

УДК 581.555: 581.9

## ПРОБЛЕМА КОНСЕРВАТИЗМА ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

**И. Б. Кучеров**

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

Приводятся примеры реликтовых растительных сообществ, устойчивых по своему флористическому составу в условиях современного климата тайги и тундры Евразии. Понятие о реликтовой природе и флористическом консерватизме корректно по отношению не к отдельному сообществу данного типа, а лишь к сукцессионному ряду, в который оно входит. Устойчивость видового состава стадий сукцессии поддерживается повторяемостью ее течения. Предсказуемость сукцессий обусловлена постоянством генофонда видов, формирующих сообщества, постоянством набора фаций ландшафтов, которые они населяют, и межвидовыми коадаптациями.

**Ключевые слова:** флористический состав растительных сообществ, реликтовые сообщества, устойчивость, сукцессия.

### **I. B. Kucherov. THE PROBLEM OF THE CONSERVATISM OF THE SPECIES COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES**

Several types of plant communities, relict by their nature, display stability of their floristic composition under modified climatic conditions. Such are cryophytic steppes of Chukotka (relicts of the Pleistocene cryoxerophytic phases), dryad-bearberry-Scots pine and ashweed-aconite-Siberian spruce forests on gypsum outcrops of North-Eastern Europe (relicts of the Preboreal and the Atlanticum, respectively), as well as several communities on the White Sea islands, etc. Communities of all types, both at the climax and seral stages, display such floristic conservatism to some extent. As follows from the analysis of spectra of geographical elements for vascular floras of South-Karelian forest communities, one should speak of conservative features of the whole successional sere rather than of the plant community of a given type. The stability of the species composition of each sere in the succession is maintained by its repeatability. Predictability of successions is due to and dependent on the stability of the gene pool of the species forming the communities, constancy of the landscape ecotopes they inhabited, and interspecies co-adaptations, including dominant tolerance of the accompanying species, complementarity of life strategies, and symbiotrophy.

**Key words:** floristic composition, relict plant communities, stability, succession.

---

Согласно концепции непрерывности растительного покрова, виды растений, растущие совместно друг с другом, не связаны между собой. Совместное произрастание обусловлено лишь стечением обстоятельств [Egler, 1954] и

частичным совпадением экологических требований [Раменский, 1938; Whittaker, 1967, 1974; Harper, 1977; Миркин, Наумова, 1998]; сопутствующие виды способны при этом выдерживать конкурентное давление доминантов [Grime,

1977; Tilman, 1982, 1988]. Такая точка зрения, однако, не находит объяснения многим известным фактам, в том числе существованию реликтовых растительных сообществ. Сформировавшись в прошлом, эти сообщества при изменении климата не распались, но продолжают существовать как распознаваемые типы, устойчивость которых подтверждается прямыми (палинологическими, карпологическими и т. д.) и косвенными (хорологическими) свидетельствами. Данные географии растений и флористики говорят о возможности выделения исторических «свит» видов, флороценотивов, «ядер» флороценотических комплексов, т. е. становление и устойчивое (даже в геологическом масштабе времени) существование сообществ конкретных типов прослеживается в ретроспективе [Клеопов, 1941, 1990; Сочава, 1946; Толмачев, 1954; Юрцев, 1974, 1981; Камелин, 1973, 1979, 1998 и др.].

Устойчивость сообществ (включая реликтовые) предполагает их способность к самоорганизации, т. е. целостность. Недавно наметилось возвращение к взгляду на них как на целостные системы, границы которых определяют природные ландшафты [Austin, 1985; Austin, Smith, 1989; Pignatti et al., 2002]. На этой точке зрения исходно основывается классификация растительности в рамках как доминантной школы [Сукачев, 1931; Сукачев и др., 1938; Шенников, 1964 и др.], так и школы И. Браун-Бланке [Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1978]. Она же подтверждается при обобщенном описании сообществ с использованием понятий термодинамики, тогда как модель континуума отражает не столько свойства самой растительности, сколько неполноту наших данных о ней [Pignatti et al., 2002].

Высказывание Ф. Клементса [Clements, 1928], уподобляющее ход сукцессии онтогенезу, обычно цитируется как курьез, а проблему индивидуального развития фито- и биоценозов разрабатывают лишь немногие авторы [Быков, 1978; Жерихин, 1987, 1997 и др.; Берг, 1993; Дымина, Ершова, 2008]. Внимательный взгляд на проблему реликтовых сообществ заставляет, однако, предположить, что у ценологических объектов парадоксально присутствует, как минимум, одно свойство, присущее организмам, притом эволюционно продвинутым, – «память» предыдущих состояний (истории своего становления). Цель данной работы: проверив данное предположение на конкретных примерах, установить, какого именно ранга ценологические единицы обладают «памятью» (а значит, и целостностью), и попытаться понять, какие механизмы за этим стоят.

