

УДК 581.9 (470.22)

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ ЦЕНОФЛОР ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

И. Б. КУЧЕРОВ ¹, Л. В. ФИЛИМОНОВА ², С. А. КУТЕНКОВ ²,
А. И. МАКСИМОВ ², Т. А. МАКСИМОВА ²

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург)

² Институт биологии Карельского научного центра РАН

По данным 537 геоботанических описаний лесной растительности заповедника «Кивач», в объеме каждого из 43 синтаксонов в ранге ассоциации либо варианта выделены ценофлоры сосудистых растений. Для каждой ценофлоры рассчитаны спектры широтных и хориономических фракций флоры. Соотношения фракций в спектре репрезентативны либо для конкретных классов экотопов (подножия склонов, речные долины, скальные обнажения), либо для типов или экологически близких групп типов леса В. Н. Сукачева. На основе соотнесения географических фракций ценофлор и результатов спорово-пыльцевого анализа предложена система миграционных элементов флоры, отражающая основные этапы становления лесных ценофлор в голоцене. Во всех ценофлорах выражено пребореальное «ядро» и существенна доля мигрантов бореального и атлантического периодов, однако атлантические виды доминируют по встречаемости лишь в ценофлорах приречных ельников южнотаежного типа. Генезис большинства ценофлор хвойных лесов таежного типа предположительно завершается к началу суббореального периода. Флоры сосняков на доломитах имеют континентальные черты в силу обогащенности суббореальным элементом. В незаболоченных мелколиственных лесах возрастает роль субатлантических мигрантов, сопутствующих человеку.

I. B. KUCHEROV, L. V. FILIMONOVA, S. A. KUTENKOV, A. I. MAKSIMOV,
T. A. MAKSIMOVA. PROPORTIONS OF SPECIES DISTRIBUTION TYPES IN VASCULAR FLORAS OF «KIVACH» RESERVE FOREST SYNTAXA

Vascular floras of 43 forest associations and variants are revealed on the basis of a set of 537 relevés made in Kivach nature reserve (middle taiga subzone; Karelia, Russia). For each of the floras, spectra of fractions of both latitudinal and general species distribution are calculated. Proportions of different fractions are seemingly characteristic either of particular classes of habitats (like slope bottoms, river valleys, or rock outcrops of different chemistry), or of forest types and groups of ecologically similar types following V. N. Sukachev's approach. As a result of synthesis of data on plant chorology and the Holocene spore/pollen spectra checked for the study area, the system of Holocene plant migration types which reflects the main stages of post-glacial forest flora formation is proposed. The Praeboreal «nucleus» is revealed and the proportions of the both Boreal and Atlantic migrants are pronounced in the floras of all the syntaxa. But only the flora of *Piceeta oxalidosa*, restricted to brook valleys, is dominated by the Atlantic element and hence displays the south-boreal features. The most of the coniferous forest syntaxa floras seem to have finished their genesis by the beginning of the Subboreal. Floras of basiphilous pine forests represent continental features due to their enrichment in the Subboreal element, whereas the proportion of species acting as man's followers in the Subatlanticum is higher in mesic small-leaved forests.

Ключевые слова: географические элементы флоры, Карелия, сосновые леса, еловые леса, мелколиственные леса, история формирования ценофлор, голоцен.

Разнообразие ландшафтных и, как следствие, лесорастительных условий, богатство локальной флоры и старовозрастность значительной части лесных массивов (Ивантер, Тихомиров, 1988; Кучеров и др., 1998 и др.) – все эти факторы в совокупности порождают высокий уровень ценоотического разнообразия лесов заповедника «Кивач», до сей поры выявленного преимущественно на типологическом уровне (Яковлев, Воронова, 1959). Неизученными оставались и флоры сосудистых растений в объеме единиц классификации растительности – ценофлоры (Юрцев, Камелин, 1991), прежде всего лесные. Между тем флоры лесов разных типов различаются не только по своему таксономическому составу, но и по структуре географических элементов, что говорит о различии в путях и времени их формирования в регионе. Последнее, в сочетании с результатами реконструкции палеорастительности по палинологическим данным, может существенно прояснить и уточнить историко-географические закономерности формирования лесных сообществ заповедника «Кивач» (и Европейского Севера в целом), наблюдаемых сегодня. Наша работа стремится сделать первые шаги на пути подобного синтеза.

Использованные данные, подходы и методы

В основу анализа положена выборка из 537 описаний лесной растительности заповедника «Кивач», из них 18 (сосняки коротконожковые Мунозерского кряжа) выполнены Я. Паалем в 1976 г., остальные – И. Б. Кучеровым и С. А. Кутенковым с 1996 по 2003 г. Все определения мхов выполнили А. И. Максимов и Т. А. Максимова. Классификация лесной растительности выполнена доминантно-детерминантным методом (Василевич, 1995); после табличной обработки данных и проверки их флористической однородности по критерию Кокрена (Василевич, 1995) выделено 43 синтаксона лесной растительности рангом от ассоциации до варианта – 15 синтаксонов сосновых и елово-сосновых, 15 еловых и 13 мелкоствольных лесов. Отдельно в качестве уникального объекта описан участок липняка, сохранившийся в долине р. Суны.

В объеме выявленных синтаксонов выделены ценофлоры сосудистых растений, после редукции ярусной принадлежности видов проанализированные по своей географической структуре (см. табл.). Для этого использована компьютерная программа IBIS 4.1 (Зверев, 1998). Распределение видов по широтным фракциям флоры дается согласно системе широтных элементов флор Восточной Фенноскандии (Кучеров, Науменко, 2000), детализирующей систему географических элементов М. Л. Раменской (1983). Распределение по хориономическим фракциям флоры проводится путем соотнесения видовых ареалов (Meusel et al., 1965–1992; Hultén, Fries, 1986) и схемы фло-

ристических областей Земли А. Л. Тахтаджяна (1978). Разработанная система хориономических фракций ранее апробирована при анализе структуры парциальных флор и высотной поясности в Лапландском заповеднике (Кучеров, Чепинога, 2004) и при стадийном анализе флоры Керетского архипелага (Кучеров и др., 2005). Система миграционно-генетических элементов флоры разработана на основе синтеза обеих упомянутых систем и данных шести стандартных спорово-пыльцевых диаграмм с территории заповедника (Филимонова, Еловицева, 1988; Филимонова, 1995, 2005) и сопредельных территорий Заонежья и бассейна р. Шуи (Елина и др., 2000). При всех видах анализа виды, относящиеся к каждой из фракций, «взвешены» по встречаемости в пределах синтаксона (Ивантер, Коросов, 1992, с. 26–27), что существенно снижает уровень «шума», порожденного встречами случайных видов. Этот алгоритм анализа уже доказал большую информативность по сравнению с традиционным анализом флор на основе одного лишь списочного состава (Кучеров и др., 2005), поэтому результаты последнего не приводятся.

Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову (1995), листостебельных мхов – по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников – по М. П. Андрееву и др. (Andreev et al., 1996). Ель всюду определена как *Picea × fennica*, поскольку в условиях полевого описания количественно разграничить этот вид и *P. abies* в большинстве случаев невозможно. Периодизация голоцена принята по шкале Блитта–Сернандера (Хотинский, 1977) с уточнениями для Карелии (Елина и др., 2000).

Обзор ценоотического разнообразия лесов заповедника «Кивач»

Ниже приводится перечень выделенных синтаксонов лесной растительности заповедника с перечислением (в порядке убывания средних значений проективного покрытия) основных доминантов по ярусам и указанием ландшафтной приуроченности сообществ. Ввиду большого объема данных подробная характеристика сообществ вкуче с обзорными таблицами будет опубликована отдельно. Отличия названий синтаксонов заболоченных лесов от опубликованных ранее (Кутенков, 2005) обусловлены региональной спецификой и меньшим объемом материала, вовлеченного в анализ.

I. Сосновые и елово-сосновые леса и редколесья

1а. Редкостойные сосняки (*Pinus sylvestris*) вересково (*Calluna vulgaris*)-брусничные (*Vaccinium vitis-idaea*) зеленомошно (*Pleurozium schreberi*)-лишайниковые (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia uncialis*) скальные. Вершины сельг, сложенных габбро-диабазам.

