

- Kaden N. N., Smirnova S. A. 1964. Fruits morphology of Scrophulariaceae. *Bulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*. 69 (3): 77—90. (In Russ.).
- Kampny C. M. 1995. Pollination and flower diversity in Scrophulariaceae. *Botanical Review*. 61: 350—366. DOI: 10.1007/BF02912622
- Kampny C. M., Dickinson T. A., Dengler N. G. 1993. Quantitative comparison of floral development in *Veronica chamaedrys* and *Veronicastrum virginicum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*. 80: 449—460. DOI: 10.2307/2445391
- Knuth P. 1899. *Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II, T. II*. Leipzig: 705 S.
- Kugler H. 1970. *Blutenökologie*. Stuttgart: 345 S.
- [Opredelitel'...] *Keys to the insects of the European part of the USSR*. 5 (1). 1969. Leningrad: 808 p. (In Russ.).
- [Opredelitel'...] *Keys to the insects of the European part of the USSR*. 3 (1). 1978. Leningrad: 584 p. (In Russ.).
- [Opredelitel'...] *Keys to the insects of the European part of the USSR*. 3 (3). 1981. Leningrad: 688 p. (In Russ.).
- Pennell F. W. 1935. The Scrophulariaceae of eastern temperate North America. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1: 1—650.
- Ponomarjov A. N. 1960. The study of flowering and pollination. *Field geobotany*. 1960. Moscow-Leningrad, 9—19. (In Russ.).
- Robertson Ch. 1904. The structure of the flowers and the mode of pollination of the primitive Angiosperms. *Botanical Gazette*. 37: 294—298.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*. 133: 181—211.
- Savinyh N. P. 2000. *Veronica chamaedrys. Biological flora of the Moscow region. Vol. 14*. Moscow, 160—170. (In Russ.).
- Savinyh N. P. 2006. *The genus Veronica: morphology and evolution of life forms*. Kirov: 324 p. (In Russ.).
- Scalone R., Kolf M., Albach D. C. 2013. Mating system variation in *Veronica* (Plantaginaceae): inferences from pollen/ovule ratios and other reproductive traits. *Nordic Journal of Botany*. 31: 372—384. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2012.01706.x
- Vajnagij I. V. 1974. Methods of study of seed productivity of plants. *Botanicheskii Zhurnal*. 59 (6): 826—831. (In Russ.).
- Vereshhagina V. A. 1970. On the flowering and pollination in heath speedwell (*Veronica officinalis* L.). *Uchenye zapiski Permskogo universiteta. Biologija*. 206: 85—87. (In Russ.).

УДК 581.93:581:582.475 (470.22)

Бот. журн., 2016 г., т. 101, № 5

© А. М. Крышень, Е. П. Гнатюк, Н. В. Геникова, Н. И. Рыжкова

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП В СТРУКТУРЕ ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР АНТРОПОГЕННО ФРАГМЕНТИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ

Институт леса Карельского научного центра РАН
185910 Российская Федерация, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел./Факс 8-8142-768160
E-mail: kryshen@krc.karelia.ru
Поступила 02.11.2015

Проведен сравнительный анализ эколого-ценотических групп в структуре четырех объединенных парциальных флор (ПФ) антропогенно фрагментированного ландшафта в Северном Приладожье. Территория исследования расположена на границе средней и южной тайги, этим был обусловлен выбор классификаций эколого-ценотических групп (ЭЦГ): М. Л. Раменской, А. А. Ниценко и группы авторов под руководством О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольной. Во многом результаты применения различных подходов были сходны, при этом каждый из них обладал своими преимуществами и недостатками. Была показана важность использования региональных классификаций ЭЦГ в исследованиях структуры ПФ, а также необходимость раздельного анализа адвентивных видов, которые дают очень важную информацию о формировании ПФ антропогенно фрагментиро-

ванных ландшафтов. Все ПФ (лес, вырубка, луг, дорога), несмотря на непосредственную близость друг к другу и сходный комплекс экологических факторов, имели свои особенности, что указывает на важность ценоотического фактора в их формировании. Лесная ПФ отличалась самым бедным видовым составом и отсутствием адвентивных видов, в то время как двухлетняя вырубка, наоборот, — самым высоким видовым разнообразием сосудистых растений, а также числом видов, присутствующих только в этой ПФ.

Ключевые слова: биоразнообразие, эколого-ценоотические группы, фрагментированный ландшафт, парциальная флора.

A. M. Kryshen', E. P. Gnatiuk, N. V. Genikova, N. I. Ryzhkova

COMPARATIVE ANALYSIS OF ECOLOGICAL-COENOTIC GROUPS IN THE STRUCTURE OF PARTIAL FLORAS OF ANTHROPOGENICALLY FRAGMENTED TERRITORY

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre RAS
Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation
Phone: 8-8142-768160
E-mail: kryshen@krc.karelia.ru

A comparative analysis of the ecological-coenotic structure of 4 partial floras (PF — the term introduced by B. Yurtsev to denote the flora of a specific type of habitats and the associated type of plant communities) in an artificially fragmented landscape in the Northern Priladozhye was carried out. The study area lies at the interface of the middle and southern taiga, and the methodological approaches were chosen accordingly: ecological-coenotic groups (ECG) distinguished by M. Ramenskaya for the Murmansk Region and Karelia, by A. Nitsenko for three regions in Northwest Russia, and by the team of researchers lead by O. Smirnova for the entire forest zone of European Russia with specifications for middle and southern taiga were used. The results obtained by the different approaches were largely similar, yet each one had its pros and cons. Comparative analysis showed that only regional ECG classifications should be applied in the study of the ecological-coenotic structure of PF. Adventive species should be analyzed separately, but they are a crucial source of information on the formation of PF in anthropogenically fragmented landscapes. Woody species are a major factor controlling the composition and structure of the ground cover, so when studying the ecological-coenotic structure of PF, they (or at least the stand-forming species) should rather be considered apart from ECG, as suggested by A. Nitsenko. Speaking of specific results, it is worth noting that the forest PF stood out for the poorest species composition, whereas the site logged down two years before featured the highest diversity of vascular plant species. All the PF, although situated in the immediate vicinity of one another and exposed to a similar set of ecological factors, had their own specific features, which proves the importance of the coenotic factor in PF formation.

Key words: biodiversity, ecological-coenotic groups, artificially fragmented landscape, partial floras.

Антропогенная нагрузка (сельское хозяйство, вырубка лесов, населенные пункты, карьеры, дороги) приводит к сокращению площади сохранившихся в естественном состоянии экосистем, что может привести к неустойчивому существованию популяций некоторых видов растений и животных. В то же время разнообразие биотопов увеличивает видовое богатство территории. Антропогенные местообитания являются путями распространения заносных видов, часть которых наносит вред сельскому хозяйству, а иногда и здоровью человека. Отдельные виды способны внедряться в естественные сообщества, и прогноз последствий этих процессов пока не обеспечен теоретической основой. Все эти аспекты делают проблему фрагментированных ландшафтов актуальной.

При исследовании закономерностей формирования эколого-ценоотической структуры флоры на территории Восточной Фенноскандии традиционно используется классификация М. Л. Раменской (Ramenskaia, 1983). Ко времени опубликования ее состава эколого-ценоотических групп (ЭЦГ) флоры Мурманской обл. и Карелии уже были известны принципы группирования видов по экологическим

(Ramenskii, 1938; Kuminova, 1960), ценоотическим (Nitsenko, 1969), историческим (флорогенетическим) (Zozulin, 1973), топологическим (Galanin, 1973) и другим признакам. Б. А. Юрцев (Iurtsev, 1968) в своем классическом анализе флоры Сунтар-Хаята выделил и экологические, и ценоотические, и эколого-ценоотические группы. Во всех указанных случаях при наличии одного главного признака группы выделялись по комплексу свойств видов и опирались на экспертную оценку ученых, понимающих неразрывность экологических и ценоотических свойств. К примеру, Л. Г. Раменский, представляя свои экологические шкалы, подчеркивал: «...в их (групп) выделение вкладывается вся сумма знаний исследователя о систематизируемых объектах: материалы геоботанические, описания и анализы почв, анализ местоположений, изучение влияния культуры, данные стационаров и опытных станций и т. д.» (Ramenskii, 1971: 221).

С годами актуальность эколого-ценоотической характеристики флор различного уровня возросла, что связано с усиливающимися антропогенными трансформациями экосистем. Изменение экологических и ценоотических условий по определению отражается в первую очередь на эколого-ценоотической структуре флоры. Не случайно в последнее время появилось множество классификаций ЭЦГ, которые, как и упомянутые ранее, в большинстве своем четко ориентированы на конкретные регионы. Из современных классификаций ЭЦГ следует выделить подход, опубликованный в монографии А. Д. Булохова и А. И. Соломешча «Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России» (Bulokhov, Solomeshch, 2003). Авторы строго выдерживают эколого-ценоотические принципы выделения ЭЦГ, которые называют по характерным видам. В отличие от Раменской, Булохов и Соломешч использовали для выделения ЭЦГ также и математические методы. «Математический» подход еще более ярко выражен в работе С. В. Дегтевой и А. Б. Новаковского (2012). В ряде работ также указывается на то, что ЭЦГ используются при классифицировании растительных сообществ (Bulokhov, Solomeshch, 2003; Fedorchuk et al., 2005; Kuznetsov, 2005; Rysin, Savel'eva, 2007, и др.). Следует также особо отметить классификацию ЭЦГ, представленную в монографии «Восточноевропейские леса» (Eastern..., 2004), методически аргументированную ранее в работах О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольной с соавт., развитую в статье В. Э. Смирнова с соавт. (Smirnov et al., 2006) применением математических методов, на основе анализа очень большого числа описаний со всей лесной зоны европейской части России и анализа экологических шкал. В настоящее время ЭЦГ продолжают разрабатываться и, что принципиально для данного исследования, в Интернете представлены варианты отдельно для различных подзон таежной зоны (<http://old.cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html>).

Выделенные Раменской ЭЦГ (Ramenskaia.1983) ранее использовались нами для анализа флоры Средней Карелии (Gnatiuk et al., 1999) и при сравнительном анализе локальных флор (Gnatiuk, Kryshen', 2001; Gnatiuk и др., 2003). В целом эколого-ценоотическая характеристика флоры при задачах флористического или геоботанического районирования была менее информативна, чем таксономическая и географическая. Тем не менее при определенных условиях и других размерностях флор могут быть получены важные сведения для понимания закономерностей дифференциации растительного покрова территории (см., например, Zolotov, 2006). В наших исследованиях анализ эколого-ценоотической структуры был одним из наиболее информативных при исследовании парциальных флор, особенно ценофлор. Так, эколого-ценоотический анализ ценофлоры вырубок Карелии (Gnatiuk, Kryshen', 2005; Kryshen', 2006) продемонстрировал сложность ее

структуры по сравнению с ценофлорой лесов. Было показано, что для интерпретации результатов исследований одинаково важно обсуждать как выявленный состав ЭЦГ, так и причины отсутствия некоторых наиболее характерных видов из ЭЦГ региона. Такой подход помогает выявить некоторые механизмы формирования растительных сообществ (Kryshen', 2006). Результаты исследований также подтвердили тезис А. А. Ниценко (Nitsenko, 1969) о важности эколого-ценотического анализа в изучении динамики растительности. Было показано, что ЭЦГ проявляют четкую реакцию на возраст сообщества — были выявлены закономерные изменения эколого-ценотической структуры сообществ на различных стадиях восстановления лесов после катастрофических разрушений (Genikova et al., 2012).