## 1. ПРИМЕРЫ РЕЛИКТОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В СОВРЕМЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

### 1.1. КРИОФИТНЫЕ СТЕПИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

В тундровых ландшафтах Северо-Восточной Якутии и Чукотки закономерно встречаются участки криофитных степей, как правило, тяготеющие к южным склонам. В их растительном покрове доминируют дерновинные злаки (*Festuca lenensis*<sup>1</sup>, *Helictotrichon krylovii*) и степные осоки (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*) в сопровождении стержнекорневых двудольных (*Eremogone capillaris*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Astragalus pseudasurgens* и др.) и полукустарничков (*Dracocephalum palmatum*). Возможно проследить флорогенетические связи чукотских степей с якутскими и дауро-монгольскими. В то же время их можно считать реликтовыми сообществами, производными от тундростепей криоксеротических фаз плейстоцена [Юрцев, 1974, 1981]. Состав растительности современных криофитных степей в целом соответствует таковому спорово-пыльцевых спектров плейстоцена Северо-Восточной Азии [Гитерман, 1985]. Отложения датированы по останкам *Mammuthus primigenius* Blumenbach и других представителей ныне вымершей мамонтовой фауны, характерной для перигляциальных тундростепных ландшафтов плейстоцена [Шер, 1971; Yurtsev, 2001].

На протяжении голоцена в Северной Евразии сменил друг друга ряд несхожих между собой климатических периодов [Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977]. Однако криофитные степи не исчезли, не сменившись ни дриадовыми тундрами в континентальных секторах Чукотки, ни луговинными тундрами в ее океанической берингийской части, хотя при современном климате, более влажном по сравнению с криоксеротическими фазами плейстоцена, как минимум, последний тип сообществ должен иметь явные преимущества. В целом степные сообщества сохранили аутентичность, хотя, возможно, и претерпели ряд изменений своего состава и структуры (в частности, под пологом степных трав развился ярус тундровых лишайников [Kucherov, Daniëls, 2005]). Значительная часть видов, произрастающих в криофитных степях Чукотки, не характерна для сухих щебнистых тундр с господством *Dryas punctata*, окружающих степи на склонах всех экспозиций. Ряд тундровых растений (прежде всего сама *D. punctata*)

<sup>1</sup> Таксоны сосудистых растений приводятся по сводке С. К. Черепанова [1995].

при этом может входить в состав степных сообществ; в результате формируются участки «тундростепи», выраженно отличные от окружающей тундры [Юрцев, 1974, 1981; Кучеров, 1996; Kucherov, Daniēls, 2005]. Степные и тундровые сообщества входят в разные сукцессионные ряды; дриадовая тундра не сменяется степью, а степь тундрой [Кучеров, 1996; Kucherov, Daniēls, 2005].

## 1.2. СОСНЯКИ НА ОБНАЖЕНИЯХ ИЗВЕСТНЯКОВ И ГИПСОВ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Не менее яркий пример реликтовых растительных сообществ представляют собой сосняки (из *Pinus sylvestris*) на обнажениях известняков и гипсов по берегам Пинеги, Мылы, Ильча и других таежных рек на северо-востоке Европейской России [Юдин, 1963; Сабуров, 1972; Кучеров, Чуракова, 2007 и др.]. Для напочвенного покрова этих сосняков характерно сочетание арктоальпийских (*Dryas octopetala* s. l., *Oxytropis sordida*, *Arctous alpina*), гипоарктических (*Empetrum hermaphroditum*) и лесостепных (*Thymus serpyllum* s. l., *Artemisia tanacetifolia*, *Dendranthema zawadskii*, *Scorzonera glabra*) видов. Арктоальпийские растения при этом произрастают в далеком отрыве от южной границы своего зонального распространения на равнине [Hultén, Fries, 1986; Шмидт, 2005 и др.]. Бок о бок с сосняками на осыпях известняков и гипсов развиты тундроподобные сообщества с господством *Dryas* spp. и *Arctous alpina*.

Согласно палинологической летописи, а также данным о составе ископаемых остатков растений в озерных глинах и торфах, сочетание арктоальпийских растений с лесостепными характерно для перигляциальной растительности Европы в криоксеротическую стадию поздневалдайского ледниковья [Гричук, 1989] и в верхнем дриасе [Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977]. *Pinus sylvestris* как вид отмечена в бассейне р. Пинеги также с дриаса, хотя массовое развитие сосняков фиксируется лишь с суббореального периода голоцена [Юрковская и др., 1989]. Ю. П. Юдин [1963], указывая на реликтовый, «тундростепной» характер растительности сосняков на известняках, относит время их формирования к завершающей фазе микулинского межледниковья либо к позднему плейстоцену. Последнее вероятнее, поскольку сухой и холодный климат, реконструируемый для перигляциальной зоны последнего оледенения, не допускал существования лесных сообществ в ее пределах [Prentice et al., 2000].

