
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 ценоотические 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 вакцинниетальной и бетулярной свитами растительности. Находки гипоаркто-бореальных видов вакцинниетальной 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 вакцинниетальной 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 флороэлемент, 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 vaccinieta 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.) Tzel.), *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 ценозических позиций гипоаркто-бореальных видов выделены в целом те же укрупнённые типы сообществ, что и при анализе позиций гипоарктических видов (Kucherov et al., 2023 b).

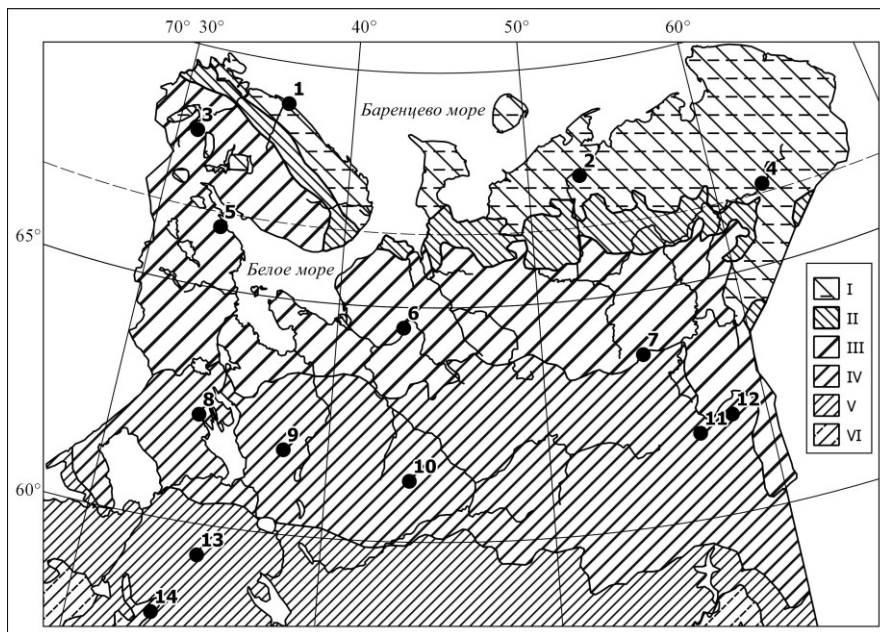


Рис. Местоположение обследованных территорий (Kucherov et al., 2023 b).

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 ценотических позиций сосу-
дистых 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 лишайносинузий (Mucina et al., 2016; и др.), но и на уровне лесного
сообщества в целом. При этом они формируют единые детерминантные группы вместе
с сосудистыми растениями (Kucherov, 2016, 2019; Kucherov et al., 2021). При необходимости
значимости множественной позитивной сопряжённости видов в этих группах подтверждает-
ется непараметрическим Q-критерием Кокрена (Kucherov, 2019, 2021).