Материал и методика

Территория исследования расположена на границе Ленинградской обл. и Республики Карелия, вблизи российско-финляндской границы (на северо-запад от пос. Элисенваара) (см. рисунок) на границе южной и средней подзон тайги (Gnatiuk и др., 2011). На этой территории в первой половине прошлого века существовали хуторские хозяйства (территория принадлежала Финляндии), а также были созданы культуры ели, лиственницы, сосны сибирской (Genikova et al., 2014; Ryzhkova et al., 2014). Хозяйства впоследствии упразднились, а луга, используемые для сенокосения и выпаса скота до начала XX в., заброшены и постепенно зарастают древесной и кустарниковой растительностью. В настоящее время на территории активно ведется лесозаготовительная деятельность.

Общая площадь исследованных участков составила около 80 га, приблизительно по 20—25 га занимают вырубка, лесные участки и луга, площадь исследованной части дороги — 15 га.

В условиях ландшафта, относительно однородного по экологическим условиям, но обладающего фрагментированным растительным покровом, мы изучили видовой состав сообществ, находящихся в непосредственной близости друг к другу. Нами сравнивался видовой состав сосудистых растений четырех объединенных парциальных флор (ПФ) (см. рисунок): лесная (6 сообществ, характеристика которых представлена в табл. 1); луговая — 2 участка злаково-разнотравных лугов, представляющие собой заброшенные несколько лет назад сенокосы; вырубка — 2 участка 2-летней вырубке в условиях ельника черничного, разделенные дорогой; дорога — обочины грунтовой дороги, пересекающей весь участок и состоящей из разнообразных по экологическим условиям участков: отсыпанные песком и гравием, обочины, придорожные канавы, кустарники.

Решение вопроса о закономерностях формирования видového разнообразия таких трансформированных территорий в таежной зоне наталкивается на методические сложности. Какой бы метод исследования изменений разнообразия сообществ мы не использовали, всегда появятся вопросы о правомочности его применения и соответственно о достоверности приведенных результатов. Особенно это актуально для лесных сообществ, продолжительность существования которых не позволяет проследить изменения в реальном времени. Ранее нами проводилась оценка изменения видového разнообразия в связи с вырубкой лесов и осушением болот на уровне локальных флор (Kravchenko et al., 2004), оценка видového (Kryshen', 2003; Genikova et al., 2012) и ценотического (Kryshen', 2006, 2010) разнообразия на различных стадиях сукцессии в различных типах лесорастительных условий. В большинстве случаев мы повторно исследовали опреде-



Расположение исследованных участков.

ЛУ — лесной участок.

Location of the studied sites.

ЛУ — forest sites, луг — meadow sites, вырубка — logging, дорога — unpaved road.

ТАБЛИЦА 1
Характеристика лесных сообществ
TABLE 1. Characteristics of forest communities

№ п/п	Состав Composition	Тип леса Forest type	Возраст, лет Age, years	Количество видов сосудистых растений Number of vascular plant species
1	I.8Л1С1Б II. 10Е	Laricetum oxalidosum	80 60	45
2	6Е(95)3Е(80)1Е(125)+С+Б	Piceetum myrtillosum	95	39
3	7Е(100)3Б(90)+С	Piceetum oxalidosum	100	28
4	4Е(80)1Е(120)2С3Б+К	» »	80	23
5	I. 4Е(120)2Е(80)3С(120)1Б+Ос II. 10Е (80)	» »	120 80	22
6	4Е(90)3Е(110)3Е(70)+Б+С	Piceetum myrtillosum	90	26

Примечание. Б — береза, Е — ель, К — кедр (сосна сибирская кедровая), Л — лиственница, Ос — осина, С — сосна.

Note. Б — birch, Е — spruce, К — Siberian stone pine, Л — larch, Ос — aspen, С — Scots pine.

ленные территории, используя опубликованные и архивные материалы других авторов или результаты собственных наблюдений, выполненных ранее. В данном же исследовании применяется другой методический подход, основанный на одновременном сравнении составов сообществ в различных биотопах на относительно небольшом участке территории, давно освоенной человеком. Важно, что история освоения этой территории известна, а экологические условия на всей территории хотя и не однородны, но «набор» их повторяется во всех исследуемых сообществах.

Сравнительный анализ списков видов опубликован нами ранее (Genikova et al., 2014), в данной публикации мы остановимся на эколого-ценотической структуре объединенных парциальных флор¹ (ПФ).

Мы ставили своей задачей не только подойти к пониманию механизмов формирования растительных сообществ, но и сравнить подходы Раменской (ЭЦГ МЛР) и Ниценко (ЭЦГ ААН), поскольку территория исследования расположена на стыке областей, для которых указанные авторы независимо друг от друга разрабатывали свои классификации ЭЦГ. Ниценко использовал для обозначения ЭЦГ термин «свита», указывая на то, что соотношение свит — это не что иное, как экологическая структура растительного покрова, а также на то, что свиты видов характеризуют условия местообитания. Ниценко разделил 420 видов сосудистых растений, мхов и лишайников 3 областей Северо-Запада (Псковская, Новгородская, Ленинградская) на 44 свиты, выделив 4 основные группы (лесные

¹ Объединенная парциальная флора — объединение полных территориальных совокупностей видов растений флористически однотипных естественных внутриландшафтных контуров — биотопов, сообществ (Iurtsev, Kamelin, 1991).

и опушечно-полянны, луговые, водно-болотные и сорно-рудеральные). Автор указывал на то, что некоторые виды имеют широкую экологическую амплитуду и входят одновременно в несколько свит (Nitsenko, 1969, с. 1003).

Кроме этих двух классификаций, территориально охватывающих исследованные ПФ, мы сочли возможным провести анализ структуры ПФ, применяя ЭЦГ, разработанные большим коллективом авторов и представленные в Интернете в базе данных «Ценофонд лесов Европейской России» (<http://old.cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html>),² так как здесь опубликованы варианты отдельно для различных подзон таежной зоны.

Для оценки трех указанных классификаций ЭЦГ по отношению к конкретным видам мы использовали определитель Н. Н. Цвелёва (Tsvelev, 2000), в котором приводятся ценоотические характеристики видов, встречающихся на территории, непосредственно прилегающей к району нашего исследования.

Информация по экологическим характеристикам видов взята с сайта www.plantarium.ru, где они даны с учетом экологических шкал Г. Элленберга, Е. Ландольта и Д. Н. Цыганова.

Объем и наименование таксонов приводятся в соответствии с «Конспектом флоры Карелии» (Krauchenko, 2007), автор которого в свою очередь основывается на сводке С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995), но с учетом целого ряда более поздних систематических обработок.

Результаты и обсуждение

Исследованные ПФ включают в себя всего 191 вид (157 видов аборигенных, 34 адвентивных, в том числе 4 культивируемых) сосудистых растений, из них 64 встречаются в лесных сообществах, 110 — на вырубке, 105 — по дороге и 102 — на лугах (табл. 2, 3). При сопоставимых размерах 4 типов биотопов общее количество видов, произрастающих в лесных сообществах, значительно ниже, чем в других местообитаниях.

Анализ экологической структуры ПФ (табл. 2, 3) показал, что на исследованных лесных участках преобладают виды, способные произрастать в условиях легкого или сильного затенения (32.8 и 50 % соответственно). Доля светолюбивых видов (*Anthriscus sylvestris*, *Stellaria holostea* и др.) в лесу составляет 12.5 % и сосредоточены они главным образом в сообществе с доминированием лиственницы.

На вырубке роль светолюбивых видов повышается (38.2 %), высока доля семигелиофитов (35.5 %), однако присутствуют и теневыносливые, и даже тенелюбивые растения (22.7 и 1.8 % соответственно), которые, вероятно, остались после рубки древостоя, найдя убежища в завалах порубочных остатков, у пней, среди оставленного местами подроста. Вдоль обочины дороги тенелюбивые виды практически отсутствуют (исключение составляет 1 вид — *Oxalis acetosella*), доля теневыносливых видов небольшая (10.5 %), преобладают гелиофиты и семигелиофиты (44.8 и 43.8 % соответственно). На лугу произрастает больше всего светолюбивых видов (54 вида — 52.9 %), также высока доля семигелиофитов (35.3 %).

² Здесь и далее будем называть подход «ЭЦГ ЦФ», понимая, что реально в создании классификации ЭЦГ принимало участие большое количество исследователей из различных научных организаций.

<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	1, 2, 3, 4	14	III, ап.	Pn	Опуш.-луг.	с-гел	М	МС-ЭВ
<i>C. phragmitoides</i> Hartm.	3	29*	V	Wt	Луг.-лесн.-бол.	с-гел	Г	МС
<i>Campanula glomerata</i> L.	3, 4	15	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МС
<i>C. patula</i> L.	2, 3, 4	16	VII	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МС
<i>C. persicifolia</i> L.	2	22	II	Nm	Опуш.	с-сц	М	ЗВ
<i>C. rapunculoides</i> L.	1, 2, 4	22	II, ап.	Md	Опуш.-лесн.	с-сц	М	МС
<i>C. rotundifolia</i> L.	1, 2, 3, 4	14	IV	Pn	Опуш.	гел	М	МС-ОЛ
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medikus	4	37	адв-2	Md	Сорн.-сег.	с-гел	М	МС-ЗВ
<i>Carduus crispus</i> L.	3	42	адв-3	Nt	Сорн.-опуш.-лесн.	с-гел	М	МС
<i>Carex digitata</i> L.	1, 2	4	I	Nm	Лесн.	с-сц	М	МС
<i>C. globularis</i> L.	1	29*	IV	Olg	Бол.-лесн.	с-гел	Г	МС-ОЛ
<i>C. hirta</i> L.	3, 4	21, 37*	VIII	Md	Бол.-луг.	с-гел	М	МС-ЗВ
<i>C. leporina</i> L.	1, 3	16*	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МС
<i>C. pallascens</i> L.	2, 3	16	VII	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МС
<i>Centaurea jacea</i> L.	2, 3, 4	16	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МС
<i>C. phrygia</i> L.	3	8	VII, ап.	Md	Опуш.	гел	М	МС
<i>C. scabiosa</i> L.	3, 4	21	III, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	К-М	МС
<i>Cerastium holosteoides</i> Fr.	2, 4	15	VII	Md	Сорн.-опуш.-луг.	с-гел	М	МС-ЗВ
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	2, 3, 4	14	II, ап.	TH	Опуш.	гел	М-Г	ЗВ
<i>Chenopodium album</i> L.	2, 4	37	адв-2	Md	Приб.-сорн.	с-гел	М	МС-ЗВ
<i>Chrysopsis aurea</i> (Pollich) Greene	2	40*	VII, ап.	Pn	Опуш.-луг.	гел	М	МС-ОЛ
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	3, 4	26	II	TH	Бол.-луг.	с-гел	М-Г	МС-ЗВ
<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	2, 4	27	VII	Wt	Бол.-луг.	гел	М-Г	МС
<i>C. setosum</i> (Willd.) Besser	2, 3, 4	37*	адв-1	Md	Сорн.	гел	М	ЗВ
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	3, 4	26	V	Md	Бол.-луг.	гел	М-Г	МС-ЗВ
<i>Convallaria majalis</i> L.	1, 2, 3	7	I	Nm	Опуш.-лесн.	гел	М	МС
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2, 3, 4	24	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МС