Начиная с раннего голоцена [Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982; Юрковская и др., 1989], в тайге Двино-Печорского региона господствуют еловые и березово-еловые (из *Picea obovata*, *Betula pubescens*) леса с характерным набором бореальных видов [Толмачев, 1954]. Однако смены сосняков на обнажениях ельниками либо не происходит (как на гипсах Пинежья [Кучеров, Чуракова, 2007]), либо под пологом ели сохраняется реликтовый напочвенный покров (как на известняках по р. Мыле [Юдин, 1963]). Тундроподобные сообщества осыпей служат вероятным источником диаспор при восстановлении сосняков после пожаров. Устойчивое существование как лесных, так и тундроподобных сообществ поддерживается темпами и формами эродирования карбонатных и сульфатных субстратов [Юдин, 1963], в карстовых ландшафтах также охлаждающим влиянием подземных вод [Малков и др., 2001].

## 1.3. АКОНИТОВЫЕ ЕЛЬНИКИ ПИНЕЖЬЯ

Для нижней трети склонов карстовых логов правобережья средней Пинеги характерны аконитовые (*Aconitum septentrionale*) ельники. Со времени атлантического климатического оптимума голоцена, когда в тайге Европейского Севера расселялись виды растений с юга и юго-запада [Клеопов, 1941; Миняев, 1966 и др.], в этих сообществах сохранились *Aegopodium podagraria*, *Viola mirabilis* и ряд других бореонеморальных видов [Сабуров, 1972]. Аконитовые ельники – широко распространенная ассоциация [Василевич, 2004]. Однако снытевая субассоциация с участием бореонеморальных видов свойственна преимущественно южной, в Фенноскандии и на западе Русской равнины – также средней тайге, тогда как для северной тайги Архангельской обл. характерна типичная субассоциация, где эти виды отсутствуют [Kucherov, 2008]. Склоны и днища карстовых логов являются экотопами с холодным микроклиматом [Малков и др., 2001; Кучеров, 2003], что не должно благоприятствовать видам с «южным» типом ареала. Однако они не «выпадают», и снытевая субассоциация не сменяется типичной, обычной в ландшафтах, окружающих пинежский, в том числе с сульфатным геохимическим режимом (в бассейне Кулоя [Kucherov, 2008]). Рельеф карстовых логов благоприятствует снегонакоплению, что создает для неморальных и бореонеморальных видов условия более стабильной зимовки [Кучеров, 2003]. Следует учитывать также вегетативную подвижность *Aegopodium podag-*

*raria*, запас семян мирмекохорной *Viola mirabilis* в муравейниках и другие факторы инерции существования сообщества на занятом им месте.

#### 1.4. РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА БЕЛОМОРСКИХ ОСТРОВОВ

Доказательством тому, что многие растительные сообщества, раз возникнув, имеют тенденцию удерживаться на занятых ими экотопах, несмотря на меняющийся климат, служит растительность Керетского архипелага в Кандакшском заливе Белого моря [Кучеров и др., 2005]. На протяжении голоцена дно залива испытывает гляциоизостатическое поднятие, порождающее формирование морских террас и возникновение прибрежных островов, любая отметка поверхности которых может быть датирована исходя из скорости поднятия. Для террас в устье р. Выг датировки подтверждены радиоуглеродным методом [Девятова, 1976]. На островах выделяются 4 гипсометрических уровня, различающиеся по времени начала генезиса их парциальных флор. Для некоторых из этих уровней выявлены тяготеющие к ним ви-

ды (табл. 1) и сообщества, сформировавшиеся в регионе в соответствующий период голоцена.

Только в пределах уровня с отметками 19–29 м над у.м. на крупных островах отмечены ельники (*Picea × fennica*) с осиной (*Populus tremula*) и травяным покровом из *Geranium sylvaticum* и *Rubus saxatilis* (*Geranium-Dryopteris*-Тур [Cajander, 1921]), в наибольшей степени, сравнительно с другими типами сообществ, обогащенные бореонеморальными видами с ценотическим оптимумом не в северной, но в средней и южной тайге. Для большинства из них (*Melica nutans*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia* и др.) в этом интервале высот отмечена наибольшая встречаемость (см. табл. 1), вплоть до эксклюзивной приуроченности у облигатных барохоров с низкой скоростью разноса диаспор (*Elymus caninus*, *Actaea spicata* [Müller-Schneider, 1977]). На рассматриваемых высотах сохранились дериваты среднетаежных сообществ, распространенных в Прибеломорье в период атлантического оптимума голоцена [Елина и др., 2000; Кучеров и др., 2005]. С тех пор климат для них стал менее благоприятен, однако сообщества не исчезли полностью.