16. Редкостойные сосняки можжевельниковые (*Juniperus communis*) бруснично-чабрецово (*Thymus serpyllum*)-толокнянковые (*Arctostaphylos uva-ursi*) лишайниково (*Cladina arbuscula*)-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*) скальные. Выходы доломитов по кромке берега и по северным склонам на островах Сундозера.

2. Сосняки брусничные лишайниково (*Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*)-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*). Пески флювиогляциальной равнины.

3а. Сосняки с елью (*Picea × fennica*) черничные зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*). Склоны озов и сельг.

3б. Сосняки с елью травяно (*Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*)-черничные зеленомошные. Склоны озов, изредка пески флювиогляциальной равнины.

4а. Сосняки чернично-травяные (*Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Lathyrus vernus*, *Geranium sylvaticum*) зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*) скальные. Выходы габбро-диабазов на Мунозерском кряже и вдоль р. Суны; изредка верхние части склонов, сложенных моренным валунным суглинком.

4б. Сосняки можжевельниковые бруснично-травяные (доминанты те же) зеленомошные (также *Hylocomium splendens*) скальные. Выходы доломитов отступая от берега и по южным склонам на островах Сундозера; в сочетании с № 16.

5а. Сосняки с елью бруснично-черничные сфагново (*Sphagnum russowii*)-долгомошно- (*Polytrichum commune*)-зеленомошные скальные. Лощины и распадки в верхней части склонов сельг, в комплексе с № 1а.

5б. Сосняки с елью багульниково (*Ledum palustre*)-черничные долгомошные. Подножия склонов озов и сельг, окраины болот (как правило, узкой полосой).

6. Сосняки чернично-хвощовые (*Equisetum sylvaticum*) долгомошно-сфагновые (*Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*, *S. wulfianum*). Межзозовые понижения.

7а. Сосняки хвощово-высоковейниковые (*Calamagrostis phragmitoides*) сфагновые (*Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. centrale*). Межзозовые понижения более высокой степени обводненности.

7б. То же, вариант с *Menyanthes trifoliata*. Окраины безлесных сфагновых болот; изредка, преимущественно в восточной части заповедника.

8. Сосняки пушицево (*Eriophorum vaginatum*)-мелкоосоково (*Carex globularis*)-кустарничковые (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium myrtillus*) сфагновые (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*). Небольшие облесенные сфагновые болота в меж-

сельговых и межзозовых понижениях, реже краевая часть более крупных болот.

9а. Сосняки кустарничковые (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*) сфагновые (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*), вариант с морошкой (*Rubus chamaemorus*). Краевая облесенная часть сфагновых болот.

9б. То же, вариант с *Betula nana*. В комплексе с № 10а, полосой по внутреннему краю сплавины (берега озер Чудесная Ламба, Гимойла-мби; болото Сухая Ламба).

II. Еловые леса

10. Ельники черничные зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*). Уступы склонов моренных гряд, верхние и средние части склонов озов и сельг; редко (в силу богатства подстилающих горных пород).

11а. Ельники (в том числе с березой (*Betula pendula*)) травяно (*Calamagrostis arundinacea*)-черничные зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*). Как предыдущий тип; обычно.

11б. Ельники (в том числе с *Betula pubescens*) травяно-чернично-папоротничковые (*Gymnocarpium dryopteris*) зеленомошные. Нижние части склонов озов и сельг.

12а. Ельники с осиной (*Populus tremula*) кислично (*Oxalis acetosella*)-травяные (*Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Lathyrus vernus*) зеленомошные. Склоны моренных всхолмлений с тяжелыми почвами.

12б. Ельники с осиной, березой папоротничково-грушанково (*Pyrola rotundifolia*)-травяные (*Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*) зеленомошные (*Rhytidiadelphus triquetrus*). Подножия склонов моренных всхолмлений.

13. Ельники с черемухой (*Padus avium*), малиной (*Rubus idaeus*) папоротничково-кисличные. Дренажные участки долин лесных ручьев.

14. Ельники сероольховые (*Alnus incana*) коchedыжниково (*Athyrium filix-femina*)-хвощово-таволговые (*Filipendula ulmaria*) сфагново (*Sphagnum warnstorffii*)-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). Заболоченные долины ручьев.

15а. Ельники с березой дернистоосоково (*Carex cespitosa*)-таволговые сфагновые (*Sphagnum warnstorffii*), вариант с *Carex appropinquata* (на кочках *S. russowii*). Облесенные ключевые болота при основании склонов озов.

15б. То же, вариант с *Calamagrostis canescens*. Скрытопроточные межсельговые понижения.

15в. То же, вариант с *Petasites frigidus* (на кочках *Sphagnum centrale*). Межсельговые понижения с менее выраженной проточностью.

15г. То же, вариант с *Phragmites australis*, *Bistorta major* (на кочках *Sphagnum angustifolium*).

Окраины осоково-сфагновых болот с жестководным подтоком; редко.

16а. Ельники высоковейниково-хвощовые сфагновые (*S. girgensohnii*, на кочках *S. centrale*). Заболоченные межозовые и межсельговые понижения со сравнительно мощной (40–200 см и более) торфяной залежью.

16б. То же, вариант со *S. angustifolium*, *S. russowii* на кочках. Слабопроточные понижения с неглубокой (<40 см) торфяной залежью обычно поверх глинистого водоупора.

17. Ельники хвощово-черничные зеленомошно (*Hylocomium splendens*)-сфагновые (*Sphagnum girgensohnii*, *S. wulfianum*). Межозовые понижения с неглубокой (<20–30 см) торфяной залежью поверх песка либо щебня.

18. Ельники морошково-черничные сфагновые (*S. angustifolium*). Холодные (?) межозовые и межсельговые понижения с мощной – (40)150–200 см – торфяной залежью, краевые участки массивов сфагновых сосняков (№ 13); редко.

III. Мелколиственные леса

19. Березняки щучковые (*Deschampsia cespitosa*) и молиниевы (*Molinia caerulea*)-щучковые. Берега рек Суны и Сандалки, низкие берега озер Пандозеро и Сундозеро.

20. Березняки (*Betula pubescens*) чернично-молиниевые сфагново (*Sphagnum fimbriatum*, *S. centrale*)-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*) и долгомошные. Заболоченные берега оз. Пандозеро и р. Суны; редко.

21. Березняки хвощово-таволговые (средневозрастные). Опушки зарастающих лугов вокруг п. Кивач. Слабовыраженный, нечетко отграниченный тип.

22а. Березняки таволгово-высоковейниковые сфагновые (*Sphagnum warnstorffii*); вариант с *Carex cespitosa*. Окраины осоково-сфагновых болот (в том числе ключевых).

22б. То же, в том числе с сосной; вариант с *Phragmites australis*, *Comarum palustre*, *Sphagnum centrale*. Приручьевые и скрытопроточные межсельговые понижения.

23а. Осинники (в том числе с елью) травяные (*Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis*, *Lathyrus vernus*). Склоны моренных всхолмлений и озов, высокие берега р. Суны. Сменяются ельниками травяными.

23б. Осинники сероольховые хвощово-травяные (*Convallaria majalis*, *Poa nemoralis*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*). Нижняя треть береговых склонов р. Суны.

24. Осинники аконитово (*Aconitum septentrionale*)-снытевые (*Aegopodium podagraria*). Подножия склонов селы Мунозерского кряжа, старопашотные земли по южной границе заповедника, береговые склоны р. Суны. Сменяются ельниками травяными.

25. Сероольшаники с черемухой, малиной снытевые. Старопашотные земли вокруг дере-

вень близ озер Пертозеро и Мунозеро. Сменяются ельниками кисличными.

26. Сероольшаники таволгово-хвощовые. Опушки зарастающих сырых лугов вокруг п. Кивач и усадьбы заповедника. Нечетко отграниченный тип.

27. Иво (*Salix myrsinifolia*)-сероольшаники щучковые. Высокая пойма р. Суны и оз. Пандозеро.

