo angustifoliae*–*Aceretum tatarici* ass. nov. (табл. 5, рис. 7)

Древесно-кустарниковые остепнённые сообщества с доминированием *Acer tataricum* (рис. 7).

Номенклатурный тип (*holotypus*): табл. 5, оп. 9; Ростовская область, Верхнедонской р-н, окраина урочища «Каменный лес»; дата описания: 19.07.2018; автор описания – Т. А. Соколова.

Д. в.: *Acer tataricum*, *Alliaria petiolata*, *Aristolochia clematitis*, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*.



Рис. 6. Сообщества асс. *Pruno stepposae*–*Aceretum tatarici*. Фото: Т. А. Соколова.

Fig. 6. Communities of the ass. *Pruno stepposae*–*Aceretum tatarici*. Photo: T. A. Sokolova.



Рис. 7. Сообщество асс. *Poo angustifoliae*–*Aceretum tatarici*. Фото: Т. А. Соколова.

Fig. 7. Community of the ass. *Poo angustifoliae*–*Aceretum tatarici*. Photo: T. A. Sokolova.

Состав и структура. Основу сообществ образует клён татарский в кустарниковом ярусе, высотой до 3–4 м. Изредка отмечены *Acer campestre*, *Ulmus minor*. В кустарниковом ярусе иногда встречаются: *Caragana arborescens*, *Crataegus rhipidophylla*, *Euonymus verrucosa*, *Rhamnus cathartica*, *Swida sanguinea*. Отмечены ювенильные растения и всходы *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, многочисленны всходы клёна *Acer tataricum*. Следует отметить, что *Caragana arborescens* используется при искусственном озеленении и её встреча в татарскокленовниках указывает на молодой возраст насаждений. Проективное покрытие кустарникового яруса – 40–80%.

В травостое обычны ксерофильные степные виды класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947: *Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia*, *Veronica spicata* и др. Отмечены термофильные диагностические виды союза остепнённых дубрав *Scutellario altissimae-Quercion roboris* Goncharenko in Goncharenko et al. 2020: *Melica picta*, *Phlomis tuberosa*, *Scutellaria altissima*, *Vicia pisiformis*, *Vincetoxicum scandens* (Goncharenko et al., 2020). Проективное покрытие травостоя – до 80%.

Среднее видовое богатство сообществ – 17 видов.

Экология. Сообщества формируются при зарастании степи на границе с лесом и на опушках широколиственных лесов. Образуют полосы и небольшие массивы, примыкающие к широколиственному лесам. Почвы – чернозёмы южные.

Распространение. Сообщества ассоциации описаны в Верхнедонском, Каменском, Константиновском, Тарасовском, Усть-Донецком и Шолоховском р-нах Ростовской области.

Синтаксономическое положение. Сообщества данной ассоциации представляют собой промежуточную стадию на пути формирования остепнённых древесных сообществ союза *Scutellario altissimae-Quercion roboris*. Отличие от известных ассоциаций союза *Lamio purpureae-Acerion tatarici* – высокая константность некоторых термофильных ксерофильных видов, в том числе диагностических видов ассоциации.

Синтаксономическое разнообразие В составе ассоциации на исследуемой территории пока не выявлены новые синтаксоны.

Природоохранное значение. Сообщества данной ассоциации на территории района исследования встречаются чаще предыдущей. В них отмечен редкий вид для Ростовской (Ob utverzhdenii..., 2023) и Волгоградской (Krasnaia..., 2017) областей: *Bellevalia sarmatica*.

Таблица 5

Характеризующая таблица асс. *Poa angustifoliae-Aceretum tatarici* ass. nov.

Table 5

Characteristic table of the ass. *Poa angustifoliae-Aceretum tatarici* ass. nov.

Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	К
ОПП, %		8	.	1	.	.	.	5	.	5	5
кустарниковый ярус		407540855030706065									
травяной ярус		30825252520801515									
Число видов		111018152016172322									
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Poa angustifoliae-Aceretum tatarici</i> ass. nov.											
<i>Acer tataricum</i>	C	2	5	3	5	3	2	3	4	4	V
<i>Poa angustifolia</i>	D	.	1	3	2	+ 2	.	.	+	+	V
<i>Aristolochia clematitis</i>	D	+ 1	.	.	.	1	2	+	+	+	IV
<i>Alliaria petiolata</i>	D	.	2	3	.	.	.	+	+	2	III
<i>Festuca valesiaca</i>	D	.	.	+	+	2	1	.	.	+	III
Д. в. союза <i>Lamio purpureae-Acerion tatarici</i>											
<i>Rosa canina</i>	C	.	.	r	r	+ 1	III
<i>Ulmus minor</i>	B	1	1	+	.	II
<i>Lamium purpureum</i>	D	+	II
Д. в. класса <i>Crataego-Prunetea</i>											
<i>Euonymus verrucosa</i>	C	2	2	+	+	III
<i>Quercus robur</i>	Ju	.	.	.	+	2	.	.	+	+	III
<i>Crataegus rhipidophylla</i>	C	.	1	+	+	II
<i>Caragana frutex</i>	C	1	.	1	.	.	II
<i>Pyrus pyraeaster</i>	B	.	.	r	II
<i>Cornus sanguinea</i>	C	1	.	.	+	II
<i>Acer campestre</i>	B	2	+	+	II
<i>Rhamnus cathartica</i>	C	.	r	+	+	II
<i>Caragana arborescens</i>	C	.	.	2	1	2	II
<i>Fraxinus excelsioris</i>	Ju	+	+
Номер описания											
<i>Amygdalis nana</i>	C	+
Д. в. класса <i>Festuco-Brometea</i>											
<i>Veronica spicata</i>	D	.	.	.	+	+	.	.	+	+	III
<i>Phlomoides tuberosa</i>	D	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+
<i>Eryngium campestre</i>	D	.	.	.	+	+	+	.	.	.	II
<i>Verbascum phoenicium</i>	D	.	.	.	+	+	II
<i>Thymus marschallianus</i>	D	+	2	.	.	.	II
<i>Euphorbia stepposa</i>	D	.	.	.	+	+	II
<i>Phleum phleoides</i>	D	.	.	.	+	II
<i>Fragaria viridis</i>	D	2	.	+	+
Прочие виды											
<i>Lactuca chaixii</i>	D	+	+	+	+
<i>Vincetoxicum scandens</i>	D	+	+	+
<i>Galium aparine</i>	D	+	+	+	+
<i>Ballota nigra</i>	D	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+
<i>Scutellaria altissima</i>	D	+	+
<i>Geum urbanum</i>	D	+	II
<i>Ranunculus illyricus</i>	D	.	.	.	+	+	1	.	.	.	II
<i>Melandrium album</i>	D	.	.	.	+	II
<i>Carex contigua</i>	D	.	.	.	+	II
<i>Vicia pisiformis</i>	D	+	+
<i>Viola hirta</i>	D	+	+
<i>Melica picta</i>	D	2	4	2	.
<i>Dactylis glomerata</i>	D	+	r	+
<i>Chamaecytisus ruthenica</i>	C	1	+
<i>Senecio jacobaea</i>	D	.	.	.	+	1	II

Виды, встреченные в одном описании: *Adoxa moschatellina* D 7 (+), *Achillea millefolium* D 5 (+), *Bellevalia sarmatica* D 6 (1), *Carex muricata* D 2 (r), *Chelidonium majus* D 7 (+), *Cystopteris fragilis* D 1 (r), *Euphorbia semivillosa* D 7 (+), *Fallopia convolvulus* D 2 (r), *Filipendula vulgaris* D 6 (+), *Galatella dracunculoides* D 6 (2), *Glechoma hederacea* D 7 (1), *Hesperis rycnotricha* D 6 (+), *Iris halophila* D 6 (+), *Lapsana communis* D 8 (+), *Melampyrum pratense* D 6 (+), *Myosotis micrantha* D 5 (1), *Poa nemoralis* D 1 (2), *Polygala comosa* D 6 (+), *Potentilla impolita* D 3 (1), *Rubus caesius* C 8 (+), *Scorzonera stricta* D 5 (r), *Seseli libanotis* D 6 (2), *Stipa capillata* D 3 (1), *Stipa lessingiana* D 5 (1), *Trifolium arvense* D 4 (r), *Viola suavis* D 2 (r).

Локализация описаний. Ростовская область: оп. 1 – Константиновский р-н, нижняя часть склона, июль 1967 г.; оп. 2 – Каменский р-н, отвешка балки, июль 1967 г.; оп. 3, 4, 5 – Каменский р-н, окрестности г. Донецк, 16.05.2019; оп. 6 – Усть-Донецкий р-н, в 2 км севернее хут. Каныгин, балка Медвежья, пологая часть склона северной экспозиции; оп. 7 – Шолоховский р-н, окрестности хут. Нижнекривской, приопушечные заросли, июль 1967 г.; оп. 8 – Тарасовский р-н, окрестности хут. Н. Митякин, склон балки Пристенная северной экспозиции, 29.08.2020; оп. 9 – Верхнедонской р-н, окрестности хут. Красноармейский, пологий склон балки Каменный лес, 19.07.2018.

Авторы описаний: оп. 1, 2, 7 – Г. М. Зозулин, оп. 3–5, 8, 9 – Т. А. Соколова, оп. 6 – О. Ю. Ермолаева.

Проведённое сравнение продемонстрировало флористическое своеобразие сообщества анализируемых ассоциаций растительности, несмотря на наличие в их ценофлорах многочисленных общих видов (табл. 6).

Таблица 6

Сокращённая синоптическая таблица ассоциаций класса *Crataego-Prunetea*

Table 6

Abbreviated synoptic table of associations of the class *Crataego-Prunetea*

Синтаксон	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Число описаний		20	7	8	9	10	19	21	7	4	28	6	10
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Prunetum spinosae</i>													
<i>Prunus stepposa</i> / <i>P. spinosa</i>	C	V	II	V	.	I	I	V	V	IV	V	IV	II
Д. в. вар. <i>Cynanchum acutum</i>													
<i>Cynanchum acutum</i>	D	I
<i>Urtica dioica</i> s. l.	D	I	.	.	.	+	I	I	+	.	IV	V	V
<i>Lactuca serriola</i>	D	I
Д. в. вар. <i>Caragana frutex</i>													
<i>Caragana frutex</i>	C	III	IV	II	II	.	I
Д. в. асс. <i>Prunetum fruticosae</i> и союза <i>Prunion fruticosae</i>													
<i>Cerasus fruticosa</i>	C	.	V	+	V	III	I
<i>Amygdalus nana</i>	C	.	IV	.	II	.	I	IV	III
<i>Securigera varia</i>	D	+	IV	+	+	.	.	.
<i>Thalictrum minus</i> (Qp)	D	III	IV	II	.	II	V	III	.
<i>Bromopsis inermis</i>	D	II	III	II	+	+	II	.
<i>Asparagus officinalis</i>	D	III	IV	+	+	.	+	+
<i>Vicia tenuifolia</i>	D	I	I	I	.	.	.	I	.	II	.	II	II
<i>Fragaria viridis</i>	D	I	III	II	II	III	II	III	IV	III	II	.	.
<i>Melica transsilvanica</i>	D	I	II
Д. в. асс. <i>Pruno stepposae-Aceretum tatarici</i>													
<i>Acer tataricum</i>	C	I	II	V	V	V	V	V	.	.	I	.	V
<i>Elytrigia repens</i>	D	IV	III	III	.	+	I	IV	+	+	I	.	.
<i>Agrimonia eupatoria</i> (Qp)	D	III	IV	II	.	.	.	IV	+	.	+	.	+
Д. в. асс. <i>Poo angustifoliae-Aceretum tatarici</i>													
<i>Poa angustifolia</i>	D	III	+	II	V	+	+	III	V	IV	.	.	.
<i>Festuca valesiaca</i>	D	III	II	.	III
<i>Aristolochia clematitis</i>	D	I	.	II	IV	III
<i>Alliaria petiolata</i>	D	+	+	+	III
Д. в. асс. <i>Lamio purpureae-Rhamnetum catharticae</i>													
<i>Rhamnus cathartica</i> (CP)	C	III	.	IV	II	V	II	II	+	+	II	V	III
<i>Viola hirta</i> (Qp)	D	.	.	.	III	.	.	II	+	IV	III	III	II
<i>Lonicera tatarica</i> (CP)	C	.	.	II	III	.	I	.	+	I	.	.	+
<i>Polygonatum odoratum</i> (Qp)	D	.	.	.	IV
<i>Sambucus nigra</i>	C	I	.	.	II	.	II
Д. в. асс. <i>Acerotatarici-Cotinetum coggygriae</i>													
<i>Cotinus coggygria</i> (Qp)	C	V