Таблица 1. Изменения встречаемости (%) некоторых видов растений флоры островов Керетского архипелага в зависимости от высоты над у.м. [Кучеров и др., 2005]

Названия растений	Гипсометрические уровни			
	30–50 м	19–29 м	10–19 м	< 10 м
<i>Saxifraga cernua</i>	4	–	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	96	88	88	56
<i>Pinus sylvestris</i>	100	100	82	47
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	81	68	70	53
<i>Betula subarctica</i>	46	46	46	33
<i>Picea × fennica</i>	23	59	59	26
<i>Calluna vulgaris</i>	35	51	21	14
<i>Populus tremula</i>	23	41	30	17
<i>Rubus saxatilis</i>	15	34	15	5
<i>Arctous alpina</i>	19	29	22	12
<i>Geranium sylvaticum</i>	15	27	11	5
<i>Actaea spicata</i>	–	10	–	–
<i>Elymus caninus</i>	–	2	–	–
<i>Trollius europaeus</i>	–	15	2	–
<i>Coeloglossum viride</i>	–	7	1	–
<i>Oxalis acetosella</i>	–	27	10	2
<i>Melica nutans</i>	–	15	4	1
<i>Filipendula ulmaria</i>	–	10	5	8
<i>Milium effusum</i>	–	10	2	2
<i>Paris quadrifolia</i>	–	10	3	1
<i>Dianthus superbus</i>	–	–	2	11
<i>Calamagrostis groenlandica</i>	–	–	1	6
<i>C. lapponica</i>	–	–	1	1
<i>Euphrasia frigida</i>	–	–	–	8
<i>Luzula frigida</i>	–	–	–	2
<i>Loiseleuria procumbens</i>	–	–	–	1
Число описаний	26	41	96	155
Число видов в парциальной флоре	50	125	212	280
Время начала формирования парциальной флоры, л. н.	9300–7700	7700–4930	4500–2500	1000

Примечание. Перечисление видов в таблице отражает их распределение по гипсометрическим уровням. В пределах каждой из групп виды расположены по убыванию их встречаемости. Общее число видов аборигенной флоры сосудистых растений – 354.

В пределах самого нижнего гипсометрического уровня (< 10 м над у.м.) развиты приморские вороничники из *Empetrum hermaphroditum* [Бреслина, 1971]. Упомянутый вид – древний элемент региональной флоры, в Прибеломорье известный, как минимум, с позднего плейстоцена [Елина и др., 2000]. Сообщества *E. hermaphroditum* отмечены на разных высотах; однако только вдоль моря они обогащены гипоарктическими и арктоальпийскими, преимущественно тундровыми видами (*Calamagrostis groenlandica*, *C. lapponica*, *Luzula frigida*, *Euphrasia frigida* и др.), отсутствующими на вышележащих уровнях. Это побуждает связать формирование данных сообществ с «малой ледниковой эпохой» середины субатлантического периода голоцена [Кучеров и др., 2005]. Сказанное подтверждает пример *Loiseleuria procumbens*. На более древних островах в иных частях акватории Белого моря этот вид отмечен на больших высотах, по вершинам скальных гряд [Киселева и др., 1997; Кравченко, Тимофеева, 2002]. Импульс к вторичному расселению он получил при субатлантическом похолодании, начав распространяться с юга на север в диапазоне высот до 10–15 м над у.м. и включаясь в состав новообразованных приморских сообществ.

Обобщая предыдущие разделы, можно заметить, что устойчивость видового состава в той или иной мере свойственна большинству растительных сообществ. Даже трансформируясь при изменениях климата, они подобны собственным предыдущим состояниям. Парадоксальным образом, большую часть современных сообществ можно считать реликтовыми, подобно тому, как это справедливо для существующих ныне видов [Gamalei, Sheremet'ev, 2008].

## **2. СУКЦЕССИОННЫЙ СТАТУС И РАНГ СООБЩЕСТВ, ДЕМОНСТРИРУЮЩИХ ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ КОНСЕРВАТИЗМ**

Все фитоценозы в том или ином качестве включены в сукцессионные процессы [Clements, 1928; Сукачев и др., 1938; Whittaker, 1974; Grime, 1977; Tilman, 1988 и др.], поэтому правомерно поставить вопрос о сукцессионном статусе сообществ с реликтовыми компонентами. Выше обсуждались реликтовые сообщества, являющиеся палеоклимаксами (криофитные степи) либо экзогенно стабилизированными субклимаксами (сосняки на карсте). В подобных случаях восстановительные сукцессии идут особыми путями, специфичными для сообществ данного типа. Реликты не менее вероятны и в составе климаксовых сообществ, завер-

шающих ряды современных нам эндогенных сукцессий, а именно: климатических и топоэдафических (эу)климаксов (примеры с аконитовыми и гераневыми ельниками), а также суперклимаксов – сообществ с длительным периодом жизни эдификаторов в условиях относительно стабильной внешней среды [Whittaker, 1974]. Но это предполагает наличие реликтовых видов также и в составе сериальных сообществ, восстанавливающих климакс, поскольку в общем случае на фоне данных зонально-климатических условий сукцессия может пройти и завершиться более чем один раз (иначе климакс следует считать не эу-, а палеоклимаксом). Одновременно с вопросом о сукцессионном статусе реликтовых сообществ встает также вопрос о ранге синтаксонов, к которым они относятся.