28. Иво-сероольшаники остроосоковые (*Carex acuta*). Низкая пойма Суны и Пандозера, также р. Сандалки.

29. Черноольшаники (*Alnus glutinosa*; в том числе с елью) белокрыльниково (*Calla palustris*)-таволговые. Топкие участки проточных межсельговых понижений. При увеличении объема выборки выделяется вариант с *Equisetum fluviatile* и *Menyanthes trifoliata* в качестве доминантов 2-го порядка. Однако в границах заповедника такое деление статистически недостоверно.

IV. Фрагменты лесов с преобладанием широколиственных видов деревьев

30. Липняк (*Tilia cordata*) кисличный. Распад берегового склона в долине р. Суны близ оз. Гимойламби. Уникальное сообщество.

Ниже для краткости названия сообществ даются, где это возможно, без указания видов подлеска и мохового яруса, а также доминантов 2-го и 3-го порядков.

Географическая структура ценофлор (см. табл.)

СТРУКТУРА СПЕКТРОВ ШИРОТНЫХ ФРАКЦИЙ ФЛОРЫ

По соотношению трех «ведущих» фракций – бореальной, бореонеморальной и полизональной «южной» – ценофлоры лесов заповедника делятся на следующие группы.

1. Бореальные ценофлоры

1.1. Гипоаркто-бореальный тип. Сфагновые кустарничковые сосняки и морошковые ельники. Доля бореальных видов достигает 2/3 всего спектра. Обычны как болотные кустарнички (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*; виды перечислены по убыванию встречаемости) и осоки (*Carex globularis*, *C. pauciflora*), так и растения темнохвойно-таежного флористического комплекса (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Trientalis europaea*; Толмачев, 1954), сопутствующие *Picea fennica*. Последняя всегда присутствует в составе древостоя либо подроста, равно как и *Betula pubescens*. Бореонеморальных видов очень мало. Примерно поровну (10–15%) представлены полизональные (по умолчанию «южные»; *Pinus sylvestris*, *Melampyrum pratense*) и гипоарктические виды, последние – за счет высокой встречаемости *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus* и

Betula nana на фоне общей видовой бедности сообществ. В остальных ценофлорах доля гипоарктических видов ничтожно мала.

1.2. Выраженный бореальный тип. Сосняки багульниково-черничные и хвощово-высоковейниковые, сосняки и ельники чернично-хвощовые, березняки таволгово-высоковейниковые (сабельниковый вариант). Бореальных видов от 1/2 до 2/3. К видам темнохвойно-таежного комплекса, активным (в смысле Б. А. Юрцева (1968)) во флорах предыдущего типа, добавляются *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Dryopteris carthusiana*, *Lycopodium annotinum*. Высока также встречаемость *Calamagrostis phragmitoides*, *Rubus arcticus*, *Carex globularis*, *C. chordorrhiza*, *Comarum palustre*, *Salix aurita*. Полизональных и бореонеморальных видов мало и примерно поровну – от 1/6 до 1/4 спектра. В числе первых к сосне и *Melampyrum pratense* добавляются *Equisetum sylvaticum* (также *E. fluviatile*, *E. palustre*), *Juniperus communis*, *Angelica sylvestris*, *Solidago virgaurea*. Список вторых возглавляют *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, из трав – *Melampyrum sylvaticum*; в сосняках появляются *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*; в березняках обильна *Filipendula ulmaria*.

1.3. Бореонеморально-бореальный тип. Сосняки с елью травяно-черничные; ельники черничные, травяно- и папоротничково-черничные, дернистоосоково-таволговые; березняки таволгово-высоковейниковые (дернистоосоковый вариант); черноольшаники. Бореальные виды составляют 1/2 спектра. Наиболее активны «спутники» ели (*Betula pubescens*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Pyrola minor*), кроме них – *Rosa acicularis*, *Luzula pilosa*, в таволговых ельниках *Carex disperma*, *C. loliacea*, *C. vaginata*, в черноольшаниках *Phegopteris connectilis*.

Из видов бореонеморальной фракции (от 1/4 до более 1/3 спектра) во всех ценофлорах высокоактивны *Calamagrostis arundinacea* и растения, близкие к нему по экологии (*Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*; в заболоченных лесах эти виды растут на приствольных повышениях и кочках), также серая ольха, осина, рябина. Несколько реже встречаются *Oxalis acetosella*, *Carex digitata*, *Melica nutans* и др. В болотно-травяных ельниках и березняках обычны *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*, *Crepis paludosa*, *Geum rivale*, *Cirsium heterophyllum*, *Milium effusum*, в черноольшаниках *Calla palustris* (и сама *Alnus glutinosa*!).

В заболоченных березняках и черноольшаниках, а также в ельниках с *Carex appropinquata* на ключевых болотах доли бореальных и бореонеморальных видов почти выравниваются, т. е. это сообщества, переходные к бореонеморальному типу (см. ниже).

Доля полизональных видов снижается до 1/5 и менее; из трав наиболее обычны *Angelica sylvestris*, *Solidago virgaurea*, *Equisetum* spp., в болотно-травяных ельниках – *Carex cespitosa*, *Galium palustre*, в черноольшаниках – *Naumburgia thyrsoflora*.

1.4. Полизонально-бореальный тип. Сосняки (в том числе с елью) – брусничные на сельгах и на песках, бруснично-черничные сфагново-зеленомошные на сельгах, черничные на озах. Активное «ядро» этих бедных по видовому составу ценофлор, наряду с бореальными (1/2 спектра; обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Picea fennica* (в составе подростка), *Luzula pilosa*, *Diphasiastrum complanatum*), составляют «южные» полизональные виды (до 1/3 спектра; *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Melampyrum pratense*, *Betula pendula*, *Hieracium umbellatum*). Одновременно доля полизональной «северной» (гипоаркто-неморальной) фракции, в других ценофлорах крайне малая, возрастает до 10–15% за счет *Calluna vulgaris* и *Avenella flexuosa*. Здесь эти растения обильны как из-за частых пожаров, так и в силу низкой (0,1–0,3) сомкнутости древостоя в сосняках на сельгах. Доля бореонеморальных видов снижается до 1/4 и ниже (*Sorbus aucuparia*, *Calamagrostis arundinacea*, *Salix caprea*).

К этому типу тяготеют также березняки молиновые со сходными пропорциями флоры, но сформированные растениями иной экологии. Здесь среди бореальных видов, помимо черники и *Betula pubescens*, обычны *Molinia caerulea* и *Salix lapponum*, среди полизональных – пойменные и околородные травы (*Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex acuta*), т. е. ценофлора является переходной к полизональному типу (см. ниже).

2. Бореонеморальные ценофлоры

2.1. Бореально-бореонеморальный тип. Приручейные ельники кисличные и кочедыжничково-таволговые; сюда же тяготеет участок липняка – видимо, являющегося лишь доминантной модификацией ельника-кисличника. Господство бореонеморальных видов (до 1/2 спектра) обусловлено высокой встречаемостью *Sorbus aucuparia*, *Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*, *Tilia cordata* (нередкой и в приручейных кисличниках), *Padus avium*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Alnus incana*, *Actaea spicata*, *Populus tremula*, *Viola mirabilis*, *Milium effusum*, *Convallaria majalis*. По заболоченным берегам ручьев обычны и доминируют *Athyrium filix-femina*, *Filipendula ulmaria*. Бореальных видов в спектре около 1/3; это в основном *Picea fennica* и *Betula pubescens*, в травяном покрове – *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Galium triflorum*, *Phegopteris connectilis*, *Linnaea borealis*,

Vaccinium vitis-idaea, *Orthilia secunda*, *Dryopteris carthusiana*. Полизональных видов менее 1/5 (*Equisetum sylvaticum* и др.).