Синтаксон	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Campanula rapunculoides</i>	D	IV
<i>Polygonatum multiflorum</i>	D	III
Д. в. союза Berberidion vulgaris													
<i>Crataegus rhipidophylla</i>	C	IV + II	II	+	.
<i>Filipendula vulgaris</i>	D	.	III	IV	III	II	.	.
<i>Rosa canina (Lp-At)</i>	C	IV	II	III	III	III	III	III
<i>Berberis vulgaris</i>	C	II
Д. в. союза Lamio purpureae-Acerion tatarici													
<i>Lamium purpureum (Op)</i>	D	II	.	III	II	V	III	III
<i>Ulmus minor</i>	B	I	.	IV	II	II	I	III
<i>Crataegus leiomonogyna</i>	C	V	I	II
<i>Sedum ruprechtii</i>	D	II	II	II
Д. в. класса Crataego-Prunetea (CP)													
<i>Malus sylvestris</i>	B	I	.	III	.	.	I	I
<i>Origanum vulgare (Op)</i>	D	I	III	IV	II	+	.	.
<i>Euonymus verrucosa</i>	C	I	.	III	+	I	.	.	.	I	+	+	.
<i>E. europaea</i>	C	I	.	II	.	II	II	I
<i>Pyrus pyraster</i>	B	.	II	II	II	+
<i>Quercus robur</i>	ju	.	.	II	I	II	III	III
<i>Cornus sanguinea</i>	C	.	.	II	II	.	I
<i>Acer campestre</i>	B	I	.	II
<i>Chamaecytisus ruthenica</i>	C	.	.	+	II	.	.	III	I	I	.	.	.
<i>Fraxinus excelsioris</i>	B	.	+	+	II	.	+
<i>Viburnum lantana</i>	C	II	I	I
<i>Padus avium</i>	I	III	I	.
<i>Crataegus praearmata</i>	C	I
<i>Celtis occidentalis</i>	C	I
<i>Acer negundo</i>	C	I
<i>Spiraea crenata</i>	C	I
<i>Ligustrum vulgare</i>	C	I	.	.	.	+	I	I
Д. в. класса Festuco-Brometea													
<i>Eryngium campestre</i>	D	II	+	.	II
<i>Achillea setacea</i>	D	II	II	II
<i>Euphorbia stepposa</i>	D	I	II	.	II
<i>Veronica spicata</i>	D	.	III	.	III
<i>Paeonia tenuifolia</i>	D	.	III
<i>Falcaria vulgaris</i>	D	.	III	+	.	.	.	I
<i>Hypericum perforatum</i>	D	.	III	+	IV	III	.	.	.
<i>Verbascum phoenicium</i>	D	.	+	.	II
<i>Thymus marschallianus</i>	D	.	.	.	II
<i>Stipa pulcherrima</i>	D	.	II
Д. в. порядка Quercetalia pubescenti-petraea и класса Quercetea pubescentis (Op)													
<i>Phlomis tuberosa</i>	D	II	III	II	III	.	.	.	V	I	II	+	I
<i>Melandrium album</i>	D	II	.	.	II	+	.
<i>Ballota nigra</i>	D	II	.	III	III
<i>Medicago falcata</i>	D	II
<i>Hypericum perforatum</i>	D	I
<i>Lithospermum officinale</i>	D	I	+	II	+
<i>Aegonychon purpureocaeruleum</i>	D	I
<i>Scutellaria altissima</i>	D	.	.	.	III
<i>Vicia pisiformis</i>	D	.	.	.	II
<i>Melica picta</i>	D	.	.	.	II
<i>Dactylis glomerata</i>	D	.	.	.	II	.	.	.	II	+	+	.	.
<i>Ficaria verna</i>	D	.	.	III
<i>Securigera varia</i>	D	.	+	II	.	.	II
Прочие виды													
<i>Geum urbanum</i>	D	II	.	II	II	III	III	IV	III	II	.	V	.
<i>Glechoma hederacea</i>	D	I	.	.	II	I	III	III	.
<i>Galium aparine</i>	D	III	.	IV	III	III	IV	IV	.	I	III	V	.
<i>Galatella dracunculoides</i>	D	I	II	II	+
<i>Tanacetum vulgare</i>	D	+	+	II	III
<i>Lactuca chaxii</i>	D	.	II	+	III

Синтаксон	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Caragana arborescens</i>	C	.	+	.	II	.	.	I
<i>Artemisia absinthium</i>	D	I	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.
<i>Artemisia vulgaris</i>	D	I	+	II	+	+	.
<i>Calamagrostis epigeios</i>	D	I	III	II	.	.
<i>Carex contigua</i>	D	I	II	+	.	.
<i>Vincetoxicum scandens</i>	D	I	.	.	III
<i>Anthriscus sylvestris</i>	D	I	.	II	II	.	+	+	+
<i>Chelidonium majus</i>	D	.	.	.	III	II	IV	IV	V
<i>Rubus idaeus</i>	C	III	.	.
<i>Melica altissima</i>	IV	V	II

Синтаксоны: 1 – асс. *Prunetum spinosae* R. Тх. 1952 (район исследований – далее РИ), 2 – асс. *Prunetum fruticosae* Dziubaltowski 1926 (ПИ); 3 – асс. *Pruno stepposae–Aceretum tatarici* Fitsailo 2007 (ПИ); 4 – асс. *Poo angustifoliae–Aceretum tatarici* ass. nov. (ПИ); 5 – асс. *Lamio purpureae–Rhamnetum catharticae* Fitsailo 2007 (Украина; Fitsailo, 2007); 6 – *Acero tatarici–Cotinetum coggygriae* Fitsailo 2007 (Украина; Fitsailo, 2007); 7 – асс. *Pruno stepposae–Aceretum tatarici* Fitsailo 2007 (Украина; Fitsailo, 2007); 8 – асс. *Prunetum spinosae* R. Тх. 1952 (Тульская область; Semenishchenkov, Volkova, 2023); 9 – асс. *Prunetum fruticosae* Dziubaltowski 1926 (Тульская область; Semenishchenkov, Volkova, 2023); 10 – формация *Pruneta spinosae* (Приволжская возвышенность; Kudryavtsev, 2009); 11 – формация *Rhamneta catharticae* (Приволжская возвышенность; Kudryavtsev, 2009); 12 – формация *Acereta tataricum* (Приволжская возвышенность; Kudryavtsev, 2009).

Обращает на себя внимание значительное остепнение ценофлор синтаксонов с территории лесостепи и степи восточной Украины союзов *Prunetum fruticosae* и *Lamio purpureae–Aceretum tatarici* (Fitsailo, 2007). Различия ценофлор ассоциаций *Pruno stepposae–Aceretum tatarici*, *Lamio purpureae–Rhamnetum catharticae* и *Aceretum tatarici–Cotinetum coggygriae* из Украины с ценофлорой синтаксонами лесостепи Приволжской возвышенности (Kudryavtsev, 2009) указывают на более мезофитный характер последних. Сообщества из юго-восточной лесостепи Тульской области, вероятно, занимают промежуточное положение по составу между степными фитоценозами и лесами класса *Quercetum pubescentis*. Наличие в кустарниковых сообществах видов класса *Quercetum pubescentis* свидетельствует, что, возможно, сообщества класса *Crataego–Prunetum* являются предшественниками первого в лесостепной зоне. В степной же зоне (юг России), оказавшись в более аридных климатических условиях, ценозы класса *Crataego–Prunetum* занимают позиции сообществ класса *Quercetum pubescentis*.

Публикация подготовлена в рамках реализации государственного задания ЮНЦ РАН, гр. проект № 122020100332-8.

Список литературы

- [Belgard] Бельгард А. Л. 1950. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев. 264 с.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.
- [Chernozemy...] Чернозёмы СССР. 1983. М.: АН СССР. 316 с.
- [Cherapanov] Черепанов С. К. 1992. Сосудистые растения России и сопредельных государств. М.: Мир и семья '95. 992 с.
- [Fitsailo] Фицайло Т. В. 2007. *Lamio purpureae–Aceretum tatarici* – новый союз класу *Rhamno–Prunetum* Rivas Goday et Carb. 1961 // Вісник Львівського ун-ту. Сер. біологічна. 2007. Вип. 43. С. 115–125.
- [Fitsailo] Фицайло Т. В. 2008. Синтаксономія чагарникової рослинності (клас *Rhamno–Prunetum* Rivas Goday et Carb. 1961) відділення Луганського природного заповідника Провальський степ // Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова». Т. 10. С. 74–85.
- [Fitsailo] Фицайло Т. В. 2012. Экологическая характеристика союза *Lamio purpureae–Aceretum tatarici* // Изв. СамНЦ РАН. Т. 14. № 1 (6). С. 1572–1576.
- [Fitsailo] Фицайло Т. В. 2014. Кустарниковая растительность Западного Полесья Украины // Современное состояние, тенденции развития, региональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира. Мат. Междунар. науч. конф. (Минск–Нарочь, 23–26 сентября 2014 г.) / Ред. кол. А. В. Пугачевский (гл. ред.). Минск: Экоперспектива, С. 379–382.
- [Fitsailo] Фицайло Т. В. 2019. Чагарникові біотопи заповідника «Кам'яні могили» // Екологічні науки. № 4 (27). С. 181–185.
- Goncharenko I., Semenishchenkov Yu. A., Tsakalos J. L., Mucina L. 2020. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia // Biologia. V. 75. № 3. С. 337–353. DOI: 10.2478/s11756-019-00413-w

- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for imput, processing, and presentation of phytosociological data. Users guide. Lancaster: IB N-DLO, University of Lancaster. 59 c.
- [Isachenko, Lavrenko] Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. 1980. Ботанико-географическое районирование. В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10–20.
- [Khrustalev et al.] Хрусталёв Ю. П., Смагина Т. А., Меринов Ю. Н., Кизицкий М. И., Кутилин В. С., Житников В. Г. 2002. Природа, хозяйство, экология Ростовской области. Ростов-на-Дону: Батайское кн. изд. 445 с.
- [Kudryavtsev] Кудрявцев А. Ю. 2009. Классификация древесно-кустарниковой растительности лесостепного комплекса Приволжской возвышенности // Растительность России. № 15. С. 27–53.
- Moravec J., Balátová-Tuláčková E., Blažková D., Hadač E., Hejny S., Husák Š., Jeník J., Kolbek J., Krahulec F., Kropáč Z., Neuhäusl R., Rybníček K., Řehořek V., Vicherek J. 1995. Rostlinná společenstva České Socialistické Republiky a jejich ohrožení. Litomerice: Severočes. Přír. 206 p.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Garcia R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko 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>
- [Ob utverzhenii...] Об утверждении Перечней (списка) объектов животного и растительного мира, занесённых в Красную Книгу Ростовской области и исключённых из неё. URL: <https://минприродыро.рф/documents/active/284725/?ysclid=lsap82ij6k12261702>. Дата обращения: 6.02.2024.
- [Poluyanov] Полюянов А. В. 2013. Синтаксономия растительности и состав флоры юго-запада Центрального Черноземья как основа ботанико-географического районирования: Дис. ... докт. биол. наук. Брянск. 646 с.
- [Krasnaia...] Красная книга Волгоградской области. Т. 2. Растения и другие организмы. 2017. Воронеж: ООО «Издат-Принт». 268 с.
- Sádl J., Chytrý M., Vítková M., Petřík P., Kolbek J. & Neuhäuslová Z. 2013. Mezofilní a suché křoviny a akátiny (*Rhamno-Prunetea*). In: Chytrý M. (ed.), Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace. Praha: Academia. S. 74–156.
- [Semenishchenkov, Volkova] Семенщченков Ю. А., Волкова Е. М. 2023. Кустарниковые сообщества класса *Crataego-Prunetea* Tx. 1962 nom. conserv. proros. на территории заповедника «Куликово поле» (Тюльская область) // Вестник Тульского гос. ун-та. Междунар. науч. конф. «Изучение и сохранение биоразнообразия», посвящённая 130-летию со Дня рождения учёного-лесоведа И. П. Прякина и 135-летию Крапивинской лесной школы, 20–23 сентября 2023 г. С. 131–139.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International code of phytosociological nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. V. 24. N 1. P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. Veg. Sci. N 13. P. 451–453.
- [Timohin] Тимохин Д. С. 1975. Земля Донская. Ростов-на-Дону. 288 с.
- [Zozulin] Зозулин Г. М. 1992. Леса Нижнего Дона. Ростов-на-Дону. 208 с.

References

- [Belgard] Bel'gard A. L. 1950. Lesnaia rastitel'nost' iugo-vostoka USSR [Forest vegetation of the southeast of the Ukrainian SSR]. Kiev. 264 p. (In Russian)
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.
- [Chernozemy...] Chernozemy SSSR [Chernozems of the USSR]. 1983. Moscow: AN SSSR. 316 p. (In Russian)
- [Cherepanov] Cherepanov S. K. 1992. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and neighboring states]. Moscow: Mir i sem'ia'95. 992 p. (In Russian)
- [Fitsailo] Fitsailo T. V. 2007. *Lamio purpureae–Acerion tatarici* – novii soiuз klasu *Rhamno–Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961 [*Lamio purpureae–Acerion tatarici* – a new alliance of the class *Rhamno–Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961] // Visnik L'vivskogo un-tu. Ser. biologichna. 2007. Vip. 43. P. 115–125. (In Ukrainian)
- [Fitsailo] Fitsailo T. V. 2008. Sintaksonomiia chagarnikovoï roslinnosti (klas *Rhamno–Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961) viddilennia Lugans'kogo prirodного zapovidnika Proval'skii step [Syntaxonomy of shrub vegetation (class *Rhamno–Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961) from the Lugansk natural reserve Proval'sky steppe] // Visti biosferного zapovidnika «Askaniia-Nova». T. 10. P. 74–85. (In Ukrainian)
- [Fitsailo] Fitsailo T. V. 2012. Ekologicheskaiia kharakteristika soiuза *Lamio purpureae–Acerion tatarici* [Ecological characteristics of the alliance *Lamio purpureae–Acerion tatarici*] // Izv. SamNTs RAN. T. 14. № 1 (6). P. 1572–1576. (In Russian)
- [Fitsailo] Fitsailo T. V. 2014. Kustarnikovaia rastitel'nost' Zapadного Poles'ia Ukrainy // Sovremennoe sostoianie, tendentsii razvitiia, regional'noe ispol'zovanie i sokhranenie biologicheskogo raznoobraziia rastitel'nogo mira. Mat. Mezhdunar. nauch. konf. (Minsk–Naroch', 23–26 sentiabria 2014 g.) / Red. kol. A. V. Pugachevskii (gl. red.). Minsk: Ekoperspektiva. P. 379–382. (In Russian)
- [Fitsailo] Fitsailo T. V. 2019. Chagarnikovi biotopi zapovidnika «Kam'yani mogili» [Shrub biotopes of the Kamennye Mogili nature reserve] // Ekologichni nauki. № 4 (27). P. 181–185. (In Ukrainian)
- Goncharenko I., Semenishchenkov Yu. A., Tsakalos J. L., Mucina L. 2020. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia // Biologia. V. 75. № 3. С. 337–353. DOI: 10.2478/s11756-019-00413-w
- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for imput, processing, and presentation of phytosociological data. Users guide. Lancaster: IB N-DLO, University of Lancaster. 59 p.