При оценке тяготения гипоаркто-бореальных видов к тем или иным экологи-
ценотическим и историческим свитам растительности привлечены данные для более об-
ширных территорий, включая Центральную Европу, Урал и север Сибири. При этом наряду
с литературными сведениями использованы материалы полевых наблюдений авторов. Пе-
риодизация 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. phyllicifolia</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. phyllicifolia</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>Carex aquatilis</i>	–	–	14 ⁺	8 ¹	–	6 ⁺	15 ¹	100 ³¹	–	3	74 ¹⁵	–	–	10 ¹	–	3 ⁺
<i>C. vaginata</i>	7 ⁺	25 ⁺	57 ²	67 ⁺	–	37 ¹	2 ⁺	–	–	–	18 ¹	4 ⁺	29 ⁺	53 ¹	–	49 ¹
<i>Listera cordata</i>	–	–	57 ⁺	17 ⁺	–	4 ⁺	–	–	–	–	5 ⁺	15 ⁺	63 ¹	50 ⁺	–	11 ⁺
<i>Salix lapponum</i>	–	–	–	17 ⁺	–	2 ⁺	13 ⁺	–	–	–	47 ¹⁰	–	–	10 ⁺	–	5 ⁺
<i>S. phyllicifolia</i>	–	19 ⁺	14 ⁺	17 ¹	–	–	2 ⁺	43 ⁵	–	15	97 ³²	–	8 ⁺	45 ²	5 ⁺	5 ⁺
<i>Rubus arcticus</i>	–	–	14 ⁺	8 ⁺	–	4 ⁺	–	14 ¹	–	–	42 ⁺	4 ⁺	8 ⁺	8 ⁺	–	8 ⁺
<i>Geranium sylvaticum</i>	–	–	71 ²	8 ⁺	–	4 ⁺	–	14 ⁺	–	12	26 ¹	7 ⁺	100 ¹⁴	18 ⁺	–	14 ⁺
<i>Ledum palustre</i>	4 ⁺	31 ⁺	43 ⁺	83 ¹	–	59 ²	4 ⁺	–	–	–	16 ⁺	40 ⁺	–	85 ⁷	62 ³	95 ¹¹
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	–	–	–	–	–	63 ¹	6 ⁺	–	–	–	–	–	–	8 ⁺	–	62 ¹
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2 ⁺	69 ⁷	43 ³	100 ²¹	–	75 ³	9 ⁺	29 ⁺	–	+	39 ³	62 ⁴	25 ¹	85 ⁹	52 ³	100 ⁹
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	91 ¹⁴	56 ²	14 ⁺	17 ⁺	1 ⁴	31 ¹	4 ⁺	–	–	–	–	53 ²	8 ⁺	20 ⁺	93 ¹³	54 ²
<i>C. rangiferina</i> s. l.	74 ⁴	94 ²	14 ⁺	33 ⁺	2 ⁺	53 ⁴	4 ⁺	–	–	–	–	67 ³	8 ⁺	45 ¹	98 ¹⁶	78 ⁴
<i>C. stellaris</i>	80 ¹³	56 ³	14 ⁺	8 ⁺	2 ⁺	20 ¹	–	–	–	–	–	44 ³	–	13 ⁺	93 ²²	43 ¹
<i>n</i> ($\Sigma = 431$)	46	16	7	12	2	51	53	7	0	1	38	55	24	40	42	37

4. Стационар «Сивая Маска», южные гипоарктические тундры и крайнесеверная тайга, 67°N, 63°E; GDD=245; K=45,9

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	–	35 ¹	63 ¹	–	13 ⁺	–	–	–	–	13 ⁺	–	78 ²	–	81 ³	–	–
<i>Festuca ovina</i> s. l.	30 ⁺	35 ¹	8 ⁺	–	88 ³	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex aquatilis</i>	–	–	2 ⁺	–	–	17 ¹	45 ⁴	2 ³⁰	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. globularis</i>	80 ²	93 ⁴	100 ⁴	–	63 ¹	59 ⁴	4 ⁺	–	–	6 ⁺	–	56 ¹	–	100 ⁵	–	–
<i>Listera cordata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14 ⁺	–	–
<i>Salix lapponum</i>	–	20 ⁺	45 ¹	–	25 ⁺	17 ¹	8 ⁺	1 ¹	–	44 ⁴	55 ⁷	–	–	–	–	–
<i>S. phyllicifolia</i>	90 ¹	95 ³	69 ²	–	88 ¹	–	–	–	70 ²	94 ¹⁵	100 ³⁹	–	–	24 ¹	–	–
<i>Rubus arcticus</i>	–	25 ⁺	40 ¹	–	63 ¹	10 ¹	2 ⁺	–	80 ¹	94 ¹	65 ¹	67 ⁺	–	52 ¹	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	–	–	9 ⁺	–	–	–	–	–	100 ²	94 ²	70 ¹	–	–	–	–	–
<i>Ledum palustre</i>	90 ²	70 ¹	45 ¹	–	25 ⁺	39 ⁴	2 ⁺	–	–	–	–	44 ⁺	–	52 ¹	–	–
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	–	–	–	–	–	54 ²	24 ⁺	–	–	–	–	–	–	10 ⁺	–	–
<i>Vaccinium uliginosum</i> s. l.	–	90 ²	62 ¹	–	100 ³	39 ³	4 ⁺	–	–	–	–	78 ³	–	81 ³	–	–
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	70 ²	100 ³	72 ¹	–	100 ²	17 ²	–	–	–	–	–	100 ²	–	38 ⁺	–	–
<i>C. rangiferina</i> s. l.	30 ⁺	95 ²	79 ¹	–	88 ¹	22 ²	–	–	–	–	–	89 ¹	–	57 ¹	–	–
<i>C. stellaris</i>	–	28 ⁺	10 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	44 ⁺	–	14 ⁺	–	–
<i>n</i> ($\Sigma = 358$)	10	40	130	0	8	41	51	2	10	16	20	9	0	21	0	0