2.2. Выраженный бореонеморальный тип. Сосняки с елью чернично-травяные скальные, ельники с осиной кислично- и папоротничково-травяные, березняки хвощово-таволговые, сероольшаники снытевые, осинники. Бореонеморальная фракция господствует (1/2 спектра и более) в первую очередь за счет *Calamagrostis arundinacea* и других видов сходной экологии (см. выше), а также *Oxalis acetosella*, *Carex digitata*, *Melica nutans*, которые здесь не уступают по активности вейнику и костянике. Высока встречаемость также у *Cirsium heterophyllum*, *Paris quadrifolia*, *Daphne mezereum* и, разумеется, *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*. В осинниках и сероольшаниках обычны *Milium effusum*, *Padus avium*, *Aegopodium podagraria*, *Trollius europaeus*, в осинниках аконитово-снытевых – *Viola mirabilis*, хвощово-травяных – *Poa nemoralis*, в березняках хвощово-таволговых – *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Viola epipsila*.

Доля бореальных видов снижается до 1/3 и менее. Кроме ели, пушистой березы и растений темнохвойно-таежного комплекса (см. выше п. 1.3), здесь часто встречаются *Luzula pilosa*, *Rosa acicularis*, *Galium triflorum*, *Lonicera pallasii*, *Hieracium diaphanoides*; в осинниках аконитово-снытевых обильны *Aconitum septentrionale*, обычна *Viola selkirkii*.

Полизональных видов до 1/4–1/3 спектра: *Solidago virgaurea*, *Betula pendula*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Angelica sylvestris*, *Vicia sepium*, *Fragaria vesca*, в сосняках травяных скальных – также *Brachypodium pinnatum*, а в осинниках и сероольшаниках – *Anthriscus sylvestris*, *Veronica chamaedrys* и другие виды сорно-луговой флоры, представляющие собой реликты восстановительной сукцессии либо проникающие под полог леса вдоль дорог и троп. Наибольшая доля полизональной фракции отмечена в осинниках сероолевых хвощово-травяных за счет околводных видов, проникающих из поймы р. Суны. Эта ценофлора является переходной к следующему типу.

3. Полизональные ценофлоры

3.1. Бореонеморально-полизональный тип. Березняки щучковые, сероольшаники таволгово-хвощовые, иво-сероольшаники щучковые и остроосоковые – мелкоствольные сообщества, в своем внутриландшафтном распределении прямо либо косвенно связанные с долиной р. Суны. Почти половина спектра здесь приходится на полизональные «южные» виды. Это растения влажно-луговой (*Deschampsia cespitosa*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*) и околводной (*Carex acuta*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Poa palustris*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Lythrum salicaria*, *Mentha*

arvensis, *Myosotis palustris* и др.) флоры, в щучковых мелколесьях – также анемохорные апофиты и антропофиты (*Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*, *Cirsium setosum*), подрост *Betula pendula*. Бореонеморальных видов от 1/4 до 1/2 (*Alnus incana*, *Salix myrsinifolia*, *Filipendula ulmaria* и др.), бореальных – менее 1/4 (*Betula pubescens*, *Pyrola minor*, *Orthilia secunda*, *Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Molinia caerulea*, *Thyselium palustre*, *Picea fennica* в составе подраста).

3.2. Мультикомпонентно-полизональный тип. Сосняки на доломитах Сундозера – чабрецово-толокнянковые и бруснично-травяные. Все основные фракции флоры представлены почти поровну. Из полизональных «южных» видов наиболее активны *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Betula pendula*, *Thymus serpyllum*, *Galium boreale*, *Rosa majalis*, *Viola rupestris* и др., из бореальных – *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca ovina*, *Cotoneaster antoninae*, *Lonicera pallasii*, из бореонеморальных – *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Sorbus aucuparia*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex digitata*, *Lathyrus vernus*. Несколько возрастает доля полизональных «северных» видов, как и в сосняках на селгах, но здесь в состав этой фракции входят не только вереск и *Avenella flexuosa*, но также *Antennaria dioica*, *Campanula rotundifolia*, *Epipactis atrorubens*.

Обобщая сказанное, мы видим, что типы широтной географической структуры ценофлор оказались в значительной степени характеризующими типы и группы типов леса классической школы В. Н. Сукачева (1931 и др.; Цинзерлинг, 1932; Яковлев, Воронова, 1959) либо специфические классы экотопов. Так, гипоаркто-бореальный тип структуры ценофлор характерен для сфагновых сосняков, выраженный бореальный – для сфагновых ельников. Морошковые сфагновые ельники – северотаежная (Цинзерлинг, 1932) ассоциация, лишь изредка встречающаяся в средней тайге и в значительной мере олиготрофная по условиям корневого питания растений (Василевич, Бибилова, 2004). Объединение ее в одну группу со сфагновыми сосняками (а не ельниками) представляется закономерным. Бореонеморально-бореальный тип объединил зеленомошные и болотно-травяные ельники, бореально-бореонеморальный – приручейные ельники-кисличники, близкие по своему составу к южнотаежным. Выраженный бореонеморальный тип объединил травяные леса подножий и шлейфов склонов, чей богатый видами напочвенный покров развивается в условиях обогащенного (прежде всего азотом) поверхностного и внутрипочвенного стока, а также вторичные леса старопашотных и залежных земель и травяные сосняки Мунозерского кряжа, формирующиеся на богатых породах – от габбро до базальтов. Бореонеморально-полизональный тип присущ листовенным мелкоствольникам речной долины

с преобладанием в травяном покрове видов азональной пойменной флоры. Наконец, если полизонально-бореальный тип свойствен лишайниковым и зеленомошным соснякам на песках и сельгах, то мультикомпонентно-полizonальный – соснякам на доломитах. Последние описаны в литературе как особый синтаксон (Jalas, 1950; Bjørndalen, 1980), сформированный более континентальными и (в силу приуроченности к южным склонам) теплолюбивыми видами, чем другие типы лишайниковых сосняков Скандинавии (Oksanen, Ahti, 1982). Учитывая, однако, что чабрецово-толокнянковые сосняки берегов Сундозера тяготеют к северным склонам и выступают в роли рефугиумов гипоарктических видов (*Sorbus gorodkovii*, *Empetrum hermaphroditum*), специфику их флоры следует объяснять, скорее, особенностями подстилающей породы и одновременно истории формирования.

СТРУКТУРА СПЕКТРОВ ХОРИОНОМИЧЕСКИХ ФРАКЦИЙ ФЛОРЫ

При хориономическом анализе наиболее информативным оказалось соотношение трех «ведущих» фракций флоры заповедника – голарктической, евразийской (вкуче с евразийско-западноамериканскими видами) и евросибирской. В ряде случаев значимы также доли евросибирско-древнесредиземноморской и европейской фракций. В результате выделяются следующие пять групп ценофлор.

1. Сосняки кустарничковые и хвощово-высоковейниковые (с вахтой) сфагновые. Голарктических видов (более 1/3 спектра: *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum sylvaticum*, *E. fluviatile*, *Carex canescens*, *C. chondrorhiza*, *C. rostrata*, *C. pauciflora*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxycoccus* spp., *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Avenella flexuosa*) больше, чем евразийских (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Carex globularis*, *C. lasiocarpa*, *Trientalis europaea*, *Salix myrtilloides*). Такое соотношение достигается за счет как циркумполярных гипоарктических видов (пушицы, морошки, эрикоидных кустарничков), так и циркумбореальных болотных осок. В большинстве остальных ценофлор доля евразийских видов превышает долю голарктических, что, в числе прочего, видимо, еще раз свидетельствует в пользу гипотезы (в различных ее вариантах; Сочава, 1946; Толмачев, 1954; Камелин, 1995 и др.) евразийского генезиса темнохвойной тайги как формации. В силу правила Виллиса («age and area»; Willis, 1922) в случае приполярного происхождения тайги (Юрцев, 1966, 1972, 2000; и др.) соотношение, скорее всего, было бы обратным, как это и имеет место в тундре.