[Isachenko, Lavrenko] *Isachenko T. I., Lavrenko E. M.* 1980. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie [Botanico-geographical zoning]. V kn.: Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR. Leningrad: Nauka. P. 10–20. (*In Russian*)

[Kudryavtsev] *Kudryavtsev A. Iu.* 2009. Klassifikatsiia drevnesno-kustarnikovoï rastitel'nosti lesostepnogo kompleksa Privozlzhskoi vozvysshennosti [Classification of tree and shrub vegetation of the forest-steppe complex of the Volga Upland] // *Rastitel'nost' Rossii*. № 15. P. 27–53. (*In Russian*)

[Khrustalev et al.] *Khrustalev Iu. P., Smagina T. A., Merinov Iu. N., Kizitskii M. I., Kutilin B. C., Zhitnikov V. G.* 2002. Priroda, khoziaistvo, ekologiya Rostovskoi oblasti [Nature, economy, ecology of the Rostov Region]. Rostov-na-Donu: Bataiskoe kn. izd. 445 p. (*In Russian*)

Moravec J., Balátová-Tuláčková E., Blažková D., Hadač E., Hejny S., Husák Š., Jeník J., Kolbek J., Krahulec F., Kro-páč Z., Neuhäusl R., Rybníček K., Řehořek V., Vicherek J. 1995. Rostlinná společenstva České Socialistické Republiky a jejich ohrožení. Litomerice: Severočes. Přír. 206 p.

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., Iakushenko 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>

[Ob utverzhenii...]. Ob utverzhenii Perechnei (spiska) ob"ektov zhivotnogo i rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuiu Knigu Rostovskoi oblasti i iskluchennykh iz nee [On approval of the Lists of objects of flora and fauna included in the Red Data Book of the Rostov Region and excluded from it]. URL: <https://minprirodyro.rf/documents/active/284725/?ysclid=Isap82ij6k12261702>. Date of access: 6.02.2024. (*In Russian*)

[Poluyanov] *Poluyanov A. V.* 2013. Sintaksonomiia rastitel'nosti i sostav flory iugo-zapada Sentral'nogo Chernozem'ia kak osnova botaniko-geograficheskogo raionirovaniia [Syntaxonomy of vegetation and composition of the flora of the southwest of the Central Nechernozemye as the basis for botanico-geographical zoning]: Dis. ... dokt. biol. nauk. Bryansk. 646 p. (*In Russian*)

[Krasnaia...]. Krasnaia kniga Volgogradskoi oblasti. T. 2. Rasteniia i drugie organizmy [Red Data Book of the Volgograd Region. V. 2. Plants and other organisms]. 2017. Voronezh: OOO «Izdat-Print». 268 p. (*In Russian*)

Sádló J., Chytrý M., Vítková M., Peřík P., Kolbek J. & Neuhäuslová Z. 2013. Mezofilní a suché křoviny a akátiny (*Rhamno-Prunetea*). In: Chytrý M. (ed.), *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace*. Praha: Academia. S. 74–156.

[Semenishhenkov, Volkova] *Semenishchenkov Iu. A., Volkova E. M.* 2023. Kustarnikovyie soobshchestva klas-sa *Crataego-Prunetea* Tx. 1962 nom. conserv. propos. na territorii zapovednika «Kulikovo pole» (Tul'skaia oblast') [Shrub communities of the *Crataego-Prunetea* Tx class. 1962 nom. conserve. propos. on the territory of the Kulikovo Pole nature reserve (Tula Region)] // *Vestnik Tul'skogo gos. un-ta. Mezhdunar. nauch. konf. «Izuchenie i sokhranenie bioraznoobrazii»*, posviashchennaia 130-letiiu so Dnia rozhdeniia uchenogo-lesovoda I. P. Priakhina i 135-letiiu Krapiven-skoi lesnoi shkoly, 20–23 sentiabria 2023 g. P. 131–139. (*In Russian*)

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International code of phytosociological nomenclature. 4th ed. // *Appl. Veg. Sci.* V. 24. N 1. P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // *Journ. Veg. Sci.* N 13. P. 451–453.

[Timohin] *Timokhin D. S.* 1975. Zemlia Donskaia [Don Land]. Rostov-na-Donu. 288 p. (*In Russian*)

[Zozulin] *Zozulin G. M.* 1992. Lesa Nizhnego Dona [Forests of the Lower Don]. Rostov-na-Donu. 208 p. (*In Russian*)

Сведения об авторах

Соколова Татьяна Александровна

к. б. н., с. н. с. отдела аридной экологии
ФГБУН Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону
E-mail: sta1562@yandex.ru

Sokolova Tatyana Alexandrovna

Ph. D. in Biological Sciences, Senior Researcher of the Dpt. of the Arid Ecology
South Scientific Centre of the RAS, Rostov-on-Don
E-mail: sta1562@yandex.ru

Ермолаева Ольга Юрьевна

к. б. н., доцент кафедры ботаники
ФГАОУ ВО «Южный федеральный университет», Ростов-на-Дону
E-mail: oermolaeva@sfedu.ru

Ermolaeva Olga Yurievna

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Botany
Southern Federal University, Rostov-on-Don
E-mail: oermolaeva@sfedu.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.554 (571.16)

***ERAGROSTIETUM AMURENSIS (ISOËTO–NANOJUNCETEA),* НОВАЯ АССОЦИАЦИЯ ИЗ ПОЙМЫ РЕКИ ОБИ (ТОМСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)**

© Г. С. Таран
G. S. Taran

***Eragrostietum amurense (Isoëto–Nanajuncetea),* a new association from the Ob River floodplain (Tomsk Region, Russia)**

Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
– филиал ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
630082, Россия, г. Новосибирск, ул. Жуковского, д. 100/1. Тел.: +7 (3832) 25-47-02, e-mail: gtaran@mail.ru

Аннотация. В статье дан оригинальный диагноз ассоциации *Eragrostietum amurense* Taran ass. nov. (союз *Eleochariton soloniense* Philippi 1968, порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935, класс *Isoëto–Nanajuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952). Диагностические виды ассоциации: *Eragrostis amurense* (доминант) и *Chenopodium acerifolium* f. *humile* (локальный дифференцирующий таксон). Асс. *Eragrostietum amurense* характеризуется следующими средними показателями: проективное покрытие травостоя – 27%, напочвенных мхов – 40%, видовая насыщенность сосудистыми растениями – 20 видов на 10 м². Напочвенный ярус в ценозах асс. *Eragrostietum amurense* по видовому составу и набору содоминирующих мхов соответствует асс. *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran 2023. Район исследований располагается в пойме реки Оби в окрестностях научной исследовательской станции Кайбасово (Кривошеинский р-н Томской области, 57°14'44" N, 84°11'05" E).

Ключевые слова: аллювиальная растительность, пойменный эфемеретум, синтаксономия, *Eragrostis amurense*, *Nanocyperetalia fusci*.

Abstract. The article gives the original diagnosis of the ass. *Eragrostietum amurense* Taran ass. nov. (*Eleochariton soloniense* Philippi 1968, *Nanocyperetalia* Klika 1935, *Isoëto–Nanajuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952). Diagnostic species of the association are: *Eragrostis amurense* (dominant) and *Chenopodium acerifolium* f. *humile* (local differential taxon). Ass. *Eragrostietum amurense* is characterized by the following average indicators: projective cover of grass layer is 27%, projective cover of ground mosses is 40%, vascular plant species richness is 20 species per 10 m². The ground layer in the *Eragrostietum amurense* coenoses corresponds in species composition and set of codominant mosses to the *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran 2023. The research area is located in the Ob River floodplain in the vicinity of the Kайбасово research station (Krivosheinsky district of Tomsk Region, 57°14'44" N, 84°11'05" E).

Keywords: alluvial vegetation, ephemeral wetland vegetation, syntaxonomy, *Eragrostis amurense*, *Nanocyperetalia fusci*.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-91-97

Введение

Пойменный эфемеретум – растительность класса *Isoëto–Nanajuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952 – изучается в Западной Сибири более 30 лет (Taran, 1994, 1995, 2001). В ходе этих исследований установлена флористическая специфика сибирских сообществ, результатом чего стало описание нескольких новых ассоциаций (Taran, 2005, 2019, 2021). При этом, несмотря на выявленные флористические отличия новых ассоциаций от европейских аналогов, в физиономическом отношении сибирские ценозы, большей частью, вполне подобны европейским. В Западной Сибири фации пойменного эфемеретума формируются теми же доминантами, что и в Европе: *Limosella aquatica* L., *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel, *Callitriche palustris* L., *Cyperus fuscus* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb., *Scirpus supinus* L., *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch. et al., *Riccia cavernosa* Hoffm. К специфическим западносибирским фациям пойменного эфемеретума можно отнести лишь ценозы с доминированием *Rumex ucranicus* Fisch. ex Spreng. и *Riccia frostii* Austin.

В течение последних лет на одном из крупных побочней реки Оби мной наблюдались ценозы с доминированием пойменного эфемера полевички амурской, *Eragrostis amurensis* Probat., которые ранее не указывались в научной литературе. Синтаксономической характеристике этих сообществ посвящено данное сообщение.

Материалы и методы

Район исследований находится на южной границе подзоны южной тайги (P'yina et al., 1985). Материал собран в третьей декаде августа 2022 г. близ научно-исследовательской станции (НИС) Кайбасово (57°14'44"N, 84°11'05"E), расположенной в 12 км на запад-северо-запад от с. Никольского Кривошеинского р-на Томской обл. (Vorobyev et al., 2015). Станция является компонентом уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента (<http://ckp-rf.ru/usu/586718/>)».

Геоботанические описания (оп.) выполнялись на учётных площадках (УП) величиной 10 м², ценозы меньшей площади описывались в естественных границах. Проективное покрытие (ПП) видов указывалось в процентах, ПП менее 0,3% обозначалось в баллах: «г» – не более 0,01%; «+» – более 0,01, но менее 0,3%. В синоптических столбцах использованы баллы ПП, предложенные Б. М. Миркиным (Mirkin, Rozenberg, 1983): «+» – менее 1%; «1» – 1–5%; «2» – 5–15%; «3» – 15–25%; «4» – 25–50%; «5» – более 50% (к ним также добавлен балл «г»).

В синтаксономической обработке материала применён метод Ж. Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1978). Описание нового синтаксона проведено согласно правилам Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021). Номенклатура сосудистых растений даётся по С. К. Черепанову (Cherapanov, 1995), печёночников – по Н. А. Константиновой с соавторами (Konstantinova et al., 2009), номенклатура высших синтаксонов – по сводке L. Mucina с соавторами (Mucina et al., 2016).

Результаты и их обсуждение

Всего было сделано пять описаний (табл. 1). Сравнение собранных материалов с литературными данными показало, что обские ценозы с доминированием *Eragrostis amurensis* вполне самобытны и заслуживают описания в качестве новой ассоциации.

Асс. *Eragrostietum amurensis* ass. nov. hoc loco.

Номенклатурный тип (*holotypus*) – табл. 1, оп. 3, полевой номер – 185, дата описания: 26.08.2022, Томская область, окрестности НИС Кайбасово, левобережный побочень на р. Обь, 57°14'58" N, 84°11'19" E; площадь описания – 10 м², автор – Г. С. Таран.

Диагностические виды: *Eragrostis amurensis* (доминант), *Chenopodium acerifolium* f. *humile* (локальный дифференцирующий таксон).

Ассоциация объединяет отдельные ценозы с доминированием полевички амурской, распространённые в пойме Оби на стыке подзон южной тайги и подтайги. Ценозы ассоциации известны только с одного обского побочня, где в виде отдельных некрупных (до 20 м²) пятен и полос тянутся на 1,5 км вдоль берега.

Ценозы полевички приурочены к верхнему уровню пояса пойменных эфемеров (Dyachenko, Taran, 2023), они начинают развитие раньше других местных эфемеровых ценозов (асс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* Taran 2005), занимающих более низкие уровни береговых отмелей. К концу августа, когда ценозы асс. *Rorippo-Limoselletum* находятся ещё на пике развития, полевичка обычно уже достигает стадии массового осыпания семян.

В окрестностях Кайбасова асс. *Eragrostietum amurensis* представлена, как правило, ценозами с невысоким ПП сосудистых растений (20–35%). В первые годы наблюдений (2017–2019) ценозы ассоциации занимали песчаные участки с незначительным ПП аллювиальных мхов. После высокого и длительного половодья 2020 г. на поверхности побочня поверх песков отложился наил, на котором аллювиальные мхи, начиная с 2021 г., поселились в большом обилии. Этот моховой напочвенный ярус по составу полностью соответствует асс. *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran 2023 (Dyachenko, Taran, 2023). На УП площадках нередко отмечался заячий помёт (рис.).

Асс. *Eragrostietum amurensis* ass. nov.

Table 1

Ass. *Eragrostietum amurensis* ass. nov.

Номер описания	1	2	3	4	5	К	Номер описания	1	2	3	4	5	К
Полевой номер	183184185186187						Д. в. класса <i>Bidentetea tripartitae</i>						
Площадь описания, м ²	10	10	10	6	10		<i>Rorippa palustris</i>	2r	+°	+°	.	0,5	IV ⁺
Высота семян тополя, см	40	–	35	40	–		<i>Chenopodium rubrum</i>	.	3r°	+°	r°	r°	IV ⁺
ПП семян <i>Salicaceae</i> , %	0,5	0	1,0	0,3	r		<i>Bidens radiata</i>	.	+°	.	+	+	III ⁺
ПП травостоя, %	20	25	35	30	25		<i>Atriplex prostrata</i>	+°	.	2r°	.	.	II ⁺
Высота травостоя, см	5	5	7	7	7		<i>Bidens tripartita</i>	.	.	+	.	+	II ⁺
ПП мхов на почве, %	70	70	40	20	+		Прочие виды						
Число видов сосудистых	25	18	19	13	19		<i>Agrostis stolonifera</i>	2	3	3	2	.	IV ¹
Уклон, градусы	0	0	3	0	2		<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	r	r	+	+	.	IV ⁺
Толщина ила* на поверхности, см	3,0	0,6	1,0	1,0	3,0		<i>Inula britannica</i>	+	+	+	.	rj	IV ⁺
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Eragrostietum amurensis</i>							<i>Populus nigra</i> (juv.)	0,5	.	1	0,3	.	III ⁻¹
<i>Eragrostis amurensis</i>	17	22	32	28	25	V ³⁺⁴	<i>Juncus compressus</i>	r	+	r	.	.	III ⁺
<i>Chenopodium acerifolium</i> f. <i>humile</i> (loc.)	+°	+°	0,3°	+°	+°	V ⁺	<i>Mentha arvensis</i>	.	.	+	0,5	.	II ⁺
Д. в. класса <i>Isoëto-Nanojuncetea</i>							<i>Agrostis gigantea</i>	+	.	.	.	+	II ⁺
<i>Plantago intermedia</i>	+	+	0,5°	+	+	V ⁺	<i>Conyza canadensis</i>	r	.	+	.	.	II ⁺
<i>Filaginella rossica</i>	+°	+	0,5	.	+	IV ⁺	<i>Corispermum hyssopifolium</i>	+	.	.	.	+	II ⁺
<i>Rumex ucranicus</i>	r°	r	r	.	+	IV ⁺	<i>Poa palustris</i>	r	r	.	.	.	II ⁺
							<i>Solanum kitagawae</i>	.	r	2r	.	.	II ⁺
							<i>Swida alba</i> (juv.)	.	.	.	r	2r	II ⁺
							<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	r	.	r	II ⁺

Примечание. Высота особей *Chenopodium acerifolium* на УП варьировала от 8 см (оп. 1, 3, 5) до 10 см (оп. 2, 4).