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Вид Species	Парциальные флоры Partial floras	Эколого-ценоотические группы (ECG)			Ценоотические группы H. N. Цвелёва N. N. Tsvetlev's coenotic groups	Экологические группы по шкалам Ecological groups by scales		
		А. А. Ниценко A. A. Nitsenko's	М. Л. Раменской M. L. Ramens- kaya's	«Ценофонд» «Coenotic pool»		свет light	влажность humidity	почвенное богатство soil richness
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	1	8*	II	Wt	Бол.-лесн.	с-сц	М-Г	МЕ-ОЛ
<i>Daphne mezereum</i> L.	4	3*	I	Bt	Лесн.	с-сц	М	МЕ-ЗВ
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	3	15, 26, 27	VII, ап.	Nt	Бол.-лесн.- луг.	с-гел	М-Г	МЕ
<i>Dianthus deltoides</i> L.	4	23	III	Md	Опуш.-луг.	гел	К-М	МЕ
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	1, 2	1	IV	Th	Лесн.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>D. expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy	1	1*	IV	Th	Лесн.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>D. filix-mas</i> (L.) Schott	1, 3	4*	I	Nm	Лесн.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	3, 4	24	VIII, ап.	Md	Сорн.-луг.	с-гел	М	ЭВ
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	2	44*	адв-4в	Nt	Адв.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>E. montanum</i> L.	2, 3, 4	1, 8*	I	Nm	Опуш.-лесн.	с-сц	М	МЕ
<i>Equisetum arvense</i> L.	3	21*	IV	Md	Приобр.-луг.	гел	М	ОЛ
<i>E. hyemale</i> L.	3	14*	III	Wt	Лесн.	с-сц	К-М	МЕ-ОЛ
<i>E. pratense</i> Ehrh.	1, 3	19	IV	Bt_m	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МЕ
<i>E. sylvaticum</i> L.	1, 3	1, 3, 8, 11	IV	Bt_m	Лесн.	с-сц	М	МЕ
<i>Erigeron acris</i> L.	3	38	III, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	К-М	МЕ
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	4	40	адв-2	Md	Сорн. сег.	с-гел	К-М	МЕ
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	4	40, 41*	адв-3	Md	Сорн.-луг.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	2, 4	36—38*	адв-1	Md	Сорн.	гел	К-М	МЕ
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	3	30	V	—	Бол.-луг.	с-гел	Г	МЕ-ЭВ
<i>Fragaria vesca</i> L.	1, 2, 4	10	II, ап.	Md	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Fumaria officinalis</i> L.	2, 3, 4	37*	адв-2	—	Сорн. сег.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Galeopsis spectiosa</i> Mill.	3, 4	37*	адв-1	Md	Сорн.	с-гел	М	МЕ-ЭВ

<i>G. tetrahit</i> L.	2, 3, 4	42	адв-2	Md	Сорн.	гел	М	ЭВ
<i>Galium album</i> Mill.	2, 3, 4	15	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ-ЭВ
<i>G. boreale</i> L.	2, 3	20	VIII	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ
<i>G. triflorum</i> Mill.	1, 2	4*	I	Br_m	Лесн.	с-сц	М-Г	МЕ-ЭВ
<i>G. uliginosum</i> L.	4	28	V	Wt	Бол.-луг.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	1, 2, 3	8	II	TH	Опуш.-лесн.	с-гел	М-Г	МЕ-ЭВ
<i>Geum rivale</i> L.	4	26	VII	Nt	Бол.-луг.-лесн.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>Glechoma hederacea</i> L.	3	4	VII, ап.	Nm	Опуш.-лесн.	с-сц	М-Г	МЕ-ЭВ
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	1	1	II	Br_m	Лесн.	с-сц	М	МЕ-ОЛ
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	1, 2	3	IV	Br_m	Лесн.	сц	М-Г	МЕ-ЭВ
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	1, 2	4	I	Nm	Лесн.	с-сц	М	МЕ-ЭВ
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	2, 3, 4	24	II, ап.	TH	Опуш.-луг.	гел	М	ЭВ
<i>Hieracium pratense</i> Zahn	2	16	VII	Md*	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ
<i>H. sylvaticum</i> L.	2	Гр. I*	II	Br_m	Опуш.-лесн.	с-сц	М	МЕ
<i>H. umbellatum</i> L.	2, 3, 4	10	II, ап.	Pn	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ
<i>H. vulgatum</i> Fr.	2	14*	II	Br_m	Опуш.-лесн.	с-сц	М	МЕ
<i>Humulus lupulus</i> L.	3	1	I культ.*	Nt	Прибр.-лесн.	с-гел	М-Г	ЭВ
<i>Hylebia nemorum</i> (L.) Fourr.	2, 3	4	I	Nt	Лесн.	с-сц	М-Г	ЭВ
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	2, 3, 4	10	VII	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Juncus bufonius</i> L.	3	44	VIII, ап.	Wt	Прибр.-луг. бол.	гел	М-Г	МЕ
<i>Knautia arvensis</i> (L.) J. M. Coult.	2, 3, 4	38	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МЕ
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	1	д	II культ.*	Br	Интр.	с-гел	М	МЕ-ОЛ
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	2, 3, 4	15	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	2, 4	4	I	Nm	Лесн.	с-сц	М	МЕ-ЭВ
<i>Leontodon hispidus</i> L.	2, 3, 4	22	III	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МЕ
<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh) Nutt.	3, 4	37*	адв-3	Md	Сорн. руд. и адв.	гел	М	МЕ
<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. ex DC.	2, 3, 4	10, 15*	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	К-М	МЕ
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	3	41	III, ап.	Md	Сорн.- опуш.-луг.	гел	К-М	МЕ

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Вид Species	Парциальные флоры Partial Floras	Эколого-ценоотические группы Ecological-coenotic groups (ECG)			Ценоотические группы Н. Н. Цвелёва N. N. Tsvetlev's coenotic groups	Экологические группы по шкалам Ecological groups by scales		
		А. А. Нищенко A. A. Nitsenko's	М. Л. Раменской M. L. Ramenskaya's	«Ценофонд» «Coenotic pool»		свет light	влажность humidity	почвенное богатство soil richness
<i>Linnaea borealis</i> L.	1	1	IV	Br_k	Лесн.	сц	М	ме
<i>Luzula pallescens</i> Sw.	2	16*	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	ме-ол
<i>L. pilosa</i> (L.) Willd.	1, 2	2	II	Br_m	Лесн.	с-сц	М	ме
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	1	1	II	Br_k	Лесн.	с-сц	М	ме-ол
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	3, 4	29	VIII	Nt	Бол.-опуш.- лесн.	с-гел	М-Г	ме-эв
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	1, 2	3	II	Br_m	Лесн.	с-сц	М	ме
<i>Medicago falcata</i> L.	4	20	адв-5б	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	ме-эв
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	2, 3, 4	9	II, ап.	Nm	Опуш.-лесн.	с-гел	М-Г	ме-эв
<i>M. pratense</i> L.	1	2	II	Br_m	Опуш.-лесн.	с-гел	М-Г	ме
<i>M. sylvaticum</i> L.	1, 2, 3	2	II	Br_m	Лесн.	с-гел	М	ме
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Gareke	4	9, 15	VII, ап.	Md	Сорн.- опуш.-луг.	гел	М-Г	ме-эв
<i>M. dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	1, 3	42*	II, ап.	Nm	Опуш.-лесн.	с-гел	М-Г	эв
<i>Melica nutans</i> L.	1, 2	7	I	Nm	Лесн.	с-сц	М-Г	ме
<i>Mentha arvensis</i> L.	3	28*	VIII, ап.	Nt	Прибр.-бол.	с-гел	М-Г	ме-эв
<i>Milium effusum</i> L.	1, 2, 4	6	I	TH	Лесн.	с-сц	М-Г	ме-эв
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	2	11	II	Nm	Опуш.-лесн.	с-сц	М	эв
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	2, 4	37*	адв-1	Md	Сорн.-луг.	с-гел	К-М	ме
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch. Bip. & F. W. Schultz	2, 3, 4	10*	II	Pn	Опуш.-луг.	с-гел	М	ме-эв
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	1	1	IV	Br_k	Лесн.	с-гел	М	ме-ол
<i>Oxalis acetosella</i> L.	1, 2, 3	3	I	Br_m	Лесн.	сц	М-Г	ме
<i>Padus avium</i> Mill.	3, 4	д	I	Nt	Лесн.	с-гел	М-Г	ме-эв

<i>Paris quadrifolia</i> L.	1, 2, 3	4	I	Nm	Лесн.	с-сц	М	МС
<i>Persicaria tomentosa</i> (Schrank) Bicknell	4	37*	адв-2	Wt	Прибр.-сорн.	с-гел	М-Г	ЭВ
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	1	1*	IV	Br_m	Лесн.	с-сц	М-Г	МС-ЭВ
<i>Phleum pratense</i> L.	2, 3, 4	15	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М-Г	МС-ЭВ
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	1, 2, 4	д	IV	Br	Лесн.	с-сц	М	МС
<i>Picris hieracioides</i> L.	2, 3, 4	22*	II	Md	Сорн.-опуш.-луг.	гел	К-М	МС
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	2, 4	10	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МС-ОЛ
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	1	д	культ.*	Br	Интр.	с-сц	М	МС
<i>P. sylvestris</i> L.	1, 2, 4	д	IV	Pn	Лесн.	гел	М	МС-ОЛ
<i>Plantago major</i> L.	3, 4	43	адв-3	Md	Сорн.-прибр.-луг.	гел	М	МС
<i>Poa pratensis</i> L.	2, 4	15	VII, ап.	Md	Луг.	гел	М	МС-ЭВ
<i>P. trivialis</i> L.	1	29*	VIII, ап.	Nt	Бол.-луг.	с-сц	М-Г	МС-ЭВ
<i>Polygonum aviculare</i> L.	4	43	адв-3	Md	Прибр.-сорн.	гел	М	ЭВ
<i>Populus tremula</i> L.	1, 2, 4	д	IV	Nm	Лесн.	гел	М	МС
<i>Potentilla anserina</i> L.	3, 4	25, 26, 28	VII, ап.	Md	Прибр.-луг.	с-гел	М-Г	МС-ЭВ
<i>P. argentea</i> L.	2, 3, 4	14*	III, ап.	Pn	Опуш.-луг.	гел	К-М	МС-ОЛ
<i>P. erecta</i> (L.) Raeusch.	4	17	VII	Md	Опуш.	с-гел	М	МС-ОЛ
<i>P. intermedia</i> L.	2, 3	41*	адв-1	Md	Опуш.-луг.	гел	К-М	МС
<i>P. norvegica</i> L.	2	41*	адв-2	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МС-ЭВ
<i>Prunella vulgaris</i> L.	2, 3, 4	16	II, ап.	Md	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МС
<i>Piarnica vulgaris</i> Hill	3, 4	26	II, ап.	Wt	Прибр.-луг.	гел	М-Г	МС
<i>Pteridium latiusculum</i> (Desv.) Hieron. ex Fries	1, 2	7, 10, 12, 13, 14	III	Pn	Опуш.-лесн.	с-гел	К-М	МС-ОЛ
<i>Pyrola media</i> Sw.	1	1	II	Br_k	Лесн.	с-сц	М	МС-ОЛ
<i>P. minor</i> L.	1	10*	IV	Br_k	Лесн.	с-сц	М-Г	МС-ОЛ
<i>P. rotundifolia</i> L.	1	3	II	Br_k	Лесн.	с-сц	М	МС-ОЛ
<i>Ranunculus acris</i> L.	3, 4	15, 16, 26, 28	VII, ап.	Md	Луг.	гел	М	МС