### **2.1. СУКЦЕССИОННЫЙ РЯД КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА: ДАННЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЦЕНОФЛОР**

Приблизиться к ответу на поставленные вопросы позволяет анализ спектров географических элементов ценофлор. Подобные спектры (в особенности хориономические)<sup>2</sup> во многом отражают генезис соответствующих синтаксонов, поскольку визуализируют соотношения видов, расселившихся на данной территории в разное время и в составе различных миграционных потоков [Юрцев, Камелин, 1991]. При группировании спектров соответственно широтных и хориономических фракций ценофлор лесов заповедника «Кивач» в южной Карелии [Кучеров и др., 2006] по господствующим фракциям (табл. 2) выяснилось, что отдельные типы спектров маркируют типы либо (чаще) группы типов леса, выделяемые по классической методике В. Н. Сукачева [1931; Сукачев и др., 1938]. Принципы последней при этом не были заложены в алгоритм классификации растительности, сочетавший индуктивную табличную обработку описаний с непараметрической статистикой [Василевич, 1995].

Как известно, тип леса по В. Н. Сукачеву [1931] маркирует определенное соотношение режимов влажности и богатства почвы, а все

<sup>2</sup> Хориономические элементы флоры отражают положение видовых ареалов либо их частей в системе делов ботанико-географического, либо флористического районирования Земли или части ее территории [Юрцев, Камелин, 1991]. Многие подобные элементы близки по объему аналогичным долготным (координатным, отражающим положение ареалов в системе долготных секторов), вплоть до совпадения по названиям. Однако при анализе миграционно-флорогенетических процессов представляется более корректным использование именно хориономических, а не долготных элементов флоры и их фракций [см. также Камелин, 1973, 1979, 1998 и др.].

Таблица 2. Группирование лесных сообществ заповедника «Кивач» (Карелия) по типам спектров географических фракций их ценофлор сосудистых растений [Кучеров и др., 2006]

Типы спектров	Типы лесных сообществ, вошедшие в группу
I. Выделенные по соотношениям преобладающих широтных фракций флоры	
Гипоаркто-бореальный	Сосняки и ельники сфагновые
Бореальный	Сосняки и ельники осоково- и хвощово-сфагновые, сосняки сфагново-зеленомошные
Бореонеморально-бореальный	Ельники зеленомошные, ельники и березняки болотно-травяные, черноольшаники
Полизонально-бореальный	Сосняки зеленомошные и лишайниково-зеленомошные
Бореально-бореонеморальный	Ельники кисличные приручейные
Бореонеморальный	Ельники и сосняки лесновейниковые, осинники, суходольные сероольшаники
Полизонально-бореонеморальный	Пойменные березняки и сероольшаники
Поликомпонентный (бореально-бореонеморально-полизональный)	Сосняки чабрецово-толокнянковые на доломитах
II. Выделенные по соотношениям преобладающих хориономических фракций флоры	
Голарктический	Сосняки сфагновые
Евразийский	Ельники сфагновые; сосняки, ельники и березняки осоково-сфагновые
Евразийско-евросибирский	Сосняки и ельники зеленомошные; скальные сосняки сельгового комплекса
Евросибирский	Ельники и березняки болотно-травяные; черноольшаники; пойменные березняки
Поликомпонентный (евросибирско-древнесредиземноморско-евразийско-евросибирский)	Ельники лесновейниковые и кисличные, сосняки на доломитах, суходольные лиственные леса

*Примечание.* Распределение видов по широтным фракциям ценофлор дано согласно системе региональных [см. Юрцев, Камелин, 1991] широтных элементов флор Восточной Фенноскандии [Кучеров, Науменко, 2000], детализирующей аналогичную систему элементов флор Мурманской обл. и Карелии М. Л. Раменской [1983]. Распределение по хориономическим фракциям ценофлор проведено путем соотнесения видовых ареалов [Meusel et al., 1965–1992; Hultén, Fries, 1986] и схемы флористических областей Земли А. Л. Тахтаджяна [1978; см. также Кучеров, Чепинога, 2004; Кучеров и др., 2005, 2006].

При наименовании типов спектров господствующая широтная / хориономическая фракция ставится на последнем месте.

типы в совокупности сгруппированы в крестообразную схему «эдафо-фитосоциальных» рядов, трактованных В. Н. Сукачевым [1931 и др.] не только экологически, но и динамически – как совокупность сукцессионных серий. Группа типов леса при этом соответствует отдельному сукцессионному ряду либо совокупности климаксовых стадий нескольких рядов.