* Ил, покрывающий поверхность песчаной отмели, всегда содержал тонкие прослойки песка.

С невысоким постоянством отмечены: *Petasites spurius* 1 (1), *Artemisia absinthium* (imm.) 1 (+), *Bidens cernua* 4 (r), *Calamagrostis epigeios* 1 (+), *Carex acuta* 4 (+), *Cirsium setosum* 5 (+), *Dichostylis micheliana* 2 (r), *Elytrigia repens* 1 (2r), *Equisetum arvense* 5 (+), *Lythrum virgatum* 1 (r), *Persicaria lapathifolia* 5 (+), *Persicaria tomentosa* 5 (2r), *Phalaroides arundinacea* 3 (+), *Potentilla supina* subsp. *paradoxa* 1 (r), *Psammophiliella muralis* 1 (r), *Ptarimica cartilaginea* 1 (r), *Rorippa amphibia* 4 (2r), *Rorippa dogadovae* 2 (r), *Rumex aquaticus* (imm.) 2 (r°), *Salix alba* 5 (rj), *Spergularia echinosperma* 1 (r), *Thalictrum foetidum* 2 (2rj), печёночник *Marchantia polymorpha* 2 (r).

Условные обозначения: К – постоянство вида; ° – вид на УП представлен угнетёнными экземплярами; j, (juv.) либо (imm.) – вид на УП представлен ювенильными или иматурными особями соответственно; D – вид напочвенного яруса; «2r» и «3r» – ПП вида на УП не более 0,02 и 0,03% соответственно.

Локализация описаний: Томская область, Кривошеинский р-н, окрестности НИС Кайбасово, на левобережном побере р. Обь.

Дата описания: оп. 1 – 23.08.2022, оп. 2 – 25.08.2022, оп. 3 – 26.08.2022, оп. 4 – 27.08.2022, оп. 5 – 30.08.2022.

Автор описаний – Г. С. Таран.

На верхних уровнях эфемерного пояса субстрат просыхает раньше и сильнее, чем на нижних, что создает менее благоприятные условия для роста большинства пойменных эфемеров и прочих однолетников. Это результируется в более низкой видовой насыщенности ценозов асс. *Eragrostietum amurensis* сосудистыми растениями (в пересчёте на 10 м²) по сравнению с таковой кайбасовских ценозов, принадлежащих асс. *Rorippo-Limoselletum*: 20 видов против 35 видов соответственно (табл. 1, оп. 1–3 и 5; табл. 2). Диагностические виды класса *Bidentetea tripartitae* представлены на УП асс. *Eragrostietum amurensis*, как правило, очень мелкими экземплярами.

К асс. *Eragrostietum amurensis* физиономически близки сообщества асс. *Eragrostidetum suaveolentis* Golub, Dubyna et Kuzmina 2007, описанные из Волго-Ахтубинской поймы (Golub et al., 2007). Там же на более низких уровнях отмелей распространены эфемерные ценозы, отнесённые к асс. *Dichostylidi-Heleochloetum alopecuroidis* (Timár 1950) Pietsch 1973 и субасс. *D.-H. a. riccietosum frostii* Taran in Taran et Laktionov 2006 (Taran, Laktionov, 2006). Для пары этих волжских синтаксонов в отношении видовой насыщенности характерна та же закономерность, что выявлена близ Кайбасова для ассоциаций *Eragrostietum*

amurensis и *Rorippo-Limoselletum*: среднее число видов в описаниях асс. *Eragrostidetum suaveolentis* – 17 на 12 м², среднее число видов в описаниях субасс. *D.–H. a. riccietosum frostii* – 29 на 3,7 м² (Taran, Laktionov, 2006).

Еще более низкой средней видовой насыщенностью отличаются сообщества асс. *Eragrostidetum suaveolentis*, приуроченные, большей частью, к нарушенным местообитаниям поймы р. Удай на территории Полтавской области Украины (Kovalenko, 2014): 9,2 вида сосудистых на 20 м² (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение асс. *Eragrostietum amurensis* ass. nov. (3) с другими ассоциациями, близкими к ней топологически (1, 2) или физиономически (4, 5)

Table 2

Comparison of the *Eragrostietum amurensis* ass. nov. (3) with other associations closed to it topologically (1, 2) or physiognomically (4, 5)

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	Номер синтаксона	1	2	3	4	5
Общее число описаний	7	5	5	5	13	<i>Atriplex prostrata</i>	IV ⁺	III ⁺	II ⁺	.	.
Средняя площадь описания, м²	5,2	10	9,2	12	20	<i>Bidens tripartita</i>	II ⁺	I ⁺	II ⁺	.	.
Среднее III всходов <i>Salicaceae</i>, %	1,4	5	0,4	+	+	<i>Bidens tripartita</i> + <i>B. frondosa</i>	.	.	.	IV ⁺¹	.
Среднее III трав, %	30	17	27	8	20	<i>Persicaria lapathifolia</i>	III ⁺¹	II ⁺	I ⁺	II ⁺	+
Среднее III мхов, %	9,0	3,6	40	–	–	<i>Persicaria scabra</i>	I ⁺	II ⁺	I ⁺	.	III ⁺
Среднее III видов рода <i>Riccia</i>, %	1,0	3,5	0	–	–	<i>Chenopodium glaucum</i>	IV ⁺¹	II ⁺	.	.	.
Среднее число видов сосудистых растений	23,6	34,8	18,8	16,6	9,2	<i>Chenopodium ficifolium</i>	III ⁺	III ⁺	.	.	.
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Rorippo dogadovae-Limoselletum</i>						<i>Rumex maritimus</i>	II ⁺	IV ⁺	.	.	.
<i>Rorippa dogadovae</i>	V ⁺²	V ⁺¹	I ⁺	.	.	<i>Echinochloa crusgalli</i>	II ⁺	.	.	III ⁺¹	.
<i>D Riccia frostii</i>	V ⁺¹	V ⁺²	.	.	.	<i>Xanthium albinum</i> + <i>X. strumarium</i>	.	.	.	IV ⁺¹	.
Д. в. асс. <i>Eragrostietum amurensis</i>						Д. в. класса <i>Salicetea purpureae</i>					
<i>Eragrostis amurensis</i>	V ⁺¹	III ⁺	V ³⁺⁴	.	.	<i>Populus nigra</i> (juv.)	III ⁺	V ⁺²	III ⁺¹	V ⁺	.
<i>Chenopodium acerifolium</i>	.	II ⁺	V ⁺	.	.	<i>Salix alba</i> (juv.)	V ⁺¹	V ⁺²	I ⁺	III ⁺	.
<i>f. humile</i> (loc.)	.	II ⁺	V ⁺	.	.	<i>Mentha arvensis</i>	V ⁺	V ⁺	II ⁺	I ⁺	+
Д. в. асс. <i>Eragrostidetum suaveolentis</i>						<i>Salix triandra</i> (juv.)	IV ⁺	I ⁺	.	.	.
<i>Eragrostis suaveolens</i>	.	.	.	V ⁺²	V ⁺⁵	<i>Salix viminalis</i> (juv.)	III ⁺¹
<i>Crypsis alopecuroides</i>	.	.	.	V ⁺¹	V ⁺¹	Д. в. класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i>					
Д. в. класса <i>Isoëto-Nanojuncetea</i>						<i>Agrostis stolonifera</i>	V ⁺¹	III ⁺	IV ¹	II ⁺¹	.
<i>Filaginella uliginosa</i> s.l.	V ⁺²	V ⁺	IV ⁺	I ⁺	II ⁺	<i>Juncus compressus</i>	II ⁺	V ⁺	III ⁺²	.	.
<i>Rumex ucranicus</i>	V ⁺²	IV ⁺¹	IV ⁺²	.	.	<i>Rorippa amphibia</i>	III ⁺¹	III ⁺	I ⁺	.	.
<i>Limosella aquatica</i>	V ⁺⁴	V ⁺¹	.	.	.	<i>Carex acuta</i> (juv.)	III ⁺	I ⁺	I ⁺	.	.
<i>Juncus nastanthus</i>	V ⁺¹	V ⁺	.	.	.	<i>Eleocharis palustris</i>	.	IV ⁺	.	.	.
<i>D Riccia cavernosa</i>	III ⁺	V ⁺²	.	.	.	<i>Lycopus exaltatus</i>	.	IV ⁺²	.	.	.
<i>Juncus bufonius</i>	IV ⁺	IV ⁺	.	.	.	<i>Lythrum salicaria</i>	.	III ⁺²	.	.	.
<i>Dichostylis micheliana</i>	II ⁺	V ⁺¹	I ⁺	.	.	Прочие виды					
<i>Juncus ambiguus</i> s.l.	.	V ⁺	.	III ⁺	.	<i>Plantago major</i> s. l.	V ⁺²	V ⁺¹	V ⁺	III ⁺¹	.
<i>Cyperus fuscus</i>	.	IV ⁺¹	.	II ⁺	II ⁺	<i>Equisetum arvense</i>	V ⁺	V ⁺	I ⁺	.	.
<i>Spergularia echinosperma</i>	.	IV ⁺²	I ⁺	.	.	<i>Conyza canadensis</i>	I ⁺	II ⁺	II ⁺²	.	V ⁺¹
<i>Androsace filiformis</i>	III ⁺	I ⁺	.	.	.	<i>Potentilla supina</i> subsp. <i>paradoxa</i>	III ⁺	V ⁺	I ⁺	.	.
<i>Psammodiella muralis</i>	.	.	I ⁺	.	III ⁺¹	<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	.	III ⁺	IV ⁺²	I ⁺	.
Д. в. класса <i>Bidentetea tripartitae</i>						<i>Inula britannica</i>	.	.	IV ⁺²	I ⁺	.
<i>Chenopodium rubrum</i>	III ⁺	V ⁺²	IV ⁺²	II ⁺	II ⁺	<i>Artemisia vulgaris</i>	III ⁺	I ⁺	.	.	.
<i>Rorippa palustris</i>	V ⁺¹	V ⁺²	IV ⁺	.	.	<i>Chenopodium album</i>	I ⁺	.	.	III ⁺	.
<i>Bidens radiata</i>	III ⁺	V ⁺	III ⁺	.	.	<i>Petasites spurius</i>	.	III ⁺	I ¹	.	.
						<i>Polygonum rectum</i>	IV ⁺²
						<i>Juncus alpino-articulatus</i>	.	III ⁺	.	.	.
						<i>Veronica longifolia</i> (juv.)	.	III ⁺	.	.	.

Примечание. Синтаксоны: 1 – субасс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae rumicetosum ucranicae* Taran 2005 var. *Juncus nastanthus* (Taran et al., 2018); 2 – субасс. *R. d.–L. a. juncetosum nasthanthi* Taran in Taran et al. 2018 (Taran et al., 2018); 3 – асс. *Eragrostietum amurensis* ass. nov. (настоящая статья); 4 – асс. *Eragrostidetum suaveolentis* Golub et al. 2007 (Golub et al., 2007); 5 – асс. *Eragrostidetum suaveolentis* (Kovalenko, 2014).

В таблицу не включены виды, постоянно которых ни в одном из синтаксонов не достигает III класса. Прочие условные обозначения пояснены под табл. 1.



Рис. Ценоз асс. *Eragrostietum amurensis*, фенофаза массового плодоношения; 7.08.2022. Фото: Г. С. Таран.

Fig. A coenose of the ass. *Eragrostietum amurensis*, phenophase of mass fruiting; 7.08.2022. Photo: G. S. Taran.

Синтаксономические особенности асс. *Eragrostietum amurensis* лучше всего выявляются в сравнении с топологически и географически близкими ценозами асс. *Rorippo dogadovae–Limoselletum aquaticae* Taran 2005 (Taran et al., 2018) и физиономически близкими ценозами асс. *Eragrostidetum suaveolentis*. Проведённое сравнение показало, что специфика асс. *Eragrostietum amurensis* выражается в доминировании *Eragrostis amurensis* и высоком постоянстве *Chenopodium acerifolium* f. *humile* (табл. 2).

Несмотря на низкую видовую насыщенность и обеднённый состав диагностических видов пойменного эфемеретума, высокое постоянство *Crypsis alopecuroides* позволило отнести асс. *Eragrostidetum suaveolentis* к союзу *Verbenion supinae* Slavnič 1951 (syn. *Heleochoo–Cyperion micheliani* Pietsch 1973), входящему в порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935 и класс *Isoëto–Nanajuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952 (Golub et al., 2007; Kovalenko, 2014).

В составе асс. *Eragrostietum amurensis* нет ярко выраженных маркеров союза *Verbenion supinae*, поэтому на данном этапе изученности её следует относить к союзу *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968 порядка *Nanocyperetalia*.

Заключение

Обские эфемеровые ценозы с доминированием *Eragrostis amurensis* отличаются самобытностью, что позволило описать их в качестве новой ассоциации. Синтаксономическое положение нового синтаксона таково:

Класс *Isoëto–Nanajuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952

Порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935

Союз *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968

Асс. *Eragrostietum amurensis* Taran ass. nov.

Исследования выполнены в рамках базового проекта Института леса им. В. Н. Сукачёва СО РАН FWES-2024-0028, регистрационный номер НИОКТР 124012900557-0. За помощь в проведении полевых исследований на научно-исследовательской станции Кайбасово выражаю благодарность коллективу уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента (<http://ckp-rf.ru/usu/586718/>)».