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Вид Species	Парциальные флоры Partial floras	Эколого-ценоотические группы Ecological-cenotic groups (ECG)			Ценоотические группы N. N. Цвелёва N. N. Tsvetlev's cenotic groups	Экологические группы по шкалам Ecological groups by scales		
		А. А. Нищенко A. A. Nitsenko's	М. Л. Раменской M. L. Ramenskaya's	«Ценофонд» «Cenotic pool»		свет light	влажность humidity	почвенное богатство soil richness
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	2, 3, 4	18	VII	Nm	Опуш.- бол.-луг.	с-сц	М-Г	ЭВ
<i>R. polyanthemus</i> L.	2, 3	17*	III, ап.	Md	Опуш.-луг.	с-гел	К-М	МС-ЭВ
<i>R. repens</i> L.	2, 3, 4	44	VII, ап.	Nt	Бол.- опуш.-луг.	гел	М-Г	МС-ЭВ
<i>Ribes nigrum</i> L.	2	куст.	I	Nt	Прибр.- бол.-лесн.	с-гел	Г	ЭВ
<i>R. spicatum</i> E. Robson	1	куст.	I	Nt	Прибр.- опуш.-лесн.	с-сц	М	МС-ЭВ
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	3, 4	44*	VIII, ап.	Wt	Сорн.-прибр.	с-гел	Г	ЭВ
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	4	куст.	II	Bг	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МС
<i>R. rugosa</i> Thunb.	4	куст.	культ.*	культ.	Интр. и прибр. псам.	гел	М	МС
<i>Rubus arcticus</i> L.	1	2*	II	Bг_m	Опуш.-лесн.	с-гел	М-Г	МС
<i>R. idaeus</i> L.	1, 2, 3	куст.	II, ап.	ТН	Опуш.-лесн.	с-гел	М	ЭВ
<i>R. saxatilis</i> L.	1, 2, 3	7	II	Bг_m	Опуш.-лесн.	с-гел	М-Г	МС-ЭВ
<i>Rumex acetosa</i> L.	2, 3	20*	VII	Md	Луг.	с-гел	М-Г	МС-ЭВ
<i>R. acetosella</i> L.	2, 3, 4	Гр. IV	VIII, ап.	Pn	Опуш.-луг. псам.	с-гел	М	МС-ОЛ
<i>R. thyrsiflorus</i> Fingerh.	3	21	VIII	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МС-ЭВ
<i>Salix aurita</i> L.	4	куст.	II	Wt	Бол.-опуш.- лесн.	гел	М-Г	МС-ОЛ
<i>S. caprea</i> L.	2, 3, 4	куст.	II	Bг	Лесн.	с-гел	М	МС
<i>S. phyllicifolia</i> L.	4	куст.	IV, ап.	Wt	Опуш.-бол.	с-сц	М-Г	МС
<i>Schedonorus pratensis</i> (Huds.) P. Beauv.	2, 3, 4	15*	VII, ап.	Md	Луг.	гел	М	МС-ЭВ

<i>Solidago virgaurea</i> L.	1, 2, 3	2	II	Br_m	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МЕ
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1, 2	куст.	II	Br	Опуш.-лесн.	с-сц	М	МЕ
<i>Spergula arvensis</i> L.	4	37	адв-1	Pn	Сорн.-луг.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Stellaria graminea</i> L.	2, 3, 4	15	VIII, ап.	Pn	Опуш.-луг.	гел	М	МЕ
<i>S. holostea</i> L.	1, 2	4	I	Nm	Опуш.-лесн.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	2, 3, 4	41	VIII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	К-М	МЕ
<i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg.	2, 3, 4	24	VIII, ап.	Md	Сорн.-луг.	гел	М	МЕ-ОЛ
<i>Thlaspi arvense</i> L.	4	37	адв-2	Md	Сорн. сег.	гел	М-Г	МЕ-ЭВ
<i>Trifolium europaea</i> L.	1, 2	3	II	Br_m	Лесн.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>Trifolium hybridum</i> L.	3, 4	15	адв-4б	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М-Г	МЕ-ЭВ
<i>T. medium</i> L.	2, 3, 4	8	II	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МЕ
<i>T. pratense</i> L.	3, 4	15	VII, ап.	Md	Луг. и интр.	гел	М	МЕ
<i>T. repens</i> L.	3, 4	Гр. II	VII, ап.	Md	Луг.	гел	М	ЭВ
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	3, 4	37	адв-2	Md	Сорн.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Trollius europaeus</i> L.	2, 3, 4	8	VII	TH	Опуш.-луг.	гел	М-Г	МЕ
<i>Tussilago farfara</i> L.	3, 4	Гр. IV	VIII, ап.	Md	Сорн.-прибр.	с-гел	М	МЕ-ОЛ
<i>Urtica dioica</i> L.	2, 3, 4	11	адв-3	TH	Сорн.-лесн.	с-гел	М-Г	ЭВ
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	1, 2	1	I	Br_k	Лесн.	с-гел	М	МЕ
<i>V. vitis-idaea</i> L.	1, 2	12	IV	Br_k	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МЕ-ОЛ
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	2, 3, 4	10	II	Md	Опуш.-луг.	с-гел	М	МЕ-ЭВ
<i>V. officinalis</i> L.	1, 2	2	III, ап.	Pn	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Vicia cracca</i> L.	2, 3, 4	15	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>V. sepium</i> L.	1, 2, 3	8	VII, ап.	Md	Опуш.-лесн.	с-гел	М	МЕ
<i>Viola arvensis</i> Murray	2	37*	адв-1	Md	Сорн.-луг.	гел	К-М	МЕ
<i>V. mirabilis</i> L.	1, 2	4	I	Nm	Опуш.-лесн.	с-сц	М	МЕ-ЭВ
<i>V. nemoralis</i> Kütz	1, 2, 4	10*	VII	Md	Опуш.	гел	М	МЕ
<i>V. palustris</i> L.	1	27	II	Wt	Бол.-лесн.	с-сц	М-Г	МЕ
<i>V. tricolor</i> L.	2, 4	38	VII, ап.	Md	Опуш.-луг.	гел	М	МЕ-ЭВ
<i>Viscaria viscosa</i> (Scop.) Asch.	2, 3	13	III	Pn	Опуш.-луг. псам.	гел	К-М	МЕ

Примечание. **Парциальные флоры** (ПФ): 1 — лес, 2 — вырубка, 3 — дорога, 4 — луг. * — виды, которым эколого-ценотическая и ценотическая характеристика приписана авторами самостоятельно; культ. — культивируемый.

Свиты растений по А. А. Ниценко (ААН): д — деревья, куст. — кустарники; лесная группа свит (I): 1 — еловая черничная, 2 — елово-полянная черничная, 3 — еловая кисличная, 4 — неморальная теневая, 6 — неморальная высокотравная полянная, 7 — полунеморальная, 8 — осиновая, 9 — неморальная опушечно-полянная, 10 — мелколиственная опушечно-полянная, 11 — нитрофильная теневая, 12 — северо-боровая, 13 — южноборовая, 14 — боровая опушечно-полянная (лугово-песчаная); луговая группа свит (II): 15 — собственно мезофильная, 16 — колосовая, 18 — полупустошная, 19 — обогащенная мезофильная, 20 — лугово-пойменная мезофильная, 21 — лугово-пойменная песчаная, 22 — лугово-карбонатная, 24 — нитрофильно-луговая, 26 — гидромезофильно-луговая, 27 — торфянисто-луговая, 28 — лугово-болотная; болотная группа свит (III): 29 — болотно-лесная нитрофильная (черноольховая); сорно-рудеральная группа свит (IV): 38 — сорно-залежная песчаная, 41 — сорно-рудеральная песчаная, 42 — рудеральная ольховая, 44 — гидрофильная пастбищно-дигрессивная.

ЭЦГ по М. Л. Раменской (МЛР): I — «лесные растения, характерные преимущественно для более плодородных лесных почв и хорошо развитого тенистого яруса»; II — «лесные растения, произрастающие на средних по богатству и относительно бедных лесных почвах с более или менее разреженным древостоем»; III — растения «наиболее сухих и бедных почвогрунтов и еще большего светолюбия: сосняков лишайниковых с элементами ксерофильного разнотравья, полян с разреженной травянистой растительностью, сухих и бедных скальных выходов, особенно типа покатых бараньих лбов»; IV — «лесные виды с очень широкой экологической амплитудой»; V — «виды болот более или менее эутрофных или мезотрофных, как открытых (безлесных), так и облесенных; как топяного характера, так и со средней (для болот) степенью обводнения»; VII — «примитивные луговые растения мезо- и гигрофильного ряда»; VIII — «виды, приуроченные преимущественно к берегам пресноводных водоемов: озер, рек, ручьев», ап. — апофиты.

Адвентивные виды по М. Л. Раменской (МЛР): адв-1 — сорняки полевые сететальные; адв-2 — сететально-рудеральные; адв-3 — рудеральные; адв-4 — эрозофилы, в т. ч. адв-4а — растения сухих обнажений, адв-4б — растения мест средней степени увлажнения, адв-4в — растения сырых и мокрых обнажений, адв-5 — случайные заносные, в т. ч. адв-5а — заносные сорные, адв-5б — случайные заносные (не сорные по своей природе), адв-5в — культивируемые и дичающие.

ЭЦГ по базе данных «Ценофонд лесов Европейской России» (ЦФ): Вг — бореальная (виды еловых и елово-пихтовых лесов), Вг_к — бореальные кустарнички и вечнозеленые травы, Вг_т — бореальное мелкотравье, Мд — луговая и лугово-опушечная, Мп — неморальная (виды широколиственных лесов), Nt — нитрофильная (виды черноольшаников), Olg — олиготрофная (виды верховых олиготрофных болот), Рп — боровая (виды сосновых лесов), ТН — бореальное высокотравье, Wt — водно-болотная.

Ценопитческие группы по Н. Н. Цвелёву (ННЦ): адв — адвентивный, бол. — болотный, заносн. — заносный, интр. — интродуцированный, культ. — культивируемый, лесн. — лесной, луг. — луговой, опуш. — опушечный, прибр. — прибрежный, псам. — псаммофильный, сег. — сететальный, сорн. — сорный.