При группировании спектров широтных элементов лесных ценофлор Кивача (см. табл. 2) гипоаркто-бореальный, бореальный, бореонеморально-бореальный и полизонально-бореальный типы спектров объединяют соответственно сообщества трех различных гидросерий и ксеросерии (вкупе с завершающими их климаксами). Бореально-бореонеморальный и бореонеморальный типы соответствуют сообществам постклимаксов (а также лесов, от них производных), полизонально-бореонеморальный – стадияльно молодым ценозам антропогенного генезиса, поликомпонентный (бореально-бореонеморально-полизональный) – экотопическому субклимаксу (сосняки на доломитах). Сходная картина наблюдается и при группировании ценофлор по хориономическим фракциям (см. табл. 2). Голарктический и евразийский типы объединяют ценозы рядов зарастания соответственно верховых и переходных болот (гидросерии), евразийско-евросибирский – сообщества зонального (среднетаежного) климакса и сельгового комплекса (ксеро- и литосерии), евросибирский –

сообщества условий проточного переувлажнения. Наиболее теплообеспеченные ценозы: приручейные кисличные ельники (постклимаксы), сосняки на доломитах и мелколиственные леса антропогенного генезиса, – объединяет поликомпонентный (евросибирско-древнесредиземноморско-евразийско-евросибирский) тип.

Таким образом, **говорить** о соотношениях географических элементов, а, значит, и **о реликтовых чертах и флористическом консерватизме корректно по отношению** не к растительному сообществу, выделяемому при классификации, а к вмещающему его более масштабному целому – **сукцессионному ряду** вкупе с присущим ему климаксом. Именно растительность сукцессионного ряда, взятого в целом, в полной мере демонстрирует присущие ей целостность и устойчивость. В предельном случае, когда сообщество способно к самовосстановлению, что наиболее характерно для тундр и пустынь [МакМагон, 1982; Кучеров, Загидуллина, 2001], возможны (и нередки) ряды, состоящие из единственной стадии.

Именно благодаря целостности сукцессионных рядов при анализе палинологической летописи представляется, что растительные сообщества «наступают» и «отступают», т. е. способны к расселению как целые, несмотря на очевидную индивидуальность видовых миграций. На деле виды отдельных стадий ряда мигрируют друг за другом со скоростью хода сукцессии

[Кучеров, 2003]. По спорово-пыльцевым спектрам узнаваемы сообщества, которые ранее росли южнее либо севернее: в пребореале на территории заповедника «Кивач» существовали березняки из *Betula czerepanovii*, аналогичные современным лапландским [Филимонова, Еловичева, 1988; Елина и др., 2000]. Также по спорово-пыльцевым спектрам можно описать вымершие ценозы, например, крупнопоротниковые ольшаники из *Alnus kolaënsis*, существовавшие в бореальном периоде на Кольском п-ове [Елина и др., 2000].

## 2.2. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ЦЕНОФЛОР ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ В ГОЛОЦЕНЕ

Высказанные положения подтверждает анализ миграционно-генетических элементов ценофлор Кивача по данным спорово-пыльцевых разрезов [Филимонова, Еловичева, 1988; Кучеров и др., 2006]. Около 35 видов флоры составляют ее позднеплейстоценово-пребореальное «ядро». На эти растения в лесах зеленомошного, болотно-травяного и осоково-сфагнового типов приходится от 1/3 до 1/2, а в сосняках брусничных – до 3/4 от общего числа регистраций видов в описаниях. Видимо, еще в пребореале сложилась ценофлора сукцессионного ряда зарастания песков с присущим ему сосновым топоэдафическим климаксом. Мигрантам бореального периода соответствует еще 1/3 регистраций видов в заболоченных лесах. Таким образом, ценофлоры основных экогенетических серий, наблюдаемых в современном растительном покрове (но еще без еловых зональных климаксов), сформировались до начала атлантического периода.

На долю мигрантов атлантического периода (включая *Picea abies*) в большинстве ценофлор приходится от 1/3 до 1/10 от общего состава, лишь в ельниках кисличных и в сероольшаниках (*Alnus incana*) более 1/2. К концу периода большинство ценофлор хвойных лесов полностью сформировалось в их наблюдаемом ныне составе (хотя, возможно, и в иных пропорциях), т. е. сложились первичные и вторичные ряды, а также (с точки зрения на современную растительность) постклимаксы.

В суббореальном периоде завершается формирование ценофлор сфагновых сосняков (по мере роста болот и торфонакопления) и сосняков на доломитах. В субатлантическое время за счет археофитов окончательно формируются ценофлоры сероольшаников и щучковых (*Deschampsia cespitosa*) березняков [Кучеров и др., 2006].