Список литературы

- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и Семья-95. 992 с.
- [Dyachenko, Taran] Дьяченко А. П., Таран Г. С. 2023. *Bryetum argenteo-violacei (Physcomitrellion patentis)*, новая ассоциация из поймы реки Оби (Томская область, Россия) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. Т. 16. № 2. С. 149–163.
- [Golub et al.] Голуб В. Б., Дубына Д. В., Кузьмина Е. В. 2007. Сообщества *Eragrostidetum suaveolentis* ass. nova в долине Нижней Волги // Самарская Лука. Т. 16. № 3(21). С. 532–537.
- [Ш'уина et al.] Ильина И. С., Лапина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Боговяленский Б. А., Махно В. Д. 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. 251 с.
- Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. 2009. Checklist of liverworts (*Marchantiophyta*) of Russia // *Arctoa*. V. 18. P. 1–64. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.01>
- [Kovalenko] Коваленко А. А. 2014. Синтаксономия сообществ пойменного эфемеретума (*Isoëto-Nano-Juncetea*) Национального природного парка «Пирятинский» (Полтавская область, Украина) // Ботанический журнал. Т. 99. № 1. С. 34–60.
- [Mirkin, Rozenberg] Миркин Б. М., Розенберг Г. С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 134 с.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberova K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko I., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Guerra A. S., Ermačov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. 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>
- [Taran] Таран Г. С. 1994. Пойменный эфемеретум средней Оби – новый для Сибири класс *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 на северном пределе распространения // Сибирский экологический журн. Т. 1. № 6. С. 595–599.
- [Taran] Таран Г. С. 1995. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР – пойменный эфемеретум (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 43) // Сибирский экологический журн. Т. 2. № 4. С. 373–382.
- [Taran] Таран Г. С. 2001. Ассоциация *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) в пойме средней Оби // Растительность России. № 1. С. 43–56. <https://doi.org/10.31111/vegus/2001.01.43>
- [Taran] Таран Г. С. 2005. Новая ассоциация пойменного эфемеретума – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*) // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут. Вып. 8. С. 66–72.
- [Taran] Таран Г. С. 2019. Пойменный эфемеретум р. Оби в лесостепной зоне Западной Сибири // Журн. Сибирского федерального ун-та. Биология. Т. 12. № 1. С. 15–31. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0032>
- [Taran] Таран Г. С. 2021. *Crypsio schoenoidis-Cyperetum fusci*, новая ассоциация пойменного эфемеретума из степной зоны Западной Сибири и Восточного Казахстана // Растительный мир Азиатской России. Т. 15. № 3. С. 205–215. <https://doi.org/10.15372/RMAR20210303>
- [Taran, Laktionov] Таран Г. С., Лактионов А. П. 2006. Ассоциация *Dichostylidi-Heleochloetum alopecuroidis* (Tímár 1950) Pietsch 1973 (*Isoëto-Nanojuncetea*) в дельте Волги // Растительность России. № 9. С. 69–75. <https://doi.org/10.31111/vegus/2006.09.69>
- [Taran et al.] Таран Г. С., Торин В. Н., Дьяченко А. П. 2018. О двух ассоциациях аллювиальной растительности р. Оби (Томская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. XII. № 2. С. 153–169. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10018>
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. E. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // *Appl. Veg. Sci.* V. 24: e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Vorobyev S. N., Pokrovsky O. S., Kirpotin S. N., Kolesnichenko L. G., Shirokova L. S., Manasyrov R. M. 2015. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course // *Appl. Geochemistry*. V. 63. P. 133–145. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2015.08.005>
- Westhoff V., Maarel E. van der. 1978. The Braun-Blanquet approach // Whittaker R. H. (ed.) *Classification of Plant Communities*. The Hague: Dr. W. Junk bv Publishers. P. 287–399.

References

- Cherepanov S. K. 1995. Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR)]. St. Petersburg: Mir i Semya-95, 992 p. (*In Russian*)
- Dyachenko A. P., Taran G. S. 2023. *Bryetum argenteo-violacei (Physcomitrellion patentis)*, a new association from the Ob River floodplain (the Tomsk Region, Russia) // *Journ. of Siberian Federal University. Biology*. V. 16. N 2. P. 149–163. (*In Russian*)

Golub V. B., Dubyna D. V., Kuzmina E. V. 2007. Soobshchestva *Eragrostidetum suaveolentis* ass. nova v doline Nizhnei Volgi [Communities of *Eragrostidetum suaveolentis* ass. nova in the Lower Volga valley] // Samarskaya Luka. V. 16. N 3(21). P. 532–537. (In Russian)

Il'yina I. S., Lapshina E. I., Lavrenko N. N., Meltser L. I., Romanova E. A., Bogoyavlenskiy B. A., Makhno V. D. 1985. Rastitel'nyi pokrov Zapadno-Sibirskoi ravniny [Vegetation cover of West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka. 251 p. (In Russian)

Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // Arctoa. V. 18. P. 1–64. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.01>

Kovalenko O. A. 2014. Sintaksonomiya soobshchestv poimennogo efemeretuma (*Isoëto-Nano-Juncetea*) Natsional'nogo prirodnogo parka «Piriatinskii» (Poltavskaya oblast', Ukraina) [Syntaxonomy of flood-plain ephemeral vegetation (*Isoëto-Nano-Juncetea*) of the National Nature Park “Pyryatynsky” (Poltava Region, Ukraine)] // Bot. Zhurn. V. 99. N 1. P. C. 34–60. (In Russian)

Mirkin B. M., Rozenberg G. S. 1983. Tolkovyi slovar' sovremennoi fitotsenologii [Explanatory dictionary of modern phytocoenology]. Moscow: Nauka. 134 p. (In Russian)

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberova K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko I., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Guerra A. S., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. 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>

Taran G. S. 1994. Flood-plain ephemeral vegetation of Middle Ob – a new class for Siberia, *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 on the northern border of expansion // Siberian Journ. of Ecology. V. 1. N 6. P. 578–582.

Taran G. S. 1995. A little known vegetation class of the former USSR – flood-plain ephemeral vegetation (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 43) // Siberian Journ. of Ecology. 1995. V. 2. N 4. P. 372–380.

Taran G. S. 2001. Association *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) in the middle Ob River floodplain // Rastitel'nost' Rossii. N 1. P. 43–56. <https://doi.org/10.31111/vegus/2001.01.43> (In Russian)

Taran G. S. 2005. Novaya assotsiatsiya poimennogo efemeretuma – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*) [New association of floodplain ephemeral vegetation – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*)] // Biologicheskije resursy i prirodopol'zovaniye. Surgut. Iss. 8. P. 66–72. (In Russian)

Taran G. S. 2019. Ephemeral wetland vegetation of the Ob River in the forest-steppe zone of Western Siberia // Journ. of Siberian Federal University. Biology. V. 12. N 1. P. 15–31. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0032> (In Russian)

Taran G. S. 2021. *Crypsio schoenoidis-Cyperetum fuscii*, new association of the floodplain ephemeral vegetation from steppe zone of Western Siberia and Eastern Kazakhstan // Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii. V. 14. N 3. P. 205–215. <https://doi.org/10.15372/RMAR20210303> (In Russian)

Taran G. S., Laktionov A. P. 2006. Association *Dichostyliidi-Heleochoetum alopecurooidis* (Tímár 1950) Pietsch 1973 (*Isoëto-Nanojuncetea*) in the Volga River delta // Rastitel'nost' Rossii. N 9. P. 69–75. <https://doi.org/10.31111/vegus/2006.09.69> (In Russian)

Taran G. S., Tyurin V. N., Dyachenko A. P. 2018. About two associations of the Ob River alluvial vegetation, Tomsk Region // Phytodiversity of Eastern Europe. V. XII. N 2. P. 153–169. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10018> (In Russian)

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. E. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. V. 24: e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>

Vorobyev S. N., Pokrovsky O. S., Kirpotin S. N., Kolesnichenko L. G., Shirokova L. S., Manasyrov R. M. 2015. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course // Appl. Geochemistry. V. 63. P. 133–145. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2015.08.005>

Westhoff V., Maarel E. van der. 1978. The Braun-Blanquet approach // Whittaker R. H. (ed.) Classification of Plant Communities. The Hague: Dr. W. Junk bv Publishers. P. 287–399.

Сведения об авторе

Таран Георгий Семенович

к. б. н., с. н. с.

Западно-Сибирское отделение

Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

– филиал ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН», Новосибирск

E-mail: gtaran@mail.ru

Taran Georgy Semenovich

Ph. D. in Biological Sciences, Senior Researcher

West-Siberian Division of V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS

– Branch of FRC «Krasnoyarsk Scientific Center» SB RAS, Novosibirsk

E-mail: gtaran@mail.ru

БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 674.031.973+57.085.23

ВЛИЯНИЕ СОСТАВА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ НА КЛОНАЛЬНОЕ МИКРОРАЗМНОЖЕНИЕ *Lonicerа caerulea* L. СОРТА МИЧУРИНСКОЕ ДИВО В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

© Н. И. Степченко, Е. В. Немцова
N. I. Stepchenko, E. V. Nemtsova

The influence of a tissue culture media-composition on the microclonal propagation
of *Lonicera caerulea* L. var. Michurinskoye divo cultivated *in vitro*

ФГБОУ «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», кафедра биологии
241036, Россия, г. Брянск, ул. Бежичская, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: elenanemz@mail.ru

Аннотация. В статье представлены результаты изучения влияния состава питательной среды на клональное микроразмножение растений *Lonicera caerulea* L. сорта Мичуринское диво в культуре *in vitro*. При анализе влияния регуляторов роста цитокининовой природы на коэффициент размножения существенное различие установили для 6-БАП (1 мг/л): наибольшее количество побегов формировалось при добавлении в питательную среду цитокинина 6-БАП в концентрации 1 мг/л и достигало в среднем 8,5 шт. и 8,4 шт. на одно растение на питательных средах MS и QL соответственно. Это в 3,7 и 3,5 раз больше, чем при культивировании с добавлением кинетина в концентрации 1 мг/л. Существенного влияния типа питательной среды MS или QL на коэффициент размножения обнаружено не было. Средняя длина микропобегов жимолости была наибольшей при добавлении кинетина 1 мг/л и составляла 2,35 и 2,4 см для питательной среды MS и QL соответственно. Это в 2,18 и 1,92 раза больше, чем при использовании 6-БАП в концентрации 1 мг/л. При культивировании на среде с цитокинином 6-БАП наблюдалось образование конгломерата из микропобегов с укороченными междоузлиями и малой поверхностью листьев, по сравнению с другими вариантами.

Ключевые слова: *Lonicera caerulea*, *in vitro*, клональное микроразмножение, регуляторы роста.

Annotation. The article presents the results of the influence of the tissue culture medium exposition on the microclonal propagation of *Lonicera caerulea* L. var. Michurinskoye Divo. When analyzing the influence of growth regulators of a cytokinin nature on the reproduction coefficient, a significant difference has been for 6-BAP (1 mg/l): the largest number of shoots was formed when cytokinin 6-BAP was added to the nutrient medium at a concentration of 1 mg/l and reached on average 8,5 pcs. and 8,4 pcs. per plant on MS and QL nutrient media, respectively. This is 3,7 and 3,5 times more than with the addition of kinetin at a concentration of 1 mg/l. There was no significant effect of MS or QL culture medium type on the multiplication rate. The average length of honeysuckle microshoots was the greatest with the addition of 1 mg/l kinetin and was 2,35 and 2,4 cm for the MS and QL nutrient medium, respectively. This is 2,18 and 1,92 times more than when using 6-BAP 1 mg/l. When cultivated on a medium with cytokinin 6-BAP, the formation of a conglomerate of microshoots with shortened internodes and a small leaf surface was characteristic, compared to other options.

Keywords: *Lonicera caerulea*, *in vitro*, clonal micropropagation, growth regulators.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-98-103

Введение

Клональное микроразмножение – это современный метод вегетативного размножения растений, который позволяет намного быстрее получить качественный посадочный материал для производства, чем того требуют традиционные методы. Получение данным методом растений генетически идентичных исходному родительскому варианту сохраняет ценность того или иного сорта. Для многих плодово-ягодных растений существуют разработанные протоколы

размножения в культуре *in vitro*. Метод культуры клеток и тканей позволяет наладить массовое производство высококачественного посадочного материала сортов из единичных исходных экземпляров. При этом в процессе микроразмножения необходимо учитывать видо- и сортоспецифичные требования культуры к питательным элементам в субстрате для того, чтобы повысить качественные или количественные характеристики. Поэтому перед научными группами на данный момент встанут вопросы оптимизации методов размножения садовых культур *in vitro*, а также способы снижения себестоимости посадочного материала (Muratova, 2017; Makarov, Kusnetsova, 2018; Kolbanova, 2020). При использовании клонального микроразмножения получают генетически однородный посадочный материал, при этом сохраняются сортовые свойства растения-донора, а также обеспечивается быстрый переход растения к репродуктивной фазе развития (Makarov, Kalashnikova, 2017).

Жимолость голубая (*Lonicera caerulea* L., *Caprifoliaceae* Juss.) – ценное пищевое растение. Обладая высокой зимостойкостью (до -50°C), теневыносливостью, скороспелостью, неприхотливостью к почвенным и климатическим условиям, ранним сроком созревания ягод и высокой пищевой ценностью, культура имеет коммерческую привлекательность. Для плодов жимолости характерно высокое содержание биологически активных веществ, макро- и микроэлементов (содержание сухого вещества – 11,6–16,4%, органических кислот – до 5,3%, сахаров – 2,9–12,5%, магния – до 21,7 мг/100 г, натрия – до 35,2 мг/100 г, калия – до 70,3 мг/100 г) (Kulikova et al., 2021; Orlova et al., 2022).

В направлении размножения жимолости методами биотехнологии достигнуты определённые успехи. Работы по клональному микроразмножению проводятся как в России, так и за рубежом. Например, известны технологии размножения через активацию развития существующих меристем, индукцию образования адвентивных почек, а также через первичную и пересадочную каллусную культуру. Однако предлагаемые протоколы не в полной мере реализуют морфогенетический потенциал растения, что отражается на длительности этапов технологии, в частности, собственно микроразмножения, укоренения и адаптации. Кроме того, экономическая эффективность клонального микроразмножения зависит не только от качества посадочного материала, но и от его количества. Поэтому усовершенствование этапа микроразмножения, на котором обеспечивается получение высокого коэффициента размножения, остается важной задачей (Makarov, Kuznetsova, 2018; Kulikova et al., 2021; Orlova et al., 2022).