2. Сфагновые ельники, чернично-хвощовые и хвощово-высоковейниковые (с нардосмией)

сосняки, дернистоосоково-таволговые ельники (также вариант с нардосмией), таволгово-высоковейниковые березняки (сабельниковый вариант). Евразийских видов около 1/3 (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Ledum palustre*, *Rubus arcticus*, *Rosa acicularis*, *Populus tremula*, *Carex globularis*, *C. vaginata*, *Petasites frigidus*); их больше, чем евросибирских (менее 1/4; *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Cirsium heterophyllum*, *Salix myrsinifolia*, *Dactylorhiza maculata*). Среди голарктических видов (также менее 1/4) возрастает роль *Orthilia secunda*, *Gymnocarpium dryopteris*. Эта группа ценофлор существенно перекрывается с таковой выраженного бореального типа (см. выше); в ней особо ярко выражена роль растений темнохвойно-таежного флористического комплекса А. И. Толмачева (1954).

3. Сосняки и ельники зеленомошные, а также сосняки сельгового комплекса. Доли евразийских (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Salix caprea*, *Populus tremula*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Rosa acicularis*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Melica nutans*, *Festuca ovina*) и евросибирских (*Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Sorbus aucuparia*, *Melampyrum pratense*, *Luzula pilosa*, *Calluna vulgaris*, *Alnus incana*, *Solidago virgaurea*) видов выравниваются (по 1/3–2/5 спектра). Среди голарктических видов (менее 1/5) наиболее значимы *Orthilia secunda*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Avenella flexuosa*. За счет *Picea fennica*, *Convallaria majalis*, *Melampyrum sylvaticum* несколько (до 1/10) возрастает роль европейских видов.

4. Ельники дернистоосоково- и кочедыжничково-таволговые, также березняки таволгово-высоковейниковые (дернистоосоковый вариант) и молиниевые, черноольшаники, пойменные остроосоковые иво-сероольшаники, т. е. ценофлоры лесов, развивающихся при проточном переувлажнении. Евросибирских видов (около 1/3; *Betula pubescens*, *Viola epipsila*, *Calamagrostis phragmitoides*, *C. canescens*, *Pinus sylvestris*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Luzula pilosa*, *Paris quadrifolia*, *Lonicera pallasii*, *Lathyrus vernus*, *Carex appropinquata*, *C. elongata*, *Solidago virgaurea*, *Cirsium heterophyllum*, *C. oleraceum*, *Salix myrsinifolia*, *S. pentandra*, *Cardamine amara* и др.) несколько больше, чем евразийских (1/5–1/4). К евразийским видам плотную приближаются голарктические (*Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *Equisetum* spp., *Gymnocarpium dryopteris*, *Carex disperma*, *C. loliacea*, *Lycopodium annotinum*, *Phegopteris connectilis*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Calla palustris*, *Scutellaria galericulata*), в остроосоковых иво-ольшаниках «выходящие» на 2-е место в спек-

ре. Заметно (до 10–15%) возрастает доля евро-сибирско-древнесредиземноморских видов (*Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Listera ovata*, *Ribes nigrum*, *Lysimachia vulgaris*, *Salix cinerea*, *Carex acuta*, *Alnus glutinosa* и др.), особенно значимая в черноольшаниках. Европейских видов до 1/10 (*Picea fennica*, *Crepis paludosa*, *Convallaria majalis*).

5. Ельники травяные подножий склонов и килочные приручейные, сосняки травяные и чабрецово-вороничные скальные, незаболоченные типы мелколиственных лесов – осинники, сероольшаники, щучковые иво-ольшаники и березняки. Во флорах этой группы, как и предыдущей, доля евро-сибирских видов (1/3; *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana*, *Daphne mezereum*, *Lathyrus vernus*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Lonicera pallasii*, *L. xylosteum*, *Aegopodium podagraria*, *Paris quadrifolia*, *Actaea spicata*, *Viola epipsila*, *Trollius europaeus* и др.) превышает таковую евразийских (менее 1/3). Среди последних *Populus tremula*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, а также *Aconitum septentrionale* либо *Deschampsia cespitosa*, *Poa nemoralis* превосходят по активности растения темнохвойной тайги (кроме *Oxalis acetosella*). На 3-е место в спектре (1/5–1/4) «выходят» евро-сибирско-древнесредиземноморские виды (*Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*, *Carex digitata*, *Viola mirabilis*, *Filipendula ulmaria*, *Elymus caninus*, *Vicia sepium*, *V. sylvatica*, *Brachypodium pinnatum*; также *Padus avium*, *Rubus idaeus*, *Rosa majalis*). Одновременно европейских видов становится более 1/10 (*Picea fennica*, *Convallaria majalis*, *Melampyrum sylvaticum*, *Viola riviniana*, *Hieracium diaphanoides*, *Campanula persicifolia* и др.), тогда как голарктических – менее 1/5. По всей видимости, данная группа ценофлор испытала наибольшее «обогащение» за счет «южных» видов – или в период атлантического оптимума голоцена, или (отчасти) уже в течение последнего тысячелетия.

Подводя итоги раздела, мы видим, что отдельные ценофлоры, как и в случае анализа их широтной структуры, или группируются по типам либо экологически близким группам типов леса В. Н. Сукачева (соответствующим определенным сочетаниям режимов увлажнения и богатства почвы), или же маркируют специфические классы экотопов. Генезис ценофлор мелколиственных лесов явно различен в случае заболоченных и незаболоченных типов леса. Ценофлоры хвойных лесов также неоднородны с точки зрения своего генезиса, что выражается, в частности, различной ролью видов темнохвойно-таежного флористического комплекса. Для уточнения закономерностей формирования ценофлор необходимо сопоставить данные двух предыдущих разделов с результатами спорово-пыльцевого анализа.

СТРУКТУРА СПЕКТРОВ МИГРАЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФРАКЦИЙ ФЛОРЫ

По данным спорово-пыльцевых диаграмм, растительность на территории заповедника и в целом Заонежья стала формироваться со второй половины аллерёда (11500 лет назад) по мере отступления вод приледникового водоема (Филимонова, 1995, 2005; Елина и др., 2000). Однако, учитывая существенное похолодание, реконструируемое для позднего дриаса (11000–10300 лет назад), начало истории лесных ценофлор разумно датировать пребореалом, с момента вероятного появления березовых редколесий 10300 лет назад (Филимонова, 2005), хотя не исключено, что ряд ценофлор содержит и более ранние миграционные элементы, которые, однако, трудно достоверно разграничить.

На основе идентификации пыльцы и спор, а также макроостатков растений в разрезах озерно-болотных отложений из заповедника «Кивач» и других территорий в пределах бассейна Онежского озера (Филимонова, Еловичева, 1988; Филимонова, 1995, 2005; Елина и др., 2000) установлено, что в пребореальное время в районе исследований могли произрастать как минимум следующие растения из числа входящих в состав современных лесных ценофлор (в таксономическом порядке): *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Diphasiastrium complanatum*, *Huperzia selago* s. l., *Dryopteris filix-mas*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Polypodium vulgare*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Triglochin palustre*, *Phragmites australis*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Populus tremula*, *Betula nana*, *B. pendula*, *B. pubescens*, *Alnus incana*, *Bistorta major*, *Parnassia palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Angelica sylvestris*, *Myosotis palustris*, *Scutellaria galericulata*, *Mentha arvensis* s. l., *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea* s. l.; также *Equisetum* spp., *Salix* spp., *Epilobium* spp., *Pedicularis* spp., *Galium* spp.

Все перечисленные растения, кроме *Scutellaria* и *Myosotis*, встречаются и сегодня в Кольской Лапландии (Раменская, 1983; Кучеров, Чепинога, 2004), где сохранились аналоги южнокарельских растительных сообществ пребореального времени (Елина и др., 2000). Среди них много видов с голарктическим (циркумполярным, циркумбореальным) либо восточноамериканско-евразийским ареалом. Последнее объяснимо, учитывая значимость северо-западного пути миграций в раннем голоцене (Раменская, 1983), что, впрочем, отнюдь не исключает одновременного проникновения видов с юга. С точки зрения широтного распространения преобладают бореальные и гипоарктические виды. Представлены также панполюзональные (Кучеров, Науменко, 2000) виды,

произрастающие в наиболее протяженном широтном диапазоне.