## 2.3. СУКЦЕССИОННЫЙ РЯД КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ОБЪЕКТ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Вышеприведенная реконструкция отчасти подтверждает точку зрения В. В. Жерихина [1997] на эволюцию сообществ (филоценогенез), также выявляя трансформацию сукцессионных рядов в результате «наращивания» или исчезновения терминальных стадий. Элементарной эволюционирующей единицей ценоценоза по В. В. Жерихину [1997], однако, следует считать всю региональную совокупность сукцессионных рядов – «экосистему» [Tansley, 1935] или сукцессионную систему [Разумовский, 1981]. С нашей же точки зрения, корректно рассматривать эволюцию отдельных рядов.

В условиях конкретных внутриландшафтных местоположений (энтопиев, фаций [Раменский, 1938; Лукичева, Сабуров, 1969; Юрцев, 1982]) каждый из рядов будет стремиться к собственному климаксу (либо одному из возможных). Лишь в некоторых фациях будет достижимо условие приблизительного баланса производства и потребления ресурсов, т. е. развитие растительности вплоть до зонального климакса.

Один и тот же ряд может быть включен более чем в одну сукцессионную систему, что наблюдается, к примеру, в случае сухих сосновых боров на песках на пространствах от Фенноскандии до Западной Сибири и от крайне северной тайги до лесостепи.

Наконец, сообщества большинства экогенетических рядов не успевают развиться до зонального климакса в условиях нестабильного климата плейстоцена и голоцена [Будыко, 1977; Хотинский, 1977]. Вдобавок отдельные ряды, а также субклимаксы могут находиться в состоянии суверенизации от остальных рядов и сообществ системы [Жерихин, 1997]. В результате часто формируются и получают конкурентные преимущества сообщества, способные к самовосстановлению без участия промежуточных стадий [МакМагон, 1982; Кучеров, Загидуллина, 2001].

Объекты ранга сообществ, за исключением самовосстанавливающихся, не могут обеспечить устойчивости своей флоры без участия других стадий сукцессионного ряда и, значит, не могут рассматриваться как целостные системы, хранящие всю полноту информации о своих предыдущих состояниях.

## 3. ВЕРОЯТНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ И УСЛОВИЯ ПОВТОРЯЕМОСТИ ХОДА СУКЦЕССИЙ

Сукцессию в рамках отдельного экогенетического ряда нельзя считать эквивалентной: в ре-

альном ландшафте климаксовая стадия серии во многом определяется окружающей средой, а не только свойствами растительности. Несмотря на это, в нормальных (не катастрофических) условиях сукцессия является детерминистическим, канализированным и многократно воспроизводимым процессом, что и обеспечивает консерватизм видового состава отдельных ее стадий, в том числе и выживание реликтов. Предсказуемость хода сукцессий, однотипно протекающих снова и снова, пока изменения климата не приведут к нарушению их хода, – то, что в начале статьи названо «памятью» растительного сообщества, – обусловлена постоянством генофонда видов растений, постоянством набора фаций и структуры ландшафтов, которые они населяют, а также наличием межвидовых коадаптаций.

### 3.1. ПОСТОЯНСТВО ГЕНОФОНДА ВИДОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В СМЕНЕ

Обусловленность постоянства хода сукцессии стабильностью генофонда вовлеченных в нее видовых популяций представляется достаточно очевидной. Прежде всего, это касается постоянства наличия видов: исчезновение любого из них, особенно из числа доминантов, может породить сбой в ходе эндогенной сукцессии, в частности, замыкание ее в цикл: классический пример – циклическая деградация британских вересковых пустошей в условиях дефицита семян древесных видов [Tansley, 1911]. Образование нового вида также может вызвать реорганизацию сукцессионного ряда (специогенез [Быков, 1978; Жерихин, 1997]). Однако высказанные положения не абсолютны, так как многие экологически близкие таксоны демонстрируют фитоценологическую замещаемость [Миркин и др., 1968; Самбук, 1991 и др.; Василевич, Бибикина, 2004 и др.], которая наблюдается и у новообразованных таксонов<sup>3</sup>.

### 3.2. ПОСТОЯНСТВО НАБОРА ФАЦИЙ И СТРУКТУРЫ ЛАНДШАФТА

Сообщества в пределах ландшафта приурочены к закономерно повторяющимся типам местоположений в рамках генетически единой территории. Сходный рельеф и характер распределения поверхностных отложений обуславливают единообразие распределения

<sup>3</sup> Так, в прибалтийских вороничниках и на ивняково-осоково-сфагновых болотах могут как порознь, так и в составе смешанных популяций произрастать диплоидная *Sanguisorba officinalis* (евразийско-западноамериканская полизонная;  $2n = 28$ ) и производная от нее тетраплоидная *S. polygama* (европейская гипоарктическая;  $2n = 56$  [Паменская, 1983]).

видов по градиентам экологических факторов и побуждают одни и те же виды единообразно заселять одни и те же типы экотопов.