Целью данной работы являлось изучение влияния состава питательной среды на клональное микроразмножение растений *Lonicera caerulea* сорта Мичуринское диво в культуре *in vitro*.

Методика работы

Для клонального микроразмножения в качестве первичных эксплантов использовали апекс растений с листовыми примордиями и боковые почки вегетирующих побегов. Изолирование эксплантов проводили с одревесневших побегов, заготовленных в ранневесенний период (март 2022 г.).

На этапе «собственно микроразмножение» изучалось влияние питательной среды и регуляторов роста на процесс органогенеза жимолости. Культивирование микрочеренков жимолости Мичуринское диво в условиях *in vitro* проводили на питательной среде, содержащей минеральные соли и витамины по прописи Мурасига и Скуга (MS) и Кворина-Лепуавра (QL) (Murashige, Skoog, 1962; Quoirin, Lepoivre, 1977). Для изучения влияния регуляторов роста на этапе «собственно микроразмножение» использовали цитокинины – кинетин и 6-БАП в концентрации по 1 мг/л. Для данного этапа использовали 6 вариантов питательных сред, учитывая повторности и контрольные варианты без регуляторов роста. Субкультивирование эксплантов в виде микрочеренков с 1–2 междоузлиями на свежую питательную среду осуществляли каждые 4 недели. Через 35 суток с момента высадки эксплантов проводили расчёт коэффициента размножения, а также наблюдение за динамикой роста и морфологическими особенностями размноженных растений. Учитывали такие пока-

затели, как высота побегов и коэффициент размножения. Экспериментальные работы по культивированию изолированных тканей и органов растений проводили по классическим методикам (Butenko, 1999; Kalashnikova, 2023).

Все работы с изолированными тканями и органами выполняли в стерильных условиях ламинар-бокса БАВ нп-01-«Ламинар-С»-1,5 (Lamsystems, Россия). Перед началом работы ламинар-бокс облучали бактерицидными ультрафиолетовыми лампами в течение 20 мин. Для стерилизации внутренней поверхности ламинар-бокса и всего вносимого оборудования использовали этанол (70%). Питательные среды и дистиллированную воду стерилизовали в автоклаве при давлении 1 атм и температуре 120°C в течение 20 минут, посуду стерилизовали в сухожаровом шкафу при температуре 220°C в течение 2 часов.

Выращивание микропобегов жимолости проводили в условиях световой комнаты: температура помещения – 22–25°C, 16-ти часовой фотопериод, освещение люминесцентными лампами OSRAM L36/25 с интенсивностью освещения 2500–4000 лк. Эксперимент был проведён с двукратной повторностью, объём каждой выборки – 15 растений.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием параметрических критериев Стьюдента и Фишера, дисперсионный анализ данных двухфакторного опыта с полной рандомизацией вариантов осуществляли с помощью стандартных пакетов программы MS Excel. В таблице указаны средние арифметические величины, доверительный интервал, критерий Фишера, *p*-значение (Dospikhov, 2011). В работе обсуждали различия, достоверные при 5%-ом уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

По результатам проведённых экспериментальных исследований и дисперсионного анализа отмечено, что биометрические показатели *L. caerulea* различались в зависимости от наличия росторегулирующего фактора (табл. 1).

Таблица 1

Влияние минерального состава питательной среды и регуляторов роста на размножение *Lonicera caerulea* сорта Мичуринское диво в культуре *in vitro*

Table 1

The influence of the mineral tissue culture medium composition and growth regulators on the propagation of *Lonicera caerulea* var. Michurinskoye divo cultivated *in vitro*

Регуляторы роста	Минеральная основа			
	MS		QL	
	Высота побегов, см	Коэффициент размножения, шт./эксп	Высота побегов, см	Коэффициент размножения, шт./эксп
Контроль (без р/р)	1,02±0,06	1,27±0,17	1,40±0,21	1,23±0,16
Кинетин (1 мг/л)	2,35±0,33	2,35±0,34	2,40±0,32	2,4±0,32
6-БАП (1 мг/л)	1,08±0,08	8,50±0,53	1,25±0,15	8,4±0,51
Влияние минеральной основы и регуляторов роста на высоту микропобегов				
Вариант	<i>F</i>		<i>p</i>	
Минеральная основа	5,31		0,02	
Регуляторы роста	82,19		0,00	
Минеральная основа + Регуляторы роста	1,25		0,29	
НСР ₀₅ = 0,3 ; НСР _{05A} = 0,17 ; НСР _{05B} = 0,21				
Влияние минеральной основы и регуляторов роста коэффициент размножения микропобегов				
Вариант	<i>F</i>		<i>p</i>	
Минеральная основа	0,01		0,94	
Регуляторы роста	938,00		0,00	
Минеральная основа + Регуляторы роста	0,16		0,85	
НСР ₀₅ = 0,5 ; НСР _{A 05} = 0,29 ; НСР _{B 05} = 0,35				

Примечание: *p* ≤ 0,05.

Дисперсионный анализ выявил, что имеются различия по высоте микропобегов для питательных сред MS и QL, а также отдельно для добавленных регуляторов роста ($p \leq 0,05$). Различий не обнаружено при взаимодействии двух этих факторов, высота растений на безгормональной среде и среде с добавлением 6-БАП не имела существенных отличий. Средняя длина микропобегов жимолости была наибольшей при добавлении регулятора роста цитокининовой природы кинетина 1 мг/л и составляла 2,35 и 2,40 см для питательной среды MS и QL соответственно. Это в 2,18 и 1,92 раза больше, чем при использовании 6-БАП 1 мг/л (рис. 1). При культивировании на среде с цитокинином 6-БАП было характерно образование конгломерата из микропобегов с укороченными междоузлиями и малой поверхностью листьев, по сравнению с другими вариантами (рис. 2).

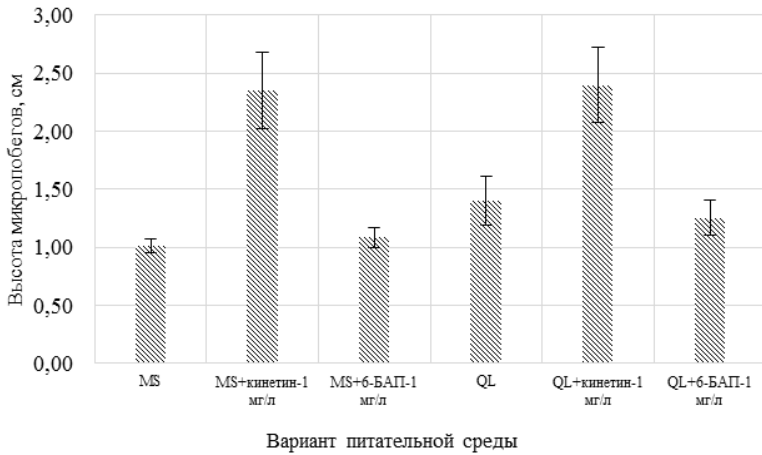


Рис. 1. Влияние гормонального состава питательной среды на морфометрические показатели (высота, см) микропобегов *Lonicera caerulea* сорта Мичуринское диво в культуре *in vitro*

Fig. 1. The influence of the hormonal tissue culture media composition on the growth parameters (height, cm) of mericlones of *Lonicera caerulea* var. Michurinskoye divo cultivated *in vitro*

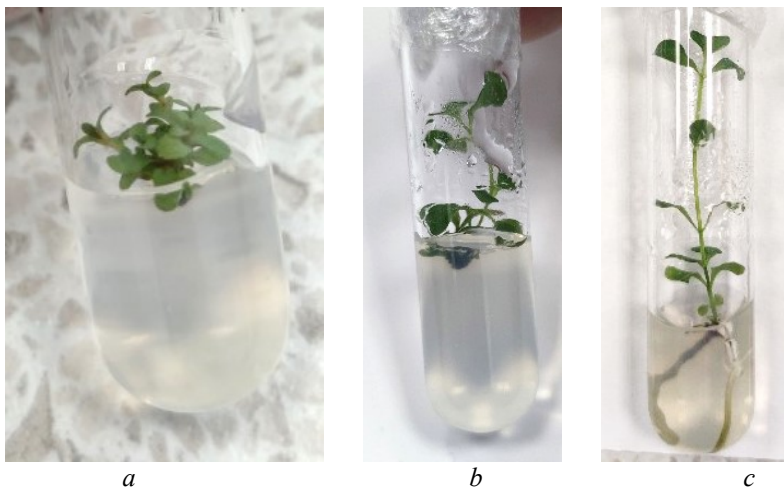


Рис. 2. Культивирование микропобегов *Lonicera caerulea* сорта Мичуринское диво на питательной среде MS с добавлением 6-БАП 1 мг/л (а), кинетина 1 мг/л (б) и контроль (без регуляторов роста) (с).

Fig. 2. The cultivation of mericlones of *Lonicera caerulea* var. Michurinskoye Divo on MS tissue culture medium with the addition of 6-BAP 1 mg/l (a), kinetin 1 mg/l (b) and control (without growth regulators) (c).

Дисперсионный анализ выявил, что на коэффициент размножения микропобегов в значительной мере влияет добавление только регулятора роста, а именно, 6-БАП, влияние сред MS и QL при этом не значимо ($p \leq 0,05$). Наибольшее количество побегов формировалось при добавлении в питательную среду цитокинина 6-БАП в концентрации 1 мг/л и достигало в среднем 8,5 шт. и 8,4 шт. на одно растение на питательных средах MS и QL соответственно. Это в 3,7 и 3,5 раз больше, чем с добавлением кинетина в концентрации 1 мг/л (рис. 3).

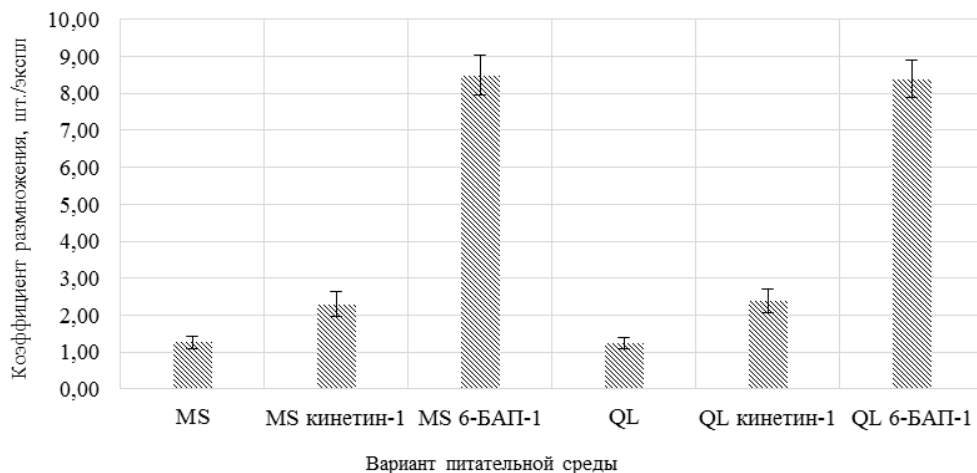


Рис. 3. Влияние гормонального состава питательной среды на коэффициент размножения (шт./экспл) микропобегов *Lonicera caerulea* сорта Мичуринское диво в культуре *in vitro*.

Fig. 3. The influence of the hormonal tissue culture medium composition on the reproduction rate (pcs./exp.) of mericlones of *Lonicera caerulea* var. Michurinskoe divo cultivated *in vitro*.

Заключение

При анализе влияния регуляторов роста цитокининовой природы на коэффициент размножения *Lonicera caerulea* существенное различие установили для 6-БАП (1 мг/л): наибольшее количество побегов формировалось при добавлении в питательную среду цитокинина 6-БАП в концентрации 1 мг/л и достигало в среднем 8,5 шт. и 8,4 шт. на одно растение на питательных средах MS и QL соответственно. Это в 3,7 и 3,5 раз больше, чем при культивировании с добавлением кинетина в концентрации 1 мг/л. Существенного влияния типа питательной среды MS или QL на коэффициент размножения обнаружено не было. Средняя длина микропобегов жимолости была наибольшей при добавлении кинетина 1 мг/л и составляла 2,35 и 2,4 см для питательной среды MS и QL соответственно. Это в 2,18 и 1,92 раза больше, чем при использовании 6-БАП 1 мг/л. При культивировании на среде с цитокинином 6-БАП было характерно образование конгломерата из микропобегов с укороченными междоузлиями и малой поверхностью листьев, по сравнению с другими вариантами.

Большое значение при разработке и оптимизации методик клонального микроразмножения растения имеют генетические особенности вида и сорта. Этап «собственно микроразмножения» является важной стадией клонального микроразмножения, так как позволяет наиболее полно реализовать морфогенетический потенциал культуры. Поэтому разработка эффективных протоколов размножения ценных плодовых и ягодных культур продолжает быть актуальной.

Список литературы

- [Butenko] Бутенко Р. Г. 1999. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М.: ФБК-ПРЕСС. 172 с.
- [Kalashnikova] Калашникова Е. А. 2023. Клеточная инженерия растений: учебник и практикум для вузов. 2-е изд. М.: Изд. Юрайт. 333 с.

- [Dospkhev] Доспехов Б. А. 2011. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Изд. 6-е, стер., перепеч. с 5-го изд. 1985 г. М.: Альянс. С. 350–351.
- [Kolbanova] Колбанова Е. В. 2020. Влияние фитогормонов в составе питательной среды на пролиферацию у растений-регенерантов сортов жимолости синей (*Lonicera caerulea* L. var. *kamtschatica*) // Изв. НАН Беларуси. Сер. биол. наук. Т. 65. № 1. С. 88–97. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-1-88-97>
- [Kulikova] Куликова Е. И., Макаров С. С., Кузнецова И. Б., Чудецкий А. И. 2021. Особенности культивирования российских и зарубежных сортов жимолости съедобной (*Lonicera edulis* Turcz.) *in vitro* // Техника и технология пищевых производств. Т. 51. № 4. С. 712–722. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-4-712-722>
- [Makarov] Макаров С. С., Калиникова Е. А. 2017. Влияние состава питательной среды на клональное микро-размножение жимолости съедобной // Плодоводство и ягодоводство России. Т. XLIX. С. 217–222.
- [Makarov] Макаров С. С., Кузнецова И. Б. 2018. Влияние регуляторов роста на органогенез жимолости при клональном микроразмножении // Вестник Новосибирского гос. аграрного ун-та. Т. 49. № 4. С. 36–42. <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2018-49-4-36-42>
- Murashige T., Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures // *Physiologia plantarum*. V. 15. N. 3. P. 473–497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- [Orlova] Орлова Н. Д., Раева-Богословская Е. Н., Молканова О. И. 2022. Совершенствование методики клонального микроразмножения перспективных сортов *Lonicera caerulea* L. // Лесной вестник. Т. 26. № 3. С. 85–92. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-3-85-9
- Quoirin M., Lepoivre P. 1977. Improved medium for *in vitro* culture of *Prunus* sp. // *Acta Hort.* V. 78. P. 437–442.