Экологические группы. По отношению к свету: тел — гелиофит, с-тел — семисциофит, с-сц — сциофит; по отношению к влажности: К-М — ксеро-мезофит, М — мезофит, М-Г — мезо-гигрофит, Г — гигрофит; по отношению к плодородию почвы: ол — олиготроф, ме-ол — мезо-олиготроф, ме — мезотроф, ме-эв — мезо-эвтроф, эв — эвтроф.

Note. Partial floras (PF): 1 — forest, 2 — clear-cut, 3 — road, 4 — meadow. * — ecological-coenotic and coenotic descriptions of the species made by the authors themselves; культ. — cultivated.

Plant series according to A. A. Nitsenko (AAN): д — trees, куст. — shrubs; forest group of series (I): 1 — of bilberry spruce forest, 2 — of bilberry spruce forest glades, 3 — of wood sorrel spruce forest, 4 — shade-dwelling nemoral, 6 — tall-herb glade-dwelling nemoral, 7 — semi-nemoral, 8 — of aspen forest, 9 — edge-glade-dwelling nemoral, 10 — small-leaved edge-glade-dwelling, 11 — nitrophilous shade-dwelling, 12 — of northern pine forest, 13 — of southern pine forest, 14 — of pine forest edges and glades (meadow and sand dwelling); meadow group of series (II): 15 — mesophilous proper, 16 — graminaceous, 17 — matgrass, 18 — of semi-barrens, 19 — enriched mesophilous, 20 — meadow-floodplain mesophilous, 21 — of sandy meadows and floodplains, 22 — of calcareous meadows, 24 — meadow nitrophilous, 26 — meadow hydromesophilous, 27 — of peaty meadows, 28 — meadow-mire; mire group of series (III): 29 — mire-shrubland; 30 — nitrophilous mire-forest (black alder); ruderal weed group of series (IV): 38 — sandy fallow-field weed, 41 — sandy ruderal weed, 42 — alder ruderal, 44 — hydrophilous pasture digression series.

Ecological-coenotic groups according to M. L. Ramenskaya (МЛР): I — «forest plants mainly pertinent to more fertile forest soils and well-developed shaded storey»; II — «forest plants growing on moderately rich and relatively poor forest soils with fairly sparse tree stand»; III — plants pertinent to «the driest and poorest soils and very light-tonnée type»; IV — «forest species with elements of xerophilous herbs, glades with sparse herbaceous vegetation, dry and poor rock outcrops, especially of the gently sloping roche moutonnée type»; V — «forest species with a wide ecological amplitude»; V — «species of more or less eutrophic or mesotrophic mires, both open (treeless) and forested; both heavily watered and with average (for mires) moisture content»; VII — «plants mostly pertinent to meadows, of the meso- and hygrophilous series»; VIII — «plants mostly pertinent to freshwater shores: of lakes, rivers, brooks», an. — apophites.

Adventive species according to M. L. Ramenskaya (МЛР): адв-1 — segetal weeds; адв-2 — segetal-ruderal; адв-3 — ruderal; адв-4 — exposed-rock species, incl. адв-4а — pertinent to dry exposed rock, адв-4б — pertinent to average moisture habitats, адв-4в — pertinent to very moist and wet exposed-rock habitats, адв-5 — accidental aliens, incl. адв-5а — alien weeds, адв-5б — accidental non-weed aliens, адв-5в — cultivated and turning to feral.

ECG according to the database «Coenotic pool of forests of European Russia» (ЦФ): Br — boreal (species of spruce and spruce-fir forests), Br_k — boreal dwarf shrubs and evergreen herbs, Br_m — boreal low herbs, Md — meadow and meadow/forest-edge group, Nm — nemoral (species of broadleaved forests), Nt — nitrophilous (black alder forest species), Olg — oligotrophic (oligotrophic bog species), Pn — pine-forest group, Th — boreal tall herbs, Wt — wetland.

Coenotic groups according to N. N. Tsvetev (ННЦ): адв — adventive, бол. — wetland, заносн. — alien, интр. — intentionally introduced, культ. — cultivated, лесн. — forest, луг. — meadow, олуш. — forest-edge, прибр. — riparian, псам. — psammophilous, cer. — segetal, сорн. — ruderal.

Ecological groups. With respect to light: rel — heliophilous, c-рел — semi-heliophilous, c-ц — semi-sciophilous, cц — sciophilous; with respect to moisture: К-М — xero-mesophilous, М — mesophilous, М-Г — meso-hygrophilous, Г — hygrophilous; with respect to soil fertility: ол — oligotrophic, ме-ол — meso-oligotrophic, ме — mesotrophic, ме-эв — meso-eutrophic, эв — eutrophic.

Доля теневыносливых растений достигает 11.8 %, в то время как тенелюбивые виды полностью отсутствуют.

Различия по другим экологическим факторам не столь значительны, хотя и достаточно заметны при сравнении лесной ПФ с остальными. По отношению к влажности почвы во всех ПФ преобладает группа мезофитов (59—64.5 %) и мезо-гигрофитов (от 21.8 % в ПФ вырубки до 31.7 % в ПФ лесных участков). На антропогенно трансформированных участках доля ксеро-мезофитов (11.4—12.7 %) выше, чем в лесных сообществах (3.2 %).

По отношению к плодородию почвы во всех местообитаниях преобладают группы мезотрофных и мезо-эвтрофных растений (в сумме 73—76 %), но при этом доля эвтрофных видов в лесных сообществах (6.3 %) в 2—3 раза ниже, чем на антропогенно трансформированных участках (12—17 %).

Таким образом, можно констатировать, что исследованные лесные сообщества заселены видами, способными расти в условиях затенения древесным ярусом. По сравнению с остальными биотопами в лесу ниже доля светлюбивых видов, как и ксеро-мезофитных и эвтрофных видов, что говорит об особых условиях для произрастания видов растений нижних ярусов под древесным пологом. Экологический анализ достаточно четко продемонстрировал, что именно древесный ярус является ведущим фактором, определяющим состав и структуру сообществ.

Из 12 эколого-ценологических групп аборигенных видов, выделенных Раменской (Ramenskaia, 1983) для территории Мурманской обл. и Карелии, в исследованных ПФ представлены семь (отсутствуют петрофиты, тундровые и водные виды, виды олиготрофных болот и виды морского побережья). На дороге и на лугу отмечены растения из всех семи групп, в лесных же сообществах и на вырубке — только из шести ЭЦГ: отсутствуют эу- и мезотрофные болотные виды (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3
 Экологическая структура парциальных флор
 TABLE 3. Ecological structure of partial floras

Группа видов Species group	Лес Forest		Вырубка Clear-cut		Дорога Road		Луг Meadow	
	количество number	%	количество number	%	количество number	%	количество number	%
По отношению к свету With respect to light								
гелиофит heliophyte	8	12.5	42	38.2	47	44.8	54	52.9
семигелиофит semi-heliophyte	21	32.8	39	35.5	46	43.8	36	35.3
семисциофит semi-sciophyte	32	50.0	25	22.7	11	10.5	12	11.8
сциофит sciophyte	3	4.7	2	1.8	1	1.0	0	0.0
По отношению к влажности With respect to moisture								
ксеро-мезофит xero-mesophyte	2	3.2	14	12.7	12	11.4	13	12.7
мезофит mesophyte	40	63.5	71	64.5	62	59.0	63	61.8
мезо-гигрофит meso-hygrophyte	20	31.7	24	21.8	27	25.7	25	24.5
гигрофит hygrophyte	2	3.2	1	0.9	4	3.8	1	1.0
По отношению к плодородию почвы With respect to soil fertility								
олиготроф oligotrophic	1	1.6	1	0.9	1	1.0	1	1.0
мезо-олиготроф meso-oligotrophic	13	20.3	12	10.9	7	6.7	11	10.8
мезотроф mesotrophic	32	50.0	51	46.4	49	46.7	40	39.2
мезо-эвтроф meso-eutrophic	14	21.9	33	30.0	30	28.6	35	34.3
эвтроф eutrophic	4	6.3	13	11.8	18	17.1	15	14.7
Всего Total	64	100	110	100	105	100	102	100

В лесных сообществах основу ПФ составляют виды I,³ II, IV групп — 85.9 % от общего количества видов, а с учетом ЭЦГ III — 90.6 %. По мере продвижения от леса к лугу доля лесных видов (ЭЦГ I—IV) значительно снижается (на вырубке их уже только 56.5 %, по обочинам дороги 40, на лугу — 36.3 %), при этом бо-

³ Названия и характеристика ЭЦГ МЛР даны в примечании к табл. 2.

ТАБЛИЦА 4

Эколого-ценоотическая структура парциальных флор по М. Л. Раменской (Ramenskaia, 1983)

TABLE 4. Ecological-coenotic structure of partial floras according to M. L. Ramenskaia (1983)

ЭЦГ и группы адвентивных видов ECG and groups of adventive species	Всего видов (в т. ч. апофитов) Total of species (of them apophytes)	%	Лес Forest		Вырубка Clear-cut		Дорога Road		Луг Meadow	
			Количество видов Species number	%	Количество видов Species number	%	Количество видов Species number	%	Количество видов Species number	%
I	23	12.0	16	25.0	18	16.4	10	9.5	7	6.9
II	44 (10)	23.0	24	37.5	30	27.3	19	18.1	20	19.6
III	12 (7)	6.3	3	4.7	7	6.4	9	8.6	5	4.9
IV	17 (1)	8.9	15	23.4	7	6.4	4	3.8	5	4.9
V	4	2.1	—	—	—	—	3	2.9	2	1.9
VI	42 (30)	22.0	3	4.7	29	26.4	29	27.6	31	30.4
VIII	15 (12)	7.9	1	1.6	7	6.4	16	15.2	11	10.8
Всего аборигенных Total of aboriginal species	157 (60)	82.2	62	96.9	98	89.1	90	85.7	81	79.4
в т. ч. апофитов of them apophytes	60	31.4	10	15.6	38	34.5	48	45.7	43	42.2
адв-1	7	3.7	—	—	5	4.5	3	2.9	5	4.9
адв-2	10	5.2	—	—	4	3.6	4	3.8	8	7.8
адв-3	9	4.7	—	—	1	0.9	6	5.7	5	4.9
адв-4б	1	0.5	—	—	—	—	1	0.9	1	1.0
адв-4в	1	0.5	—	—	1	0.9	—	—	—	—
адв-5б	1	0.5	—	—	—	—	—	—	1	1.0
адв-5в + культ. культ.	4	2.1	2	3.1	—	—	—	—	—	—
Всего адвентивных Total of adventive species	34	17.8	2	3.1	12	10.9	15	14.3	21	20.6
Синантропных Synantropе species	94	49.2	12	18.7	50	45.4	63	60.0	64	62.7
Всего видов Total of species	191	100	64	100	110	100	105	100	102	100

Примечание. Обозначение эколого-ценоотических групп, как в табл. 2.

Note. For symbols of the ecological-coenotic groups (ECG) see Table 2.