Сукцессия также является ландшафтно детерминированным процессом. Различный рисунок ландшафта определяет протекание и представленность различных сукцессионных рядов; разница в наборе типов экотопов и размерах участков последних также сказывается на характере смен. Неизбежно влияние гидрологических, геохимических и орографических факторов на конкурентоспособность растений и на эффективность переноса их диаспор. От ландшафта к ландшафту изменяются спектры нарушений, а значит, и набор субклимаксов, а также флора апофитов [Кучеров, 2000]. Реликтовые виды и сообщества часто (хотя и не всегда) приурочены к уникальным ландшафтам-рефугиумам [Сабуров, 1972; Юрцев, 1974, 1981].

Именно к флоре ландшафта в его естественных топографических границах применимо понятие о конкретной (элементарной) флоре [Толмачев, 1931; Лукичева, Сабуров, 1968; Юрцев, 1982; Юрцев, Камелин, 1991]; последняя при этом понимается как система видовых популяций с их количественными соотношениями и внутриландшафтным распределением. Отбор неодинаковых генотипов одних и тех же видов в экологически контрастных ландшафтах в итоге может привести к различиям во встречаемости и обилии этих видов и, как следствие, к расхождению сукцессий, особенно если речь идет о доминантах [Юрцев, 1982].

Общеизвестно, что «памятью» ландшафта служит почва как накопитель результатов сукцессионных смен, обеспечивающий их повторяемость после нарушений, в том числе и катастрофических для растительности. Помимо накопленного органического вещества, принципиально важную роль играет запас покоящихся семян [Работнов, 1950, 1982; Grime, 1977], а также мицелия и спор симбиотических грибов и бактерий (см. ниже). Наличие диаспор пионерных видов особенно важно при восстановлении финальных стадий серий после их нарушения.

Сукцессии идут в ином масштабе характерного времени, нежели процессы пенеппенизации рельефа, и влиянием последних в общем случае можно пренебречь.

### 3.3. НАЛИЧИЕ МЕЖВИДОВЫХ КОАДАПТАЦИЙ

Необходимым фактором устойчивости флористического состава сообществ выступают популяционные адаптации отдельных видов, обеспечивающие прохождение ими всех стадий жизненного цикла [Grime, 1977; Harper, 1977], а

также межвидовые коадаптации, выступающие той связующей силой, которая облегчает устойчивое сосуществование видов в данных экологических условиях. Помимо толерантности ассектаторов к эдификаторам [Connell, Slatyer, 1977; Grime, 1977], описаны такие формы коадаптаций, как формирование подвижных многовидовых мозаик и комплементарность (взаимную дополнительность) стратегий жизни и жизненных форм растений. Интраценотические подвижные мозаики быстро восстанавливают участки локальных нарушений [Watt, 1947; White, 1979], при этом гетерогенность микроэкотопов выступает фактором устойчивости состава флоры (например, гниющий валежник – частый «приют» реликтовых видов *Orchidaceae*). Сходным образом устойчивость флоры участка леса поддерживает его «оконная» динамика [Watt, 1925, 1947; Halle et al., 1978; Коротков, 1994 и др.], хотя в этом случае имеет место скорее мозаика участков и фрагментов различных стадий сукцессии. Комплементарность стратегий жизни (ассектаторов по отношению к эдификатору, а также между собой) в плане компартиментализации (взаимно дополнительного заполнения и использования) надземного и особенно подземного пространства описана на примере верещатников (*Calluna vulgaris* [Gimingham, 1978]) и дриадовых тундр (*Dryas punctata* [Кучеров, 1996]). Общеизвестным частным случаем комплементарности является ярусность лесных сообществ (хотя при формировании ярусной структуры задействован и механизм толерантности [Сукачев, 1931; Connell, Slatyer, 1977]). Чем более выражена комплементарность стратегий жизни видов, тем выше уровень структурной организации сообщества и консерватизм его видового состава [Кучеров, Загидуллина, 2001]. Устойчивость флоры сообщества может поддерживаться и сугубо экзогенно (как в сенокосах на обнажениях гипсов; см. выше).

Еще более важным фактором ценобиоза, нежели комплементарные стратегии жизни, выступают мико- и бактериосимбиотрофные связи. В природе микотрофно 80–90 % видов растений, включая большинство эдификаторов [Smith, Read, 1997; Воронина, 2007]. Многие микоризные грибы специфичны для отдельных сообществ либо сукцессионных рядов, при этом внутри сообщества могут быть связаны с несколькими видами растений [Bujakiewicz, 1992; Kost, 1992; Коваленко, 1994]. Микоризы играют роль регуляторов сукцессионного статуса сообществ, влияя на баланс накопления и разложения органического вещества почвы и обеспечивая растения азотом и фосфором при их дефиците в тундрах и таежных хвойных лесах [Read et al., 2004].

В ходе сукцессии одни и те же виды грибов также могут вступать в симбиоз с разными видами растений на разных стадиях смены, поддерживая