5. Южный берег губы Чула, «типичная» северная тайга, 66°N, 33°E; GDD=281; K=34,4

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	10 ¹	–	–	50 ³	2 ⁺	–	–	–	56 ⁹	–	6 ⁺	70 ¹	13 ⁺	24 ⁺	46 ¹	5 ⁺
<i>Festuca ovina</i> s. l.	50 ¹	–	–	43 ⁵	2 ⁴	–	–	–	33 ¹	–	–	2 ⁺	–	–	23 ¹	–
<i>Carex aquatilis</i>	–	–	–	–	–	–	8 ⁺	3 ⁷	–	–	38 ²	–	–	12 ⁺	–	–
<i>C. globularis</i>	20 ⁺	–	2 ¹	4 ⁺	–	18 ²	3 ⁺	–	11 ⁺	–	13 ⁺	44 ¹	38 ¹	86 ⁴	5 ⁺	65 ⁶
<i>C. vaginata</i>	–	–	–	–	–	8 ⁺	–	–	33 ⁺	–	13 ⁺	2 ⁺	38 ⁺	11 ⁺	–	11 ⁺
<i>Listera cordata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13 ⁺	11 ⁺	–	3 ⁺
<i>Salix lapponum</i>	–	–	–	–	–	12 ⁺	11 ¹	–	–	–	31 ³	–	–	5 ⁺	–	7 ⁺
<i>S. phyllicifolia</i>	20 ⁺	–	–	11 ⁺	–	20 ²	13 ¹	–	33 ³	–	100 ⁵¹	4 ⁺	50 ⁺	21 ¹	4 ⁺	12 ¹
<i>Rubus arcticus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13 ⁺	–	13 ⁺	1 ⁺	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i>	–	–	–	18 ⁺	1 ¹	–	–	–	67 ¹⁵	–	6 ⁺	11 ⁺	88 ⁷	4 ⁺	–	–
<i>Ledum palustre</i>	50 ³	–	2 ⁶	25 ¹	1 ⁺	43 ²	8 ⁺	–	–	–	6 ⁺	79 ¹⁷	–	72 ¹²	52 ⁵	93 ¹⁶
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	–	–	1 ⁺	–	–	31 ⁺	26 ¹	–	–	–	–	–	–	4 ⁺	2 ⁺	12 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	80 ⁵	–	2 ⁵	54 ³	2 ⁺	57 ³	13 ⁺	–	33 ⁺	–	50 ¹	33 ²	–	43 ⁴	64 ²	97 ⁸
<i>Cladonia arbuscula</i> s. l.	90 ¹⁰	–	1 ⁺	39 ⁴	2 ⁸	12 ⁺	8 ⁺	–	22 ⁺	–	–	14 ⁺	–	8 ⁺	86 ¹⁰	21 ⁺
<i>C. rangiferina</i> s. l.	80 ⁶	–	1 ⁺	32 ²	1 ¹	20 ¹	16 ⁺	–	–	–	–	30 ⁺	–	8 ⁺	82 ¹¹	37 ²
<i>C. stellaris</i>	70 ⁶	–	1 ⁺	36 ⁶	–	6 ²	8 ⁺	–	–	–	–	9 ⁺	–	–	66 ¹⁰	15 ¹
<i>n</i> ($\Sigma = 431$)	10	0	2	28	4	49	38	3	9	0	16	57	8	76	56	75

6. Пинежский заповедник и верховья р. Кулой, «типичная» северная тайга, 64°N, 43°E; GDD=451; K=38,4