лее заметную роль начинает играть группа VII луговых мезо- и гигрофитов (4.7, 26.4, 27.6 и 30.4 % в лесу, на вырубке, по дороге и на лугу соответственно).

В ЭЦГ МЛР I входит 23 вида (табл. 4), группу II составляют 44 вида, группа III представлена 12 видами. Наибольшее количество видов растений этой группы (7) отмечено на вырубке и вдоль дороги (9). Все 12 видов группы III активно заселяют вторичные местообитания с открытым минеральным субстратом, а именно вырубки, луга, обочины дорог, ж.-д. насыпи. Из группы IV во флоре исследованных участков отмечено 17 видов, наибольшее их количество (15 видов, 23.4 %) отмечено в лесных сообществах.

Упомянутые ЭЦГ МЛР в основном соответствуют группам и свитам видов Цвелёва и ЭЦГ ААН и в меньшей степени ЭЦГ ЦФ.

Группа V ЭЦГ МЛР включает в себя 4 вида, в лесу и на вырубке виды этой ЭЦГ полностью отсутствуют. По Цвелёву, это болотно-луговые виды (за исключением вейника тростниковидного — вида, заселяющего болота, луга, леса), по ЭЦГ ААН — представители водно-болотной группы и свит влажных лугов, по ЭЦГ ЦФ это водно-болотные (*Calamagrostis phragmitoides*, *Galium uliginosum*), луговые (*Coccyganthe flos-cuculi*) и нитрофильные (*Filipendula ulmaria*) виды.

Группа VII ЭЦГ МЛР представлена 42 видами. Луга в Карело-Кольском регионе, за исключением приморских и крайне редких пойменных (в основном на юге, особенно по р. Водле), имеют вторичное происхождение и занимают всего 0.1—0.2 % от общей площади региона (Ramenskaia, 1983). Набор видов на них не специфичный, присутствует много заносных видов и апофитов — видов, активно и чаще заселяющих вторичные местообитания (обочины дорог, песчаные насыпи, посевы, газоны, пустыри). В более южных районах площадь лугов значительно больше, поэтому наблюдаются серьезные расхождения с другими рассматриваемыми системами ЭЦГ. В ЭЦГ ААН эти виды относятся к луговой и водно-болотной группам, а также к полянным и опушечным свитам лесной группы и некоторые — к сорно-рудеральной группе видов. По Цвелёву это преимущественно опушечно-луговые и луговые, реже болотные виды, а также растения, заселяющие разнообразные местообитания (леса, болота, луга). Большая часть данных видов соответствует луговой группе по ЭЦГ ЦФ, реже — нитрофильной (*Deschampsia caespitosa*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*) и водно-болотной (*Cirsium palustre*) группе и один вид относится к группе видов бореального высокотравья (*Trollius europaeus*).

В группу VIII входит 15 видов, из которых 12 являются апофитами, поэтому в других эколого-ценотических системах видов эта группа довольно разнообразна. Они входят в состав всех четырех групп ЭЦГ ААН (преимущественно в свиты влажных лугов и сорно-рудеральную группу). Вызывает вопросы включение в боровую группу сосновых лесов (по ЭЦГ ЦФ) видов группы VIII ЭЦГ МЛР *Rumex acetosella* и *Stellaria graminea*, поскольку в системах других авторов эти виды относятся к опушечно-луговым видам (по Цвелёву) и типично-луговым и сорно-рудеральным видам (по Ниценко). В Карелии эти виды встречаются на открытых скалах, береговых склонах, отмелях и прибрежных опушках (Kravchenko, 2007), а как апофиты эти виды поселяются вдоль дорог, на нарушенных участках лугов, в поселениях.

В системе ЭЦГ ЦФ имеется группа бореального высокотравья (ТН): *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Heraclеum sibiricum*, *Trollius europaeus*, *Urtica dioica*, *Cirsium heterophyllum*. Эти растения действительно главным образом, крупные, но на территории исследования у большинст-

ва из них отсутствуют ценотические связи, так в ЭЦГ МЛР они распределены по пяти группам.

Луговая и лугово-опушечная ЭЦГ ЦФ (Md) обширна и разнообразна, включает в себя многие ЭЦГ МЛР и ААН, но при этом в основном соответствует ценотическим группам Цвелёва. Если рассматривать ее исходя из распространения по исследуемым биотопам, то за исключением пяти видов (*Anthriscus sylvestris*, *Campanula rapunculoides*, *Fragaria vesca*, *Vicia sepium*, *Viola nemoralis*) представители этой группы не встречаются в лесу. Это же объединяет их по характеристикам Цвелёва. Здесь имеет место преимущественно ценотический принцип объединения видов в группу во всех исследованных классификациях ЭЦГ.

Группа видов олиготрофных болот (Olg) включает на исследуемой территории всего 2 вида — *Carex globularis* и *Rorippa palustris*. Оба не совпадают с ЭЦГ МЛР. В отношении *Carex globularis*, которая в средней тайге успешно заселяет леса, очень ярко проявляется зависимость, хорошо известная ботаникам, исследующим болота и леса Карелии — болотные в средней тайге виды в северной обильны в сосновых лесах на песчаных почвах (*Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*).

Неморальная ЭЦГ ЦФ в целом соответствует I ЭЦГ МЛР (за исключением *Melampyrum nemorosum* и *Populus tremula*). I ЭЦГ МЛР объединяет виды лесов на относительно плодородных почвах. Неудивительно, что в этой группе много неморальных и борео-неморальных видов, так как распространение южных видов на север происходит в основном по плодородным местообитаниям. Встречены такие участки и на исследуемой территории.

Подчеркивая, что заносные виды в составе флоры стоят особняком и их нельзя сравнивать с местными видами, Раменская адвентивную флору региона разделяет на 5 групп, которые можно приравнять к ЭЦГ, так как для видов указываются типы осваиваемых местообитаний, обогащение их элементами питания, степень увлажнения.

Наибольшее количество адвентивных видов отмечено в луговых сообществах — 21, что составляет 20.6 % от ПФ (табл. 4). Несколько меньше адвентивных видов отмечено вдоль обочины дороги (15—14.3 %), еще меньше на вырубке (12—10.9 %). Особо необходимо отметить, что адвентивные виды отсутствуют в лесных сообществах.⁴ Три вида были отнесены Раменской к заносным. Позднее А. В. Кравченко (Kravchenko, 2007) указал для *Artemisia vulgaris* и *Carduus crispus* морские побережья как естественные местообитания, при этом виды активно поселяются и на обочинах дорог, и других антропогенно нарушенных участках. Цвелёв и Ниценко отнесли виды к сорным, но при этом указали их приуроченность и к лесным сообществам. В системе ЭЦГ ЦФ эти виды относятся к луговой и нитрофильной (виды черноольшанников) группам соответственно. *Urtica dioica* (заносный рудеральный вид — группа 3 по МЛР) включена Кравченко (Kravchenko, 2007) в состав аборигенной флоры Карелии. В качестве естественных местообитаний вида указываются приручейные леса. В ЭЦГ ААН крапива двудомная относится к лесной нитрофильно-теневого свите видов, которая близка к рудеральной ольховой свите, по Цвелёву вид является сорно-лесным, в системе ЭЦГ ЦФ он относится к группе бореального высокотравья.

⁴ Несмотря на то что *Melandrium dioicum*, встреченный в лесных сообществах, отнесен А. В. Кравченко (Kravchenko, 2007) к заносным, мы следуем пониманию статуса этого вида М. Л. Раменской (Ramenskaia, 1983), которая относала его к аборигенным видам.

Из четырех культивируемых видов два вида образуют посадки кедровой сосны и лиственницы сибирской, кроме этого, на лугу отмечена *Rosa rugosa*, на обочине дороги — *Humulus lupulus*. Последние два вида, по-видимому, произрастали возле жилых строений в хуторском хозяйстве, существовавшем в первой половине прошлого века, и сохранились до наших дней, не расселяясь за пределы участков, где высаживались.

Из 157 аборигенных (по Раменской) видов исследованных биотопов 60 отмечены как апофиты (соответствует эуапофитам по Кравченко), наибольшее их количество в ПФ обочины дороги — 48, наименьшее — в лесной ПФ — 14 (*Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Carex leporina*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum pratense*, *Fragaria vesca*, *Poa trivialis*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus idaeus*, *Viola palustris*, *Veronica officinalis*, *Vicia sepium*). Надо особо отметить, что для большинства из этих видов лес является естественным местообитанием.

Объединение двух флорогенетических элементов — аборигенного апофитного и адвентивного, состоящих из видов, активно осваивающих вторичные местообитания, позволяет оценить уровень синантропизации флоры. Синантропный комплекс включает почти половину видов (49.7 %) общего списка, а в ряду лес—вырубка—дорога—луг доля синантропных видов закономерно возрастает, составляя 18.7, 45.4, 60, 62.7 % соответственно (табл. 4).

Для определения относительного сходства эколого-ценотических структур четырех ПФ, используя данные по количеству видов, был проведен анализ главных компонент, а также был вычислен коэффициент Сьеренсена—Чекановского. Интересно, что несмотря на высказанные выше различия в оценке эколого-ценотических свойств разными авторами, эколого-ценотическая характеристика ПФ в целом была сходной. Видимо, это связано с тем, что лесные сообщества характеризуются большим количеством лесных видов и очень низкой долей луговых и опушечных видов. Соотношение этих групп и является основным фактором различий между естественными (лесными) и антропогенно нарушенными участками во всех исследованных подходах. Вырубка отличается от других вторичных биотопов относительно высоким количеством лесных видов, а также почти полным отсутствием прибрежно-водных и болотных видов. Аборигенные фракции видового состава луга и дороги наиболее близки, при этом на дороге произрастает больше лесных видов, а также видов-ксерофитов, приуроченных в естественных условиях к песчаным побережьям (в случае дороги — песчаные обочины).

Эти закономерности иллюстрируются значениями коэффициента сходства Сьеренсена—Чекановского (K_s) для количественных признаков (с использованием данных по ЭЦГ МЛР). Самые слабые связи у лесной ПФ и флоры вторичных биотопов, например, K_s (лес—дорога) — 0.57, сходство с вырубкой больше (K_s — 0.71). Наибольшие значения коэффициента между парциальными флорами нарушенных местообитаний (0.77 — вырубка—дорога, 0.86 — дорога—луг).

Заключение

Слабые различия структуры ПФ по признакам почвенного богатства и влажности указывают на то, что набор экологических условий хоть и разнообразный, но общий для всех исследованных биотопов. Этот факт позволяет более уверенно интерпретировать результаты эколого-ценотического анализа, так как можно утверждать о экотопической равноценности исследованных биотопов в целом.

Одним из общих замечаний для классификаций ЭЦГ МЛР и ЦФ является то, что они охватывают обширные неоднородные с биогеографической точки зрения условия. Поскольку спектр ценотических сочетаний на протяжении ареала большинства видов существенно изменяется, а ценотические и эколого-ценотические элементы выделяются по поведению местной региональной популяции вида (Iurtsev, Kamelin, 1987), необходимо ограничить территорию применения классификации ЭЦГ подзонами и географическими странами. Это может снять противоречия по составу некоторых групп, о которых писала Раменская, например петрофитов и тундровых видов. Раменская вышла из положения, выделив ЭЦГ видов с широкой экологической амплитудой, в которую собственно и вошли виды, распространенные на всей территории и заселяющие в зависимости от географической широты различные сообщества. Такие противоречия при флористическом анализе часто разрешаются через обсуждение конкретных видов, что, однако, может серьезно исказить результаты в случае упрощенного использования ЭЦГ при классификации сообществ.