Учитывая сказанное, возможно присоединить к перечисленным растениям еще ряд видов в качестве вероятных мигрантов пребореального (и, возможно, отчасти также более раннего) времени. В их числе:

– гипоарктические и гипоаркто-бореальные (Раменская, 1983; Кучеров, Науменко, 2000) виды (*Poa lapponica*, *Salix phylicifolia*, *Sorbus gorodkovii*, *Pinguicula vulgaris* и др.), в частности, доминанты тундровой растительности с циркумполярным и почти циркумполярным ареалом (*Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Vaccinium uliginosum*);

– виды с циркумбореальным ареалом (*Calamagrostis neglecta* s. l., *Caltha palustris*, *Cardamine pratensis* s. l., *Comarum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*), относимые Н. А. Миняевым (1985) к «древнетаежному» флорогенетическому элементу и в целом нередкие на севере Фенноскандии (Раменская, 1983; Кучеров, Чепинога, 2004; Nordhagen, 1943 и др.);

– ряд евразийско-западноамериканских и евразийских видов, также представителей «древнетаежного» элемента, активных на севере Фенноскандии (цит. соч.): *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*. Возможно, последнему принадлежит большая часть пыльцы *Primulaceae*, отмеченной в пребореальных отложениях заповедника «Кивач» (Филимонова, 2005);

– виды с голарктическим панполизоном ареалом (*Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, возможно, также *E. fluviatile* и *E. palustre*; *Poa pratensis*, *Epilobium palustre*), в том числе вероятные компоненты плейстоценовой тундростепи (*Galium boreale*, и сегодня нередкий в реликтовых степях Чукотки; Юрцев, 1981; Юрцев, Кучеров, 1993);

– восточноамерикано-евразийские и амфиатлантические виды – бореальные (*Viola palustris*, *Pedicularis palustris*) и панполизономные (*Galium palustre*, *G. uliginosum*);

– полизономные «северные» виды, в различной степени обычные в растительном покрове безлесных пустошей по берегам Северной Атлантики (Юрцев, 1966) и (или) в горах Фенноскандии (Кучеров, Чепинога, 2004; Nordhagen, 1943) и, возможно, проникшие в Карелию северо-западным (см. выше) миграционным путем (*Avenella flexuosa*, *Festuca rubra* s. l., *Calluna vulgaris*, *Antennaria dioica*).

Многие из названных растений относятся к родам и семействам, идентифицированным по микрофоссилиям из пребореальных слоев опорных разрезов озерно-болотных отложений с территории заповедника «Кивач» (Филимонова, 2005).

В совокупности перечисленные виды образуют вероятное пребореальное «ядро» рассматриваемых ценофлор. На долю его приходится

непропорционально большая часть спектров (см. табл.), составляющая от 1/3 в сосняках травяно-черничных, ельниках черничных и болотно-травяных до 1/2 и более в сосняках черничных, а также в лесах сфагновой и осоково-сфагновой групп типов. В сосновых борах-брусничниках на фоне общей бедности флоры доля пребореальных мигрантов достигает «рекордной» величины – 3/4. Лишь в приручейных ельниках-кисличниках, а также в осинниках и сероольшаниках доля данной группы видов составляет 1/4 и менее, что указывает на более поздний генезис этих ценофлор (см. ниже).

Для бореального времени (9300–8000 лет назад) в период господства северотаежных сосновых и сосново-березовых лесов (Филимонова, 1995, 2005; Елина и др., 2000) на территории заповедника зарегистрированы *Dryopteris carthusiana*, *D. cristata*, *Athyrium filix-femina*, *Thelypteris palustris*, *Carex chordorrhiza*, *C. juncella*, *C. limosa*, *Ledum palustre* (возможно, этот вид произрастал и в пребореале), *Pyrola* s. l. spp. (включая и *Orthilia secunda*), *Menyanthes trifoliata*. Большинство этих растений также относится к «древнетаежному» элементу Н. А. Миняева (см. выше) и характеризуется голарктическим либо евразийским бореальным типом ареала, реже – евросибирским бореальным (*Carex juncella*) или амфиатлантическим бореонеморальным (*Athyrium filix-femina*, относящийся уже к геминеморальному субконтинентальному элементу (Миняев, 1985)). Судя по наличию пыльцы *Liliaceae*, вероятно присутствие *Maianthemum bifolium*. Возможно, лишь второй половиной бореального периода следует датировать появление бореонеморальной *Viburnum opulus* (Филимонова, 2005).

К вероятным мигрантам бореального времени мы также относим:

– всех прочих представителей «древнетаежного» элемента (если их пыльца, споры или макростатки не были отмечены в более ранних слоях; см. выше). Это преимущественно циркумбореальные и евразийские бореальные виды: *Dryopteris expansa* s. l., *Agrostis canina*, *Carex brunnescens*, *C. canescens*, *C. dioica*, *C. pauciflora*, *Corallorrhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Rubus saxatilis*, *Moneses uniflora* и др. (Миняев, 1985), также *Drosera rotundifolia*, несмотря на то, что ее пыльца на территории заповедника обнаружена только в торфяных отложениях суббореального возраста (Филимонова, 2005). Этот факт можно объяснить как незначительной пыльцевой продукцией роснянки, так и началом активных процессов олиготрофного заболачивания лишь в атлантическом периоде (Елина и др., 2000);

– учитывая реконструируемый для бореального времени восточный путь миграций (Раменская, 1983), – евразийские и евросибирские бореальные виды «сибирского таежного элемента» Н. А. Миняева (1965, 1985): *Diplazium sibiricum*, *Carex disperma*, *C. globularis*,

C. loliacea, *C. rhynchophysa*, *Calypso bulbosa*, *Salix myrtilloides*, *Stellaria longifolia*, *Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Rosa acicularis*, *Rubus arcticus*, *R. humulifolius*, *Viola selkirkii*, *Lonicera pallasii*, *Galium triflorum*, *Lactuca sibirica* и др.

В большинстве ценофлор незаболоченных лесов доля бореальных видов невелика (от 1/5 до 1/10, в сосновых борах на песках – даже менее того), а в заболоченных ельниках и березняках (приуроченных к окраинам болот и межсельговым понижениям, куда ночью стекает холодный воздух) – возрастает, приближаясь к 1/3. Последняя закономерность может объясняться также повторными импульсами к расселению бореальных видов в атлантическом и суббореальном периодах по мере как экспансии *Picea abies* s. l. и формирования еловых лесов, так и роста болотных массивов. В то же время в остроосоковых иво-ольшаниках долины Суны (сравнительно хорошо прогреваемой и аккумулирующей тепло) доля бореальных мигрантов снижается до 6%.

В атлантическом периоде (8000–4600 лет назад) в регионе происходит активное расселение ели *Picea abies* s. l. и начинают формироваться еловые леса; на фоне возрастания океаничности климата происходит экспансия южнотаежной флоры. Для этого времени во флоре Заонежья достоверно зарегистрированы: *Phegopteris connectilis*, *Pteridium aquilinum*, *Iris pseudacorus*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus glabra*, *Humulus lupulus*, *Ribes* sp. (видимо, *R. nigrum*), *Oxalis acetosella*, *Tilia cordata*, *Frangula alnus*, *Lonicera* sp. (вероятно, *L. xylosteum*), возможно, также *Carex cespitosa* (впрочем, неотличимая по макроостаткам от *C. juncella*; Елина и др., 2000; Филимонова, 2005).

Наряду с этими видами, мы относим к атлантическому элементу флоры заповедника в качестве вероятных в первую очередь борео-неморальные виды с южнотаежным «центром тяжести» ареала (Кучеров, Науменко, 2000). В их числе наибольшая доля приходится на евро-сибирские – прежде всего, европейско-западносибирско-алтайские (*Calamagrostis canescens*, *Carex appropinquata*, *C. elongata*, *Actaea spicata*, *Lathyrus vernus*, *Viola epipsila*, *Daphne mezereum* и др.), в меньшей степени (пан)евросибирские (*Luzula pilosa*, *Paris quadrifolia*) и европейско-западносибирские (*Sorbus aucuparia*), – а также евро-сибирско-западноазиатские (*Elymus caninus*, *Carex digitata*, *Neottia nidus-avis*, *Ribes nigrum*, *Rubus idaeus*, *Padus avium*, *Vicia sylvatica*, *Viola mirabilis*) виды. Существенна также роль европейских (*Convallaria majalis*, *Stellaria nemorum*, *Viola riviniana*, *Melampyrum sylvaticum*, *Crepis paludosa*) и евразийских (*Calamagrostis arundinacea*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*) видов; менее представлена голарктическая (*Calla palustris*, *Circaea alpina*, *Adoxa moschatellina*) фракция.