References

- Butenko R. G. 1999. *Biologiya kletok vysshikh rastenii in vitro i biotekhnologii na ikh osnove* [Biology of higher plant cells *in vitro* and biotechnology based on them]. Moscow: FBK-PRESS. 172 p. (In Russian)
- Kalashnikova E. A. 2023. *Kletochnaia inzheneriia rastenii: uchebnik i praktikum dlia vuzov* [Cellular engineering of plants: textbook and workshop for universities]. 2-e izd. Moscow: Izd. lurait. 333 p. (In Russian)
- Dospkhev B. A. 2011. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniia)* [Methodology of field experience (with the basics of statistical processing of research results)]. Izd. 6-e, ster., perepech. s 5-go izd. 1985 g. Moscow: Al'ians. P. 350–351. (In Russian)
- Kolbanova E. V. 2020. Vliianie fitogormonov v sostave pitatel'noi sredy na proliferatsiiu u rastenii-regenerantov sortov zhimolosti sinei (*Lonicera caerulea* L. var. *kamtschatica*) [The influence of phytohormones in the composition of the nutrient medium on the proliferation of regenerating plants of blue honeysuckle varieties (*Lonicera caerulea* L. var. *kamtschatica*)] // *Izv. NAN Belarusi. Ser. biol. nauk*. T. 65. № 1. P. 88–97. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-1-88-97> (In Russian)
- Kulikova E. I., Makarov S. S., Kuznetsova I. B., Chudetskii A. I. 2021. Osobennosti kul'tivirovaniia rossiiskikh i za-rubezhnykh sortov zhimolosti s'edobnoi (*Lonicera edulis* Turcz.) *in vitro* [Features of the cultivation of Russian and foreign varieties of edible honeysuckle (*Lonicera edulis* Turcz.) *in vitro*] // *Tekhnika i tekhnologiiia pishchevykh proizvodstv*. T. 51. № 4. P. 712–722. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-4-712-722> (In Russian)
- Makarov S. S., Kalashnikova E. A. 2017. Vliianie sostava pitatel'noi sredy na klonal'noe mikrorazmnozhenie zhimolosti s'edobnoi [The influence of the composition of the nutrient medium on the clonal micropropagation of edible honeysuckle] // *Plodovodstvo i iagodovodstvo Rossii*. T. XLIX. P. 217–222. (In Russian)
- Makarov S. S., Kuznetsova I. B. 2018. Vliianie regulatorov rosta na organogenez zhimolosti pri klonal'nom mikrorazmnozhenii [The influence of growth regulators on the organogenesis of honeysuckle during clonal micropropagation] // *Vestnik Novosibirskogo gos. agrarnogo un-ta*. T. 49. № 4. P. 36–42. <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2018-49-4-36-42> (In Russian)
- Murashige T., Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures // *Physiologia plantarum*. V. 15. N. 3. P. 473–497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- Orlova N. D., Raeva-Bogoslvskaia E. N., Molkanova O. I. 2022. Sovershenstvovanie metodiki klonal'nogo mikrorazmnozheniia perspektivnykh sortov *Lonicera caerulea* L. [Improving the technique of clonal micropropagation of promising varieties of *Lonicera caerulea* L.] // *Lesnoi vestnik*. T. 26. № 3. P. 85–92. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-3-85-9 (In Russian)
- Quoirin M., Lepoivre P. 1977. Improved medium for *in vitro* culture of *Prunus* sp. // *Acta Hort.* V. 78. P. 437–442.

Сведения об авторах

Степченко Наталья Игоревна
магистрант кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: silina.nata@mail.ru

Немцова Елена Валентиновна
к. б. н., доцент кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: elenanemz@mail.ru

Stepchenko Natalia Igorevna
postgraduate of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: silina.nata@mail.ru

Nemtsova Elena Valentinovna
Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: elenanemz@mail.ru

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.5

МОНИТОРИНГ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *BOTRYCHUM LUNARIA* (L.) SW. (*OPHIOGLOSSACEAE*) В ФОКИНСКОМ УЧАСТКОВОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© А. В. Шапурко
A. V. Shapurko

Monitoring of *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) coenopopulations
in the Fokinskoye district forestry in the Bryansk Region

Брянский филиал ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных»
241520, Брянская область, Брянский р-н, с. Супонево, ул. Шоссейная, д. 7.
Тел.: +7 (4832) 32-77-17, e-mail: schapurko.anton@yandex.ru

Аннотация. В сообщении обсуждаются вопросы мониторинга ценопопуляций редкого вида *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) в Брянской области. В 2022 г., после 10-летнего перерыва, выполнена повторная находка вида в сосновых лесах Фокинского участкового лесничества, выявлены лимитирующие факторы, среди которых изменение состава и структуры сосновых насаждений под влиянием вредителя соснового пилильщика. Анализ образцов *B. lunaria* в будущем может послужить выяснению вопросов систематики гроздовника полулунного и близких таксонов в средней России и Европе.

Ключевые слова: *Botrychium lunaria*, флористические находки, фитоценоотические связи, Брянская область.

Abstract. The report discusses issues of coenopopulations monitoring of the rare species *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) in the Bryansk Region. In 2022, after a 10-year break, the species was re-discovered in the pine forests of the Fokinsky district forestry; limiting factors were identified, including changes in the composition and structure of pine forests under the influence of the pine sawfly pest. Analysis of samples of *B. lunaria* in the future may serve to clarify issues of taxonomy of the species and related taxa in Central Russia and Europe.

Keywords: *Botrychium lunaria*, floristic finding, phytocoenotic connections, Bryansk Region.

DOI: 10.22281/2686-9713-2024-1-104-109

Botrychium lunaria (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) – многолетний корневищный папоротник, имеющий преимущественно циркумполярное распространение в Евразии, Северной Америке и Гренландии, а также в Северной Африке, Гималаях и умеренных зонах Австралии, Тасмании, Новой Зеландии и Южной Америки (Bobrov, 1974). В средней России этот вид найден во всех регионах, но к северу встречается чаще; по-видимому, численность его в южных областях сократилась (Maevskii, 2014).

В Брянской области *B. lunaria* является редким, занесён в региональную красную книгу (категория – 3) и отмечен в 20 местонахождениях на территории 10 муниципальных районов: Брянский, Выгоничский, Дятьковский, Жуковский, Клетнянский, Новозыбковский, Погарский, Стародубский, Суземский, Трубчевский (Krasnaia..., 2016). В последнее десятилетие вид отмечался крайне редко. С момента выхода второго издания Красной книги Брянской области было обнаружено единственное новое местонахождение: Суземский р-н, Кокоревское городское поселение, 1 растение, 18.06.2022, Ю. Н. Винокуров (<https://www.inaturalist.org/observations/122521763>). В соседних субъектах Российской Федерации также занесён в Красные книги Калужской (3), Курской (2) Орловской (1) и Смоленской (4) областей (Krasnaia..., 2016).

B. lunaria в нашем регионе растёт в широколиственных, широколиственно-еловых и сосновых лесах разного состава, на их замоховелых опушках, на свежих и сырых лугах. Указывается для мезофитных широколиственных лесов с участием *Picea abies*¹ асс. *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 (Bulokhov et al., 2016; Krasnaia..., 2016).

В 2011–2023 гг. нами неоднократно обследовались елово-сосновые разнотравно-кустарничково-зеленомошные леса Фокинского участкового лесничества, расположенного севернее Брянска, где 30.07.2013 нами был найден *B. lunaria* (Krasnaia..., 2016). В этих же местообитаниях на данной территории отмечался и другой редкий папоротник – *B. multifidum*; численность ценопопуляций обоих видов была низкой (Shapurko, 2013; Krasnaia..., 2016). Типичные местообитания гроздовников на данной территории – мелкоконтурные умеренно затенённые замоховелые поляны по краям лесных массивов, в том числе прилегающие к лесным дорогам и просекам, с сомкнутым покровом из *Rhitiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum* с участием *Hylocomium splendens* и др.

Несмотря на ежегодные флористические исследования на данной территории, в течение последних 10 лет *B. lunaria* здесь не отмечался. В 2022 г. нами были специально обследованы описанные выше местообитания, где снова удалось обнаружить гроздовник полулунный. Ниже приведено описание находки.

Брянская область, Брянский р-н, севернее п. Дарковичи, Фокинское участковое лесничество, кв. 88 (рис. 1), замоховелые поляны и разреженные сосновые леса, А. В. Шапурко, Ю. А. Семенищенков, 26.06.2022.



Рис. 1. Местонахождения *Botrichium lunaria* в Фокинском участковом лесничестве (показаны красными пуансонами).

Fig. 1. Localities of *Botrichium lunaria* in Fokinskoye district forestry (red poinsones).

¹ Названия сосудистых растений даны по «Флоре средней полосы...» (Maevskii, 2014), мохообразных – по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006).

Разреженный древостой первого подъяруса сомкнутостью около 50% состоит из *Pinus sylvestris* 25 м в высоту. Во втором подъярусе – редкие деревья *Picea abies*, *Acer platanoides*.

В подлеске с небольшой сомкнутостью встречаются: *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, подрост *Acer platanoides* и *Sorbus aucuparia*. Сомкнутость подлеска – менее 10%.

В травяном ярусе отсутствуют доминанты; его составляют виды разнотравья, среди которых многие лесо-опушечные виды, в том числе *Agrimonia eupatoria*, *Astragalus glycyphyllos*, *Clinopodium vulgare*, *Fragaria vesca*, *Geranium sylvaticum*, *Melampyrum nemorosum*, *Rubus saxatilis*. Проективное покрытие яруса – 40%.

Моховой покров неравномерный, состоит из *Rhitiadelphus triquetrus* с обилием около 5%.

Выполнено геоботаническое описание типичного растительного сообщества с участием *B. lunaria* на площади в 400 м². Обилие видов дано по семибальной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964); обозначения ярусов и подъярусов: А – первый древесный подъярус, В – второй древесный подъярус, С – кустарниковый ярус, подлесок, Д – травяной ярус); 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%.

Флористический состав: *Pinus sylvestris* А (3), *Acer platanoides* В (+), *Picea abies* В (+), *Acer platanoides* С (1), *Corylus avellana* С (г), *Euonymus verrucosa* С (+), *Frangula alnus* С (г), *Lonicera xylosteum* С (г), *Sorbus aucuparia* С (2), *Quercus robur* С (г), *Achillea millefolium* Д (г), *Agrimonia eupatoria* Д (г), *Astragalus glycyphyllos* Д (г), *Botrichium lunaria* Д (г), *Brachypodium pinnatum* Д (г), *Calamagrostis epigaeos* Д (г), *Centaurea scabiosa* Д (г), *Clinopodium vulgare* Д (г), *Convallaria majalis* Д (2), *Digitalis grandiflora* Д (г), *Festuca gigantea* Д (г), *Fragaria vesca* Д (+), *Galium mollugo* Д (г), *Geranium sylvaticum* Д (+), *Geum rivale* Д (г), *Geum urbanum* Д (г), *Hieracium sibiricum* Д (г), *Hieracium umbellatum* Д (г), *Knautia arvensis* Д (г), *Luzula pilosa* Д (г), *Maianthemum bifolium* Д (г), *Melampyrum nemorosum* Д (+), *Melica nutans* Д (г), *Orthilia secunda* Д (+), *Peucedanum oreoselinum* Д (г), *Platanthera bifolia* Д (г), *Prunella vulgaris* Д (г), *Pteridium aquilinum* Д (3), *Pulmonaria obscura* Д (г), *Rubus saxatilis* Д (1), *Silene nutans* Д (г), *Trifolium alpestre* Д (1), *Turritia glabra* Д (г), *Veronica chamaedrys* Д (+), *Vicia cassubica* Д (г), *Viola nemoralis* Д (г), *Viscaria vulgaris* Д (г), *Dicranum polysetum* Е (г), *Plagiomnium affine* Е (г), *Rhitiadelphus triquetrus* Е (1).

Данное сообщество относится к асс. ***Peucedano oreoselini–Pinetum sylvestris*** W. Mat. (1962) 1973, которая объединяет суббореальные кустарничково-зеленомошно-разнотравные сосновые леса (Sharurko, 2013).

Всего на маршруте отмечены 10 растений, небольшими группами по 2–3 растения в стадии спороношения; высота растений составила 3,0–7,0 см.

Вызывает интерес отсутствие находок *B. lunaria* на изучаемой территории в предыдущие годы. Известно, что данный вид – достаточно светолюбивое растение, способное обитать на бедных, в том числе песчаных почвах. Это геофит, который на всех стадиях развития находится в симбиозе с микоризообразующими грибами. Размножается спорами и корневыми отпрысками. Можно предположить, что обнаружение растений на поверхности затрудняются внутренними циклами в ценопопуляциях гроздовника, а также возможностью длительного подземного скрытого развития (Gubanov et al., 2002; Krinitsyn, 2004). В литературе отмечено, что растение может «выпасть» из травостоя на время до 5 лет; в это время побеги с корнями питаются под землей микотрофно. Нередко зачаток спороносного сегмента прекращает развитие, и на поверхности почвы формируется лишь стерильная пластинка, в основании которой виден рудимент спороносного сегмента (Krinitsyn, Chistiakov, 2020). В засушливые и последующие годы переходит в состояние покоя, продолжительность которого составляет 1–2 года, но зафиксирован и 10-летний период. Он иногда совпадает с явлением реверсии; перемены в надземном развитии связывают с неблагоприятными условиями (Krinitsyn et al., 2020).