<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	–	–	–	–	17 ⁺	–	–	–	–	–	–	95 ⁴	13 ⁺	33 ¹	19 ⁺	7 ⁺
<i>Festuca ovina</i> s. l.	–	–	–	–	100 ²	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10 ⁺	–
<i>Carex aquatilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	50	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. globularis</i>	–	–	–	–	–	20 ⁴	3 ⁺	–	–	–	–	16 ⁺	3 ⁺	93 ¹⁹	–	82 ²⁴
<i>C. vaginata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9 ⁺	1 ⁺	–	–
<i>Listera cordata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7 ⁺	–	–
<i>Salix lapponum</i>	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	–	4 ⁺
<i>S. phyllicifolia</i>	–	–	–	–	–	–	1 ⁺	–	–	–	80 ⁵⁶	–	–	6 ⁺	–	4 ⁺
<i>Rubus arcticus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10 ⁺	2 ⁺	19 ⁺	4 ⁺	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	–	–	–	–	–	–	–	–	75 ⁵	–	30 ¹	3 ⁺	88 ⁷	10 ⁺	–	–
<i>Ledum palustre</i>	–	–	–	–	17 ³	12 ¹	–	–	–	–	–	11 ¹	–	20 ²	10 ²	54 ⁶

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-вые 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*. Позиции *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* в заболоченных лесах и на болотах тоже усиливаются. Сходные позиции 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 листовенничники (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 позиции 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 (Arktischeskaia..., 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 (Haarasaari, 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 ивняках 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°C (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 кустарниками, 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 полizonальные 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 криволесьях 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 ивняках. 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 ивняках 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 ивняках 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 ивняках 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 ивняках из *S. glauca* (*Trisetum sibirici–Salicetum glaucae* O. Lavrinenko et I. Lavrinenko 2021). Ещё более редок он в ивняках 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 ивняках и не переходят северной границы южных тундр, проявляя себя как ти-

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

Таким образом, наиболее северные находки *S. phyllicifolia* 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. phyllicifolia* и *S. lapponum* проходит по Енисею. Далее первый вид замещается *S. pulchra*, второй же полностью исчезает. И *S. phyllicifolia*, 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 (*Urtica dioica*–*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 крупнопоротниковых, 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 ивняках 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 ивняках из *Salix lapponum* (см. выше) (Korolyova, 2006), но наибольшего обилия достигает в субнивальных травяных ивняках 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 ивняках 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 ивняках 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 ивняках 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 ивняках и на пойменных лугах.

Мы видим, что **повсюду, кроме Кольского сектора, наиболее северные находки *G. sylvaticum* s. l. связаны с лугами и ивняками, 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 ивняках 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 (Silaeva 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 ерnikово-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 ивняково-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 , подтвержденные на уровне значимости $\alpha = 0,05$, выделены полужирным шрифтом и помечены знаком «*». «×» – коэффициент не определен 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 вечнозеленым, 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-полизоональным

(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 «нормальных 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 холодно-умеренные климатические интервалы. Развитие лишайниковых синузий 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 синузий 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 ивняках 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 ивнякам (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 ивнякам 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 плейстоцене (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 плейстоцене 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 плейстоцена, 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 плейстоцене. 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 межледникового 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 простирацию 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 околотовые 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 «малолежидниковья» 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 флорозэлемента, 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 флорозэлементов 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, Puzugov] 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., Кутенков С. А., Мамонтов В. Н., Попов С. Ю., Пучина 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., 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] 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.

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

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

Kuchеров 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.

Kuchеров 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>

[Kuchеров, Kutenkov] 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>

[Kuchеров, Kutenkov] 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>

[Kuchеров 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>

[Kuchеров, 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.

[Kuchеров, 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>

[Kuchеров, 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>

[Kuchеров 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. 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.
- [Morožova 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., Gavián 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.
- [Tsvel'ov] Цвелёв Н. Н. 1972. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР // *Бот. журн.* Т. 57. № 2. С. 161–172.
- [Tsvel'ov, 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'gov 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 tundry [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 sintaksononii 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 Valdaia]. 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-khvoshchovyie 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 pleistotsenovykh 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 kategoriiami 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 tundrach [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. Istoriia 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 golotsena 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 golotsene [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' geneticheskikh 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 sosnovo-elovykh 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 vznokhovoeniia i razvitiia temnokhvoinoi 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. Temnokhvoinye 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

Kuchеров 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