Особняком стоят евразийские и евро-сибирские виды, относящиеся к бетулярному флорогенетическому комплексу (Клеопов, 1990; Камелин, 1998): *Milium effusum*, *Trollius europaeus* и *Cirsium heterophyllum*. В настоящей публикации мы условно относим названные растения к атлантическим мигрантам, исходя из их произрастания в заповеднике преимущественно в сообществах, наиболее обогащенных этим миграционно-генетическим элементом. Ранее данные виды (а также *Elymus caninus* и *Actaea spicata*) сочтены нами достоверными атлантическими мигрантами на островах Керетского архипелага Белого моря, исходя из приуроченности их произрастания к интервалу высот, соответствующему поднятию островной суши в атлантическое время (Кучеров и др., 2005). Однако в предгорьях Сальных тундр *Trollius europaeus* населяет все высотные пояса вплоть до ерниковых тундр включительно, *Cirsium heterophyllum* по заболоченным участкам поднимается до верхней границы леса, а *Milium effusum* обычен и обилен в высокотравных еловых редколесьях близ этой границы, но отсутствует в нижележащих высотных поясах (Кучеров, 2003; Кучеров, Чепинога, 2004). Возможно, в Лапландии эти виды представляют собой более ранний – бореальный – миграционно-генетический элемент, исходя из периода господства березовых лесов (Раменская, 1983; Dahl, 1998). В этом случае и на территории заповедника «Кивач» названные растения также могли входить в состав его флоры в «березовое время» второй половины пребореального периода (Филимонова, 2005). Возможно, упомянутые виды проникли на территорию заповедника повторно в атлантическое время, в составе иных флороценотических комплексов (вероятным «свидетелем» чему *Calamagrostis arundinacea* – также растение из состава бетулярной свиты (Клеопов, 1990; Камелин, 1998).

Вопрос о том, к какому миграционно-генетическому элементу следует относить *Milium effusum*, *Trollius europaeus* и *Cirsium heterophyllum* на территории Восточной Фенноскандии, требует детального рассмотрения и тщательного сопоставительного анализа состава современных ценофлор в разных ее регионах.

К атлантическим мигрантам мы относим также преимущественно океанические бореальные (в данном секторе) виды типа *Molinia caerulea* и *Empetrum nigrum* s. str., а также полизональные «южные» растения околородной флоры, проникающие под полог приречных лесов (*Poa palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Ranunculus lingua*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora* и др.). Если расселение первых к северу могло быть обусловлено возросшей влажностью климата, то вторых – общим его потеплением.

С позиций системы флорогенетических элементов Н. А. Миняева (1985), названные растения относятся в основном к геминеморальному

субконтинентальному элементу, хотя представлены и другие элементы – неморальный субокеанический (*Molinia caerulea*, *Convallaria majalis*, *Empetrum nigrum*), горно-таежный (*Salix myrsinifolia*) и др.

Практически все ценофлоры испытывают обогащение атлантическими мигрантами – как минимум за счет экспансии ели. При этом в большинстве флор хвойных лесов доля атлантического элемента не слишком велика и колеблется от 1/10 в сфагновых сосняках до 1/5 в сосняках сельгового комплекса и сфагновых ельников и далее 1/3 в лесах зеленомошной и болотно-травяной групп типов. Однако в приречных ельниках-кисличниках эта доля превышает 1/2, что указывает на южнотаежный характер данной ценофлоры, в средней тайге приуроченной к интразональным экотопам в полном соответствии с «правилом предварения» (Walter, 1927) и более общим «законом выравнивания среды» (Бей-Биенко, 1966; см. Кучеров, 2003). Почти столько же составляет доля атлантических мигрантов в аконитово-снытевых осинниках и сероольшаниках. Промежуточные положение занимают ельники и осинники травяные, черноольшаники и щучковые березняки – здесь доля атлантических видов колеблется около 40%.

Примечательно и требует своего объяснения то, что ряд ценофлор, прежде всего сосняки сельгового комплекса, сосняки и ельники зеленомошные, ельники хвощовые сфагновые, отчасти также заболоченные березняки и ряд вариантов таволговых ельников, почти не испытывают обогащения новыми видами в постатлантическое время. К началу суббореального периода их ценофлоры сформировались практически нацело.

К вероятным мигрантам суббореального периода (4600–2500 лет назад) мы относим прежде всего виды (разных широтных групп, но в основном полизональные) с характерным рубежом в восточной части их в целом континентального ареала. Это восточноевропейско-азиатские (*Glyceria lithuanica*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Veronica longifolia*), восточноевропейско-сибирские (*Carex omskiana*, *Rosa majalis*, *Cicuta virosa*, *Chamaedaphne calyculata*), восточноевропейско-сибирско-западноазиатские (*Brachypodium pinnatum*, *Conioselinum tataricum*), собственно восточноевропейские (*Salix starkeana*, *Ribes spicatum*, *Cotoneaster antoninae* и др.) растения. В числе видов этой группы много представителей пустошной и боровой флоры: *Carex ericetorum*, *Viola rupestris*, *Thymus serpyllum*, *Trommsdorffia maculata*, *Pilosella officinarum*. Из видов, сходных по экологии, в торфяных отложениях суббореального возраста в заповеднике отмечен *Polygala* sp. (видимо, *P. amarella*; Филимонова, 1985). В системе Н. А. Миняева (1985) большая часть названных видов относится к подтаежным флорогенетическим элементам – евроси-

бирскому и сарматскому. Расселение их предположительно связано с кратковременным термодерогенетическим интервалом во второй половине суббореала (Хотинский, 1977). К этой же группе условно отнесен ряд восточноевропейских видов *Hieracium* (*H. chlorellum*, *H. galbanum*, *H. oistophyllum* и др.), хотя первичный центр их расселения связан, скорее, с горами Центральной Европы, а также *Calamagrostis phragmitoides*, возникший в результате гибридизации *C. purpurea* s. l. и атлантического мигранта *C. canescens*.

Значимая (до 1/4) доля суббореальных мигрантов отмечена только во флорах сосняков на доломитах, где обычны многие виды из числа названных, в частности южноборовые. Следствие этого флора таких сообществ приобретает континентальные черты (см. Jalas, 1950; Oksanen, Ahti, 1982). Поскольку скальные выходы часто выступают в качестве микрофугиумов для самых различных видов (см. Кучеров, 2003), рассматриваемым ценофлорам, видимо, присущ полихронный генезис. Даже в составе доминантов их напочвенного яруса видны предшественники нескольких реконструируемых миграционных волн: пребореальной (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*) и, возможно, предшествовавшей ей позднеледниковой (*Empetrum hermaphroditum*), атлантической (*Convallaria majalis*, в травяных сосняках – *Calamagrostis arundinacea*) и суббореальной (*Thymus serpyllum*, в травяных сосняках – *Brachypodium pinnatum*).

В остальных ценофлорах доля суббореальных видов мала; лишь в сфагновых сосняках и моршковых ельниках она возрастает до 1/10 за счет *Chamaedaphne calyculata*.

К вероятным мигрантам субатлантического (нового) времени мы относим многочисленные полизональные виды вторично-луговой (флорогенетически – мелколиственно-лесной; Ниценко, 1969), придорожной и сорной флоры, которые в Карелии (но не южнее!) по косвенным признакам являются спутниками человека, проникшими из подзоны южной тайги в ходе хозяйственного освоения территории. Это *Poa trivialis*, *Carex leporina*, *Stellaria graminea*, *Ranunculus repens*, *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum sibiricum*, *Galeopsis bifida*, *Leucanthemum vulgare*, *Tussilago farfara*, *Cirsium setosum* и др., возможно, также *Deschampsia cespitosa*. В лесу эти виды, как правило, тяготеют к обочинам дорог либо к участкам нарушений. Наиболее значима (до 1/4) их доля наблюдается во флорах сероольшаников, где они, видимо, являются реликтами восстановительной сукцессии. Несколько меньше (до 1/6) этих видов в щучковых березняках и хвощово-травяных осинниках долины р. Суны, где они приурочены к участкам нарушений, возникших при регулировании речного стока в 70-е годы XX века. В травяных сосняках и ельниках доля субатлантических

(в основном, луговых) видов составляет 4–7%; в лесах других типов они могут полностью отсутствовать.