Несмотря на то что ЭЦГ ЦФ уже формально разделены по подзонам и в общем сравнительный анализ ПФ дал сходные результаты с полученными от использования других подходов, здесь больше, чем в других подходах, вопросов по эколого-ценотическим свойствам конкретных видов и принципам формирования ЭЦГ (использованы морфологические, географические, только ценотические или только экологические характеристики видов). Во многих случаях эти свойства взаимосвязаны, поэтому и обобщенные (усредненные) результаты в целом соответствуют таковым при использовании других подходов.

Классификация ЭЦГ ААН выгодно отличается тем, что имеет многоступенчатую (иерархическую) структуру — предпосылки такого подхода есть и у Раменской. Например, группа прибрежных растений пресноводных водоемов подразделяется на виды заболоченных берегов, песчаных и песчано-галечных отмелей, глинистых и иловатых сырых отмелей, незаболоченных облесенных берегов и береговых склонов. Виды морского побережья в свою очередь подразделяются на прибрежно-водные, литоральные, супралиторальные, сухих песчано-галечниковых берегов, песчаных отмелей, приморских скал, приморских опушек и луговин.

Внешне подходы Ниценко и Раменской выглядят совершенно разными. Раменская для территории, отличающейся разнообразием местообитаний, выделила всего 12 ЭЦГ для аборигенных видов и 5 групп для адвентивных, Ниценко — 44 свиты, объединенные в 4 группы. На самом же деле, анализируя подходы Ниценко и Раменской, можно отметить всего несколько принципиальных отличий: 1) разные объемы групп, 2) выделение Раменской группы видов с широкой экологической амплитудой (куда вошли и многие древесные лесообразующие породы), 3) Раменская адвентивную фракцию флоры анализировала отдельно, выделяя 5 групп по осваиваемым местообитаниям. Особо отметим, что оба автора создавали свои классификации ЭЦГ для конкретных территорий, прекрасно понимая изменчивость как экологических, так и ценотических свойств многих видов в зависимости от географических характеристик (климат, гидрология, геология), а также в зависимости от положения растений в пределах ареала вида.

Необходимо подчеркнуть, что совершенно справедливо Раменская отдельно анализирует заносные виды. В классификации ЭЦГ ЦФ этот момент до конца не определен, что связано, по-видимому, с изначально очень большой и разнородной территорией, для которой разрабатывалась классификация — многие заносные в таежной зоне виды присутствуют в ЭЦГ. Возможно, включение заносных

видов в классификацию явилось одной из причин дробления и большого числа свит у Ниценко. В то же время нужно однозначно заявить о необходимости отдельного анализа адвентивной фракции при выявлении закономерностей формирования флоры, особенно при наличии и преобладании вторичных местообитаний. В данном исследовании заносные виды достаточно четко дифференцировали ПФ, особенно в сочетании с анализом состава апофитов. Следует отметить, что подходы к выделению адвентивной фракции и видов- апофитов в новейшей для Карелии сводке Кравченко (Kravchenko, 2007) отличаются от взглядов Раменской (Ramenskaia, 1983). Так, 20 видов из списков ПФ, отнесенных Раменской к аборигенным, Кравченко перевел в разряд адвентивных, а 3 адвентивных по Раменской вида получили статус аборигенных, но только на части территории Карелии.

Использование ЭЦГ ААН затруднено также и тем, что он указал свойства далеко не для всех видов, а попытки характеристики отдельных видов, применяя логику автора, показывали неоднозначность выбора. Особенно это касается видов с достаточно широкой экологической амплитудой — они охватывают целый ряд ЭЦГ. Кроме этого, анализ показал, что в основе свит Ниценко заложен в большей степени ценотический подход и в меньшей степени экологический — свиты хорошо корреспондируют с ценотическими группами Цвелёва.

В целом наиболее близкие к реальной ситуации результаты дает применение классификации ЭЦГ МЛР, которая и была в данной работе принята за основу. Однако уточненные данные по многим видам, опубликованные в сводке Кравченко (Kravchenko, 2007) и других работах, а также некоторые другие моменты, упомянутые ранее и выявленные в сравнительном анализе с ЭЦГ ААН и ЭЦГ ЦФ, указывают на необходимость доработки классификации ЭЦГ МЛР с учетом новых сведений. Важно и то, что необходимо разбить ее классификацию на отдельные группы, территориально ограниченные подзонами.

Говоря о конкретных результатах исследования территории, следует в первую очередь указать на четкое проявление влияния ценотического фактора. Во-первых, древесный ярус значительнее экологических факторов определяет структуру напочвенного покрова, его влияние не позволяет внедряться в сообщество многим видам, что продемонстрировала разница в составе видов вырубki и леса. По-видимому, следует признать правоту Ниценко, выделившего древесные растения в отдельную группу, придав древесным видам значение фактора, группируя виды напочвенного покрова именно по отношению к деревьям (указывая в названиях свит доминирующей древесной породы). Во-вторых, ценотический фактор проявился очень ярко в различиях между вырубкой и лугом. Сходные по основным экологическим факторам биотопы серьезно различаются по составу сосудистых растений, что может быть объяснено только ценотическим фактором. ПФ двулетней вырубki самая богатая и объединяет виды как лесные, так и луговые и заносные, в то время как на лугу присутствует самое большое число заносных видов. Надо сказать, что виды, составляющие ПФ луга, по эколого-ценотическим характеристикам всех подходов во многом совпадают. Это на самом деле неудивительно, так как в лесной зоне луга являются азональными сообществами и «нелесные» виды выделяются достаточно четко.

Исследования продемонстрировали полное отсутствие в лесных сообществах заносных видов и видов, ценотически не свойственных лесным сообществам, т. е. к 1970-м годам искусственно созданные, но развивающиеся спонтанно лесные сообщества фактически имеют черты малонарушенных лесов, несмотря на окружение антропогенно трансформированными биотопами. Здесь к месту будет

вспомнить о справедливости введения такого понятия, как ценогенное поле или фитогенное поле сообщества (Nordin, 1987; Dem'ianov, 1996; Kryshen', 2000, и др.), которым можно описать комплекс факторов, определяемых древесным ярусом в лесу, или многочисленными устойчивыми связями травянистых растений на лугу и которое объясняет устойчивость сложившихся фитоценозов к внедрению инородных видов.

В целом применение ЭЦГ для выявления механизмов формирования растительных сообществ или ПФ может быть рекомендовано как вспомогательный метод для предварительного анализа и, возможно, обнаружения некоторых общих закономерностей. В этом случае важно применять только региональные системы ЭЦГ. Более «тонкие» закономерности могут быть выявлены при анализе распространения некоторых конкретных видов, как аборигенных, так и заносных. Набор этих видов может быть определен в том числе и при анализе эколого-ценотической структуры.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН на 2015—2017 гг. (проект «Антропогенные леса Восточной Фенноскандии: целевое назначение, динамика и ресурсный потенциал»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bulokhov] Булохов А. Д., Соломещ А. И. 2003. *Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России*. Брянск. 359 с.
- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. СПб. 991 с.
- [Coenofund...] Ценофонд лесов Европейской России. URL: <http://old.cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html>. (Дата обращения: 15.06.2015).
- [Degteva] Дегтева С. В., Новаковский А. Б. 2012. *Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры*. Екатеринбург. 182 с.
- [Dem'yanov] Демьянов В. А. 1996. Представление о фитогенном поле растений и проблема сущности фитоценоза. *Изв. РАН. Сер. биол.* № 3. С. 359—363.
- [Eastenn...] 2004. *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность* М. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- [Fedorchuk] Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л. 2005. *Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности*. СПб. 382 с.
- [Galanin] Галанин А. В. 1973. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ). *Ботанический журнал*. 58: 1608—1618.
- [Genikova] Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. 2012. Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии. *Ботанический журнал*. Т. 97 (11). С. 1424—1435.
- [Genikova] Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Рыжкова Н. И. 2014. Формирование состава растительных сообществ в условиях антропогенно фрагментированного ландшафта у границы южной и средней тайги. *Труды КарНЦ РАН*. No 2. С. 27—35.
- [Gnatiuk] Гнатюк Е. П. 1999. Флора средней Карелии. Дис. канд. биол. наук. Петрозаводск. 205 с.
- [Gnatiuk] Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. 2003. Сравнительный анализ локальных флор Южной Карелии. *Труды КарНЦ РАН. Биогеография Карелии: (Флора и фауна таежных экосистем)*. Петрозаводск: КарНЦ РАН. Вып. 4. С. 59—74.
- [Gnatiuk] Гнатюк Е. П., Крышень А. М. 2001. Исследование пространственной дифференциации флоры средней Карелии с помощью статистических методов. *Труды КарНЦ РАН. Сер. Биогеография Карелии*. Вып. 2. С. 43—58.
- [Gnatiuk] Гнатюк Е. П., Крышень А. М. 2005. *Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии)*. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 68 с.

- [Gnatiuk] Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Кузнецов О. Л. 2011. Биогеографическая характеристика приграничной Карелии. *Труды КарНЦ РАН*. N 2. С. 12—22.
- [Kravchenko] Кравченко А. В. 2007. *Конспект флоры Карелии*. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 403 с.
- [Kravchenko] Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. 2004. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // *Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Материалы Международной научно-практической конференции*. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 82—93.
- [Kryshen'] Крышень А. М. 2006. *Растительные сообщества вырубок Карелии*. М. 262 с.
- [Kryshen'] Крышень А. М. 2003. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав. *Ботанический журнал*. Т. 88 (4). С. 437—443.
- [Kryshen'] Крышень А. М. 2010. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах Карелии. *Ботанический журнал*. Т. 95 (3). С. 281—297.
- [Kryshen'] Крышень А. М. 2000. Фитогеенное поле: теория и проявления в природе. *Изв. РАН. Сер. биол.* № 4. С. 437—443.
- [Kuminova] Куминова А. В. 1960. *Растительный покров Алтая*. Новосибирск. 449 с.
- [Kuznetsov] Кузнецов О. Л. 2005. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества). *Труды КарНЦ РАН*. Петрозаводск. Вып. 8. С. 15—46.
- [Nitsenko] Ниценко А. А. 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова. *Ботанический журнал*. Т. 54 (7). С. 1002—1013.
- [Norin] Норин Б. Н. 1987. Некоторые вопросы теории фитоценологии: ценотическая система, ценотические отношения, фитогеенное поле. *Ботанический журнал*. Т. 72 (9). С. 1161—1174.
- [On-line plant...] Определитель растений on-line: [Электронный ресурс]. URL: <http://www.plantarium.ru>. (Дата обращения: 22.06.2015).
- [Ramenskaia] Раменская М. Л. 1983. *Анализ флоры Мурманской области и Карелии*. Л. 216 с.
- [Ramenskaia] Раменская М. Л. 1958. *Луговая растительность Карелии*. Петрозаводск. 490 с.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1938. *Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель*. М. 620 с.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1971. *Избранные работы: проблемы и методы изучения растительного покрова*. Л. 334 с.
- [Rysin] Рысин Л. П., Савельева Л. И. 2007. *Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов*. М. 144 с.
- [Ryzhkova] Рыжкова Н. И., Крышень А. М., Преснухин Ю. В., Ткаченко Ю. Н. 2014. Состояние насаждений *Pinus sibirica* и *Larix sibirica* в Лахденпохском районе Республики Карелия. *Труды КарНЦ РАН*. № 6. С. 163—165
- [Smirnov] Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. 2006. Обоснование системы эколого-ценологических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа. *Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая*. Т. 111 (2). С. 36—47.
- [Tsvelev] Цвелёв Н. Н. 2000. *Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области)*. СПб. 781 с.
- [Iurtsev] Юрцев Б. А. 1968. *Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири*. Л. 233 с.
- [Iurtsev] Юрцев Б. А., Камелин Р. В. 1991. *Основные понятия и термины флористики*. Пермь. 80 с.
- [Zolotov] Золотов Д. В. 2006. Сравнительный эколого-ценологический анализ элементарных региональных флор бассейна реки Барнаулки (Алтайский край). *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы Пятой Международной научно-практической конференции*. Барнаул. С. 92—96.
- [Zozulin] Зозулин Г. М. 1973. Исторические свиты растительности европейской части СССР. *Ботанический журнал*. Т. 58 (8). С. 1081—1092.

REFERENCES

- Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. 2003. Ecological and floristic classification of forests in the southern Russian non-black soil zone Bryansk. 359 p. (In Russ.).
- Cherepanov S. K. 1995. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). SPb. 991 p. (In Russ.).
- Coenofund of forests in European Russia, URL: <http://old.cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html>. (Data obrascheniya: 15.06.2015).

- Degteva S. V., Novakovskii A. B. 2012. Ecological and coenotical groups of vascular plants in the landscapes of the upper and middle Pechora reaches. Ekaterinburg. 182 p. (In Russ.).
- Dem'yanov V. A. 1996. The concept of phytogenic field of plants and the essence of phytocoenosis. *Izv. RAN. Ser. biol.* № 3. P. 359—363. (In Russ.).
- Eastern European forests: history in the Holocene and the present / Ed. O. V. Smirnova. M. T. 1. 479 p. T. 2. 575 p. (In Russ.).
- Fedorchuk V. N., Neshataev V. Yu., Kuznetsova M. L. 2005. Forest ecosystems of the north-western regions of Russia. Typology, dynamics and forest management features. SPb. 382 p.
- Galanin A. V. 1973. Ecological and coenotic elements of a particular flora (their identification and analysis). *Botanical zhurnal.* Vol. 58 (11). P. 1608—1618. (In Russ.).
- Genikova N. V., Gnatiuk E. P., Kryshen' A. M. 2012. The analysis of forest coenoflora on sandy automorphic soils in Karelia. *Botanical zhurnal.* Vol. 97 (11). P. 1424—1435. (In Russ.).
- Genikova N. V., Gnatiuk E. P., Kryshen' A. M., Ryzhkova N. I. 2014. Formation of the composition of plant communities in an anthropogenically fragmented landscape at the southern — middle taiga interface. *Trudy KarNTs RAN.* № 2. P. 27—35. (In Russ.).
- Gnatiuk E. P. 1999. Flora srednei Karelii [Flora of the middle Karelia] Diss. kand. biol. nauk. Petrozavodsk. 205 p. (In Russ.).
- Gnatiuk E. P., Kravchenko A. V., Kryshen' A. M. 2003. Comparative analysis of local floras of southern Karelia // *Trudy KarNTs RAN. Biogeografiya Karelii: (Flora i fauna taezhnyh ekosistem).* Petrozavodsk. Vyp. 4. P. 59—74. (In Russ.).
- Gnatiuk E. P., Kryshen' A. M. 2005. Methods for investigating coenofloras (example of plant communities in harvested forest areas in Karelia). Petrozavodsk. 68 p. (In Russ.).
- Gnatiuk E. P., Kryshen' A. M. 2001. Spatial differentiation of the flora of the middle Karelia // *Trudy KarNTs RAN. Ser. Biogeografiya Karelii.* P. 43—58. (In Russ.).
- Gnatiuk E. P., Kryshen' A. M., Kuznetsov O. L. 2011. Biogeographical characteristics of borderland Karelia. *Trudy KarNTs RAN.* № 2. P. 12—22. (In Russ.).
- Kravchenko A. V. 2007. Synopsis of the flora of Karelia. Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).
- Kravchenko A. V., Gnatiuk E. P., Kryshen' A. M. 2004. Anthropogenic transformation of the flora in intensively managed forest areas. *Anthropogenic transformation of taiga ecosystems in Europe: environmental, resource and economic implications. Proc. of international scientific and practical conference.* Petrozavodsk. P. 74—84. (In Russ.).
- Kryshen' A. M. 2000. Phytogenic field: theory and manifestation in nature. *Izv. RAN. Ser. biol.* № 4. P. 437—443. (In Russ.).
- Kryshen' A. M. 2003. Plant community structure and dynamics in a reed-grass clearing in Southern Karelia. 1. Species composition. *Botanical zhurnal.* Vol. 88 (4). P. 437—443. (In Russ.).
- Kryshen' A. M. 2010. Types of forest sites over automorphic soils in Karelia. *Botanical zhurnal.* Vol. 95 (3). P. 281—297. (In Russ.).
- Kryshen' A. M. 2006. Plant communities of logging areas in Karelia. M. 262 p. (In Russ.).
- Kuminova A. V. 1960. Vegetation cover of the Altai. Novosibirsk. 449 p. (In Russ.).
- Kuznetsov O. L. 2005. Topological and ecological classification of mire vegetation in Karelia (ombrotrophic and oligotrophic communities). *Trudy KarNTs RAN.* Petrozavodsk. P. 15—46. (In Russ.).
- Nitsenko A. A. 1969. On the study of ecological structure of vegetation cover. *Botanical zhurnal.* Vol. 54 (7). P. 1002—1013. (In Russ.).
- Norin B. N. 1987. Some theoretical concepts of phytocenology. Coenotic system, coenotic relationships, and phytogenous field. *Botanical zhurnal.* Vol. 72 (9). P. 1161—1174. (In Russ.).
- Online plant identification guide. <http://www.plantarium.ru>. (Data obrascheniya: 22.06.2015).
- Ramenskaia M. L. 1983. Analysis of flora in the Murmansk region and Republic of Karelia. L. 216 p. (In Russ.).
- Ramenskaia M. L. 1958. Meadow vegetation of Karelia. Petrozavodsk. 490 p. (In Russ.).
- Ramenskii L. G. 1938. Introduction to the integrated soil-geobotanical study of lands. M. 620 p. (In Russ.).
- Ramenskii L. G. 1971. Selected works. Problems and methods of study of vegetation cover. L. 334 p. (In Russ.).
- Rysin L. P., Savel'eva L. I. 2007. Inventories of forest types and types of forest ecosystems. M. 144 p. (In Russ.).
- Ryzhkova N. I., Kryshen' A. M., Presnuhin Yu. V., Tkachenko Yu. N. 2014. Stand conditions of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* in the Lakhdenpokhsky district of the Republic of Karelia. *Trudy KarNTs RAN.* № 6. P. 163—165. (In Russ.).
- Smirnov V. E., Hanina L. G., Bobrovskii M. V. 2006. Grounds for the system of ecological-cenotic groups of species of plants of the forest zone in European Russia based on ecological scales, geobotanical descriptions and statistical analysis. *Byull. MOIP. Ser. Biologicheskaya.* Vol. 111 (2). P. 36—47. (In Russ.).

Tsvelev N. N. 2000. Key to vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions). SPb. 781 p.

Iurtsev B. A. 1968. Flora of the Suntar-Khayata Range. Problems in the history of high-altitude landscapes in northeastern Siberia. L. 233 p.

Iurtsev B. A., Kamelin R. V. 1991. Floristics basic concepts and terms. Perm. 80 p.

Zolotov D. V. 2006. Comparative ecological-cenotic analysis of elementary regional floras of the Barnaulka river basin. *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii: Materialy Pyatoi Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Proc. of the 5th international scientific and practical conference]. Barnaul. P. 92—96. (In Russ.).

Zozulin G. M. 1973. Historical notes on vegetation of the European part of the USSR. *Botanical zhurnal*. V. 58 (8). P. 1081—1092. (In Russ.).

УДК 581.526.33 (470.23)

Бот. журн., 2016 г., т. 101, № 5

© В. А. Смагин

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НИЗИННЫХ БОЛОТ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 Российская Федерация, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: amgalan@list.ru
Поступила 03.06.2015

Характеризуются пространственные экологические ряды растительности низинных болот таежной зоны Европейской России. Выявленные пространственные ряды растительности служат основой для типологии болотных массивов по современному растительному покрову. Всего на исследованных низинных болотах выделено 36 типов пространственных экологических рядов растительности. Массивы низинных болот отнесены к 20 типам, включенным в состав двух классов и пяти групп типов. Класс типов лесные низинные болотные массивы включает 3 группы типов: лесные низинные евтрофные и мезоевтрофные болотные массивы аллювиального, лимногенного и поверхностного грунтового питания, лесные низинные евтрофные болотные массивы богатого напорного грунтового питания и кустарниковые низинные евтрофные и мезоевтрофные болотные массивы аллювиального, лимногенного и поверхностного грунтового питания. Класс типов травяные и травяно-гипновые болота включает 2 группы типов: травяные и травяно-гипновые болотные массивы аллювиального, лимногенного и поверхностного грунтового питания и травяные и травяно-гипновые евтрофные болотные массивы богатого напорного грунтового питания.

Ключевые слова: таежная зона, Европейская Россия, низинные болота, пространственные экологические ряды растительности, типы болотных массивов.

V. A. Smagin

ECOLOGICAL SPATIAL SERIES OF FEN MIRE AND SWAMP MIRE VEGETATION OF THE EUROPEAN RUSSIA BOREAL ZONE

Komarov Botanical Institute RAS
197376 Russian Federation, St. Petersburg, Prof. Popova Str., 2
E-mail: amgalan@list.ru

The article characterizes the spatial ecological vegetation series of fens in the taiga zone of the European Russia. The identified spatial rows of vegetation serve as a basis for the typology of bogs in modern vegetation. In total, 36 types of spatial ecological vegetation series are distinguished in the studied fens and swamps. Fen massives are classified into 20 types included in two classes and five groups of types. The 'swamps' class of types includes 3 groups of types: eutrophic and mesoeutrophic alluvial, limnogen and surface runoff water supply swamps; eutrophic extremely rich forest fens and shrub fens. The 'grass and grass-hypnum moss fens' class of types includes 2 groups of types: grass and sedge alluvial and surface water supply and extremely rich fens.

Key words: boreal zone of European Russia, fen mire and swamp mire, spatial ecological series of plant communities, types of mire massives.