Любопытно, но практически одновременно с нашей находкой, 18.06.2022, *B. lunaria* был обнаружен в большом количестве в Хотынецком р-не Орловской области в национальном парке «Орловское полесье» (Abadonova, 2022). Возможно, данный факт может свидетельствовать об общих экологических тенденциях на смежных территориях в условиях относительно однородного климата.

К лимитирующим факторам для вида на изучаемой территории относятся рубки леса, лесные пожары, конкуренция с другими травянистыми растениями, интенсивные изменения местообитаний при медленном развитии растений. Однако в описанном нами местонахождении значимым фактором негативного воздействия можно считать изменение состава и структуры древостоев сосны в связи со вспышкой численности вредителя – соснового пилильщика. Сосна повреждена во всех ярусах; в 2022 г. наблюдалось частичное или полное отсутствие хвои на деревьях 60–70-летнего возраста на отдельных участках. Следует отметить, что с 2010 г. в этих лесных массивах ель существенно пострадала от вредителя короеда типографа, однако чистые ельники на данных участках редки, поэтому повреждение древостоя было слабо заметно. Поражения вредителями совпали с падением уровня грунтовых вод в последнее десятилетие, что, отчасти, могло вызывать угнетение древостоев. Их осветление приводит к формированию полидоминантных разнотравных сообществ, в которых нарастает затенение приземного яруса; повышение проективного покрытия травянистых растений угнетает моховой покров. В случае же гибели сосны на исследуемых участках, ценопопуляциям гроздовника грозит уничтожение.



Рис. 2. Растения *Botrychium lunaria* из Фокинского участкового лесничества. Справа – образец с сильно редуцированными долями стерильного сегмента вайи. Фото: А. В. Шапурко.

Fig. 2. *Botrychium lunaria* plants from the Fokinsky district forestry. On the right is a specimen with highly reduced lobes of the sterile frond segment. Photo: A. V. Shapurko.

Лесные образцы *B. lunaria* морфологически существенно отличаются от отмечаемых ранее в Брянской области на открытых местообитаниях (BRSU). Растения из Фокинского участкового лесничества имеют своеобразные по форме доли вайи, часто сильно редуцированные (рис. 2). Данные особенности в будущем могут послужить для анализа полиморфизма ценопопуляций гроздовника в средней России и Европе. Как показали исследования последних лет (Mossion et al., 2022), *Botrychium lunaria* (L.) Sw. представляет собой группу

близкородственных таксонов, имеющих широкое распространение в умеренно-циркумбореальном поясе. До недавнего времени в этой группе выделялись два вида – *B. lunaria* и *B. crenulatum* W. H. Wagner, но молекулярные исследования в Северной Америке и Северной Европе привели к идентификации и описанию пяти новых таксонов (*B. lunaria* var. *melzeri*, *B. neolunaria*, *B. nordicum*, *B. tunix* и *B. yaaxudakeit* Stensvold & Farrar). По результатам филогенетического исследования 513 образцов из Евразии, на основе сочетания морфологических, молекулярных и экологических данных были предложены четыре новых евразийских вида (*B. himalayense*, *B. orientale*, *B. nemus*, *B. rotundum*) и уточнено описание ранее синонимизированного вида *B. onondagense* (Underw.) Butters & Abbe, который встречается как в Европе, так и Северной Америке (Mossion et al., 2022). Нуждается в изучении возможность отнесения растений, обитающих на территории Брянской и соседних областей, к одному из перечисленных новых таксонов.

Обследование некоторых ранее известных местонахождений *B. lunaria* в Брянской области в 2022–2023 гг. не дало результатов. Так, например, ранее единичные растения отмечались на опушках кустарничково-зеленомошных сосняков в окрестностях учебно-полевой станции Брянского госуниверситета им. академика И. Г. Петровского в п. Усовье (Выгоничский р-н) (BRSU; Krasnaia..., 2016). В 2019–2023 гг. растения там найдены не были.

Список литературы

- [Abadonova] Абадонова М. Н. 2022. О находке редкого вида *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) в национальном парке «Орловское поле» // Разнообразие растительного мира. № 2 (13). С. 57–59. DOI: 10.22281/2686-9713-2022-2-57-59
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.
- [Bobrov] Бобров А. Е. 1974. Флора европейской части СССР (отв. ред. А. А. Фёдоров). Т. 1. Л.: Наука. 205 с.
- [Bulokhov et al.] Булохов А. Д., Семеновичев 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.
- [Gubanov et al.] Губанов И. А., Киселёва К. В., Новиков В. С., Тухомиров В. Н. 2002. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. – Гроздовник полудунный // Иллюстрированный определитель растений Средней России в 3 т. Т. 1: Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М.: Тов. науч. изд. КМК. С. 72.
- 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. [Krasnaia...] Красная книга Брянской области. 2016. Ред. А. Д. Булохов, Н. Н. Панасенко, Ю. А. Семеновичев, Е. Ф. Ситникова. 2-е изд. Брянск: РИО БГУ. 432 с.
- [Krinitzsyn] Креницын И. Г. 2004. Онтогенез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw. в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России: Дис. ... канд. биол. наук. Кострома. 202 с.
- [Krinitzsyn et al.] Креницын И. Г., Зонтиков Д. Н., Baghizadeh A., Behroozi P. Биоморфологический анализ и структура популяций спорофита *Botrychium lunaria* (L.) Sw. // Растительное разнообразие: состояние, тренды, концепция сохранения: Тез. докл. Всерос. конф. с участием иностранных учёных. Новосибирск, 30 сентября – 3 октября 2020 г. Новосибирск: Академиздат. С. 98.
- [Krinitzsyn, Chistiakov] Креницын И. Г., Чистяков С. А. 2020. Биоморфология, структура, динамика и мониторинг популяций архегоният, на примере представителей класса *Ophioglossopsida*, в разновозрастных южнотаёжных лесах заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Сеницына на разных стадиях сукцессии. Отчёт о научно-исследовательской работе. URL: <https://kologrivskiy-les.ru/wp-content/uploads/2020/04/MONITORING-POPULYATSIJ-ARHEGONIAT.pdf>. Дата обращения: 12.08.2023.
- 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.
- [Maevskii] Маевский П. Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 11-е. М.: Тов. науч. изд. КМК. 635 с.
- Mossion V., Koenen E., Grant J., Croll D., Farrar D. R., Kessler M. 2022. Global diversification of the common moonwort ferns (*Botrychium lunaria* group, *Ophioglossaceae*) was mainly driven by Pleistocene climatic shifts // bioRxiv preprint. 42 p. <https://doi.org/10.1101/2022.09.28.509846>
- [Shapurko] Шапурко А. В. 2013. Эколого-флористическая классификация лесной растительности Ветминско-Болвинского междуречья (в пределах Брянской и Калужской областей): Дис. ... канд. биол. наук. Брянск. 500 с.

References

- Abadonova M. N. 2022. O nakhodke redkogo vida *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) v natsional'nom parke «Orlovskoe poles'e» [About the find of a rare species *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) in the Oryol Polesye National Park] // Raznoobrazie rastitel'nogo mira. № 2 (13). P. 57–59. DOI: 10.22281/2686-9713-2022-2-57-59
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.

- Bobrov A. E.* 1974. Flora evropeiskoi chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR] (otv. red. A. A. Fedorov). T. 1. Leningrad: Nauka. 205 p.
- Bulokhov A. D., Semenishchenkov Iu. 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.
- Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N.* 2002. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. – Grozdovnik polulunnyi [Illustrated guide to plants of Central Russia in 3 volumes. T. 1: Ferns, horsetails, mosses, gymnosperms, angiosperms (monocots)] // *Illustrirovannii opredelitel' rastenii Srednei Rossii v 3 t. T. 1: Paprotniki, khvoshchi, plauny, golosemnyye, pokrytosemnyye (odnodol'nye)*. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. P. 72.
- 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.
- Krasnaia kniga Brianskoi oblasti [Red Data Book of the Bryansk Region]. 2016. Red. A. D. Bulokhov, N. N. Panasenkov, Iu. A. Semenishchenkov, E. F. Sitnikova. 2-e izd. Bryansk: RIO BGU. 432 p.
- Krinit'syn I. G.* 2004. Ontogenez i struktura populatsii sporofitov nekotorykh vidov roda *Botrychium* Sw. v podzonakh iuzhnoi taigi i podtaigi Evropeiskoi Rossii [Ontogenesis and structure of sporophyte populations of some species of the genus *Botrychium* Sw. in the subzones of the southern taiga and subtaiga of European Russia]: Dis. ... kand. biol. nauk. Kostroma. 202 p.
- Krinit'syn I. G., Zontikov D. N., Baghizadeh A., Behrooz P.* Biomorfologicheskii analiz i struktura populatsii sporofita *Botrychium lunaria* (L.) Sw. [Biomorphological analysis and population structure of the sporophyte *Botrychium lunaria* (L.) Sw.] // *Rastitel'noe raznoobrazie: sostoianie, trendy, kontseptsii sokhraneniia*: Tez. dokl. Vseros. konf. s uchastiem inostrannykh uchenykh. Novosibirsk, 30 sentiabria – 3 oktiabria 2020 g. Novosibirsk: Akademizdat. P. 98.
- Krinit'syn I. G., Chistiakov S. A.* 2020. Biomorfologiya, struktura, dinamika i monitoring populatsii arhegoniat, na primere predstavitelei klassa *Ophioglossopsida*, v raznovozrastnykh iuzhnotaiezhnykh lesakh zapovednika «Kologrivskii les» im. M. G. Sinitsyna na raznykh stadiiakh suksessii [Biomorphology, structure, dynamics and monitoring of arhegoniata populations, using the example of representatives of the class *Ophioglossopsida*, in uneven-aged southern taiga forests of the Kologrivsky Forest Nature Reserve named after. M. G. Sinitsyn at different stages of succession]. Otchet o nauchno-issledovatel'skoi rabote. URL: <https://kologrivskiy-les.ru/wp-content/uploads/2020/04/MONITORING-POPULYATSIJ-ARHEGONIAT.pdf>. Date of address: 12.08.2023.
- 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.
- Maevskii P. F.* 2014. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii [Flora of the central zone of the European part of Russia]. Izd. 11-e. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 635 p.
- Mossion V., Koenen E., Grant J., Croll D., Farrar D. R., Kessler M.* 2022. Global diversification of the common moonwort ferns (*Botrychium lunaria* group, *Ophioglossaceae*) was mainly driven by Pleistocene climatic shifts // bioRxiv preprint. 42 p. <https://doi.org/10.1101/2022.09.28.509846>
- Shapurko A. V.* 2013. Ekologo-floristicheskaiia klassifikatsiia lesnoi rastitel'nosti Vet'minsko-Bolvinskogo mezhdurech'ia (v predelakh Brianskoi i Kaluzhskoi oblasti) [Ecologo-floristic classification of forest vegetation of the Vetma-Bolvinsky interfluvium (within the Bryansk and Kaluga Regions)]: Dis. ... kand. biol. nauk. Bryansk. 500 p.

Сведения об авторах

Шатурко Антон Васильевич

к. б. н., инженер

ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных», Сулонево

E-mail: schapurko.anton@yandex.ru

Shapurko Anton Vasil'evich

Ph. D. in Biological Sciences, engineer

Federal Center for Animal Health, Suponevo

E-mail: schapurko.anton@yandex.ru

СОДЕРЖАНИЕ

Флористика

Кучеров И. Б., Зверев А. А., Чиненко С. В. Ценогические позиции гипоаркто-бореальных видов растений и лишайников в сообществах тундры и тайги Европейской России 4–45

Геоботаника

Булохов А. Д., Купреев В. Э., Семенищенков Ю. А., Харин А. В. Об ассоциации разнотравно-мелкозлаковых псаммофитных лугов с доминированием *Agrostis capillaris* L. в Южном Нечерноземье России 46–61

Полюянов А. В. Сообщества остепнённых опушек Верхнего Поосколья (в пределах Курской области) 62–71

Соколова Т. А., Ермолаева О. Ю. Сообщества класса *Crataego-Prunetea* Tx. 1962 nom. conserv. propos. в степной части бассейна р. Дон 72–90

Таран Г. С. *Eragrostietum amurensis (Isoëto-Nanojuncetea)*, новая ассоциация из поймы реки Оби (Томская область, Россия) 91–97

Биотехнология

Степченко Н. И., Немцова Е. В. Влияние состава питательной среды на клональное микроразмножение *Lonicera caerulea* L. сорта Мичуринское диво в культуре *in vitro* 98–103

Сообщения

Шапурко А. В. Мониторинг ценопопуляций *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) в Фокинском участковом лесничестве Брянской области 104–109

CONTENTS

Flora studying

Kucherov I. B., Zverev A. A., Chinenko S. V. Phytocoenotical positions of hypoarctic-boreal plant and lichen species in tundra and taiga zone communities of European Russia 4–45

Geobotany

Bulokhov A. D., Kupreev V. E., Semenishchenkov Yu. A., Kharin A. V. On the association of psammophylous forb-small-grass meadows dominated by *Agrostis capillaris* L. in the Southern Nechernozemye of Russia 46–61

Poluyanov A. V. The communities of the steppe-edges of the upper reaches of the Oskol River (in the Kursk Region) 62–71

Sokolova T. A., Ermolaeva O. Yu. Communities of the class *Crataego-Prunetea* Tx. 1962 nom. conserv. propos. in the steppe part of the Don River basin 72–90

Taran G. S. *Eragrostietum amurensis (Isoëto-Nanojuncetea)*, a new association from the Ob River floodplain (Tomsk Region, Russia) 91–97

Biotechnology

Stepchenko N. I., Nemtsova E. V. The influence of a tissue culture media-composition on the microclonal propagation of *Lonicera caerulea* L. var. Michurinskoye divo cultivated *in vitro* 98–103

Reports

Shapurko A. V. Monitoring of *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossaceae*) coenopopulations in the Fokinskoye district forestry in the Bryansk Region 104–109

Сетевое издание
Разнообразие растительного мира

Зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Реестровая запись
ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.

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

Оригинал-макет – *Ю. А. Семенецков*
Художник – *М. А. Астахова*

На обложке – *Prunus spinosa* L.

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. 14

Дата размещения сетевого издания в сети Интернет
на официальном сайте <https://dpw-brgu.ru>: 22.02.2024