Выводы

1. Для лесных ценофлор заповедника «Кивач» характерны различные типы спектров как широтных, так и хориономических фракций. Соотношения фракций в спектре репрезентативны либо для конкретных классов экотопов (подножия склонов, речные долины, силикатные или карбонатные скальные обнажения), либо для типов или экологически близких групп типов леса В. Н. Сукачева, т. е. для определенных соотношений режимов влажности и богатства почвы. Это означает, что виды с определенными типами ареалов (в конечном итоге различные миграционные элементы флоры) закономерно осваивают разные классы экотопов с различной степенью активности. Вероятно, отдельные типы спектров специфичны для рядов первичных сукцессий, так как пропорции ценофлор незаболоченных и заболоченных лесов могут существенно различаться.

2. Лесные ценофлоры поликомпонентны с точки зрения генезиса. Во всех выражено пребореальное «ядро» и существенна доля мигрантов бореального периода голоцена. Также все ценофлоры обогащены атлантическими мигрантами; последние доминируют по встречаемости лишь в ценофлорах южнотаежного типа, приуроченных к долинам ручьев. К началу суббореального периода предположительно завершается генезис большинства ценофлор хвойных лесов таежного типа. Флоры сосняков на доломитах имеют континентальные черты в силу обогащенности суббореальным элементом. В незаболоченных мелколиственных лесах возрастает роль субатлантических мигрантов, сопутствующих человеку при хозяйственном освоении территории.

Авторы признательны администрации и сотрудникам заповедника «Кивач» за неизменную помощь при организации полевых работ, Т. Г. Полозовой, А. Н. Сенникову (БИН РАН) и М. Д. Люблинской (ИЛИ РАН) за участие в полевых исследованиях, А. А. Звереву (ТГУ) за предоставление компьютерной программы IBIS, Я. Паалю (Тартуский университет, Эстония) за предоставление неопубликованных данных из отчета 1976 г., Р. В. Камелину (БИН РАН) за помощь при составлении системы хориономических фракций флоры, Г. А. Елиной (ИБ КарНЦ РАН), Т. К. Юрковской и В. И. Василевичу (БИН РАН) за ценные консультации в процессе написания статьи.

Литература

Бей-Биенко Г. Я., 1966. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип // Журн. общей биологии. Т. 27, № 1. С. 3–11.

- Василевич В. И., 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. Т. 80, № 6. С. 28–39.
- Василевич В. И., Бибикина Т. В., 2004. Сфагновые ельники Европейской России // Ботан. журн. Т. 89, № 5. С. 734–748.
- Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К., 2000. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 242 с.
- Зверев А. А., 1998. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы «IBIS» // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб.: НИИХ СПбГУ. С. 284–288.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В., 1992. Основы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ. 164 с.
- Ивантер Э. В., Тихомиров А. А., 1988. Заповедник «Кивач» // Заповедники европейской части РСФСР. Т. 1. М.: Мысль. С. 100–128.
- Камелин Р. В., 1995. Происхождение темнохвойной тайги: гипотезы и факты // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та. С. 5–29.
- Камелин Р. В., 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та. 240 с.
- Клеопов Ю. Д., 1990 (1941). Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 352 с.
- Кутенков С. А., 2005. Классификация болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии: Тр. Карельского НЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 47–64.
- Кучеров И. Б., 2003. Географическая изменчивость ценофлоры приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии. Т. 64, № 6. С. 478–498.
- 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. СПб: БИН РАН. С. 37–62.
- Кучеров И. Б., Чепинога В. В., 2004. Анализ парциальных флор и высотная поясность в горном массиве Сальные тундры (Лапландский заповедник) // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН. С. 84–95.
- Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Науменко Н. И., Сенников А. Н., 1998. О богатстве локальной флоры заповедника «Кивач» и пределах распространения видов в Заонежской Карелии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб: НИИХ СПбГУ. С. 119–150.
- Кучеров И. Б., Головина Е. О., Чепинога В. В., 2005. Материалы по истории флоры Керетского архипелага // Вестн. СПбГУ, сер. 3. Вып. 3, № 3. С. 32–45.
- Миняев Н. А., 1965. Сибирские таежные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Вып. 1. Л.: Наука. С. 50–91.
- Миняев Н. А., 1985. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры Северо-Запада Европейской части СССР в связи

- с ее охраной: Заключительный отчет. Л.: ЛГУ. 53 с. (Рукопись на кафедре ботаники СПбГУ.)
- Ниценко А. А., 1969. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Ботан. журн. Т. 54, № 1. С. 3–13.
- Раменская М. Л., 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 203 с.
- Сочава В. Б., 1946. Вопросы флорогенеза и филогенеза манчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 283–320.
- Сукачев В. Н., 1931. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М.: Сельхозгиз. 328 с.
- Тахтаджян А. Л., 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука. 248 с.
- Толмачев А. И., 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.
- Филимонова Л. В., 1995. Стандартные спорово-пыльцевые диаграммы позднеледникового и голоцена Средней Карелии // Палинология в России (к IX Международному палинологическому конгрессу). М.: Наука. С. 86–103.
- Филимонова Л. В., 2005. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты): Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 200 с. (Рукопись.)
- Филимонова Л. В., Еловичева Я. К., 1988. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 94–109.
- Хотинский Н. А., 1977. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 200 с.
- Цинзерлинг Ю. Д., 1932. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л. 376 с.
- Черепанов С. К., 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 991 с.
- Юрцев Б. А., 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука. 94 с. (Комаровские чтения. Т. 19.)
- Юрцев Б. А., 1968. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука. 236 с.
- Юрцев Б. А., 1972. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований // Ботан. журн. Т. 57, № 11. С. 1455–1468.
- Юрцев Б. А., 1981. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Юрцев Б. А., 2000. О времени и условиях первичного обезлесения Арктики // Ботан. журн. Т. 85, № 2. С. 35–45.
- Юрцев Б. А., Камелин Р. В., 1991. Основные понятия и термины флористики. Пермь: ПермГУ. 80 с.
- Юрцев Б. А., Кучеров И. Б., 1993. Микропоясный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение р. Паляваам на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности // Ботан. журн. Т. 78, № 1. С. 22–44.
- Яковлев Ф. С., Воронова В. С., 1959. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. 191 с.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I., 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. Vol. 99, N 2. P. 137–169.
- Bjorndalen J. E., 1980. Phytosociological studies of basiphilous pine forests in Grenland, Telemark, SE Norway // Norw. J. Bot. Vol. 27. P. 139–161.
- Dahl E., 1998. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press. 297 p.
- Hultén E., Fries M., 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer. Königstein: Koeltz Sci. Publ. Vol. 1–3. 1172 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., 1992. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. Vol. 1. P. 1–85.
- Jalas J., 1950. Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen // Ann. Zool.-Bot. Soc. Fenn. Vanamo. Vol. 24, N 1. 360 s.
- Meusel H., Jäger E., Weinert R., 1965–1992. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag. Bd. 1 (1965). 258 s.; Bd. 2 (1978). 419 s.; Bd. 3 (1992). 333 s.
- Nordhagen R., 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Mus. Skr. Vol. 22. 607 s.
- Oksanen J., Ahti T., 1982. Lichen-rich pine forest vegetation in Finland // Ann. Bot. Fenn. Vol. 19. P. 275–301.
- Walter H., 1927. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena: Gustav Fischer Verlag. 458 s.
- Willis J.C., 1922. Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge Univ. Press. X, 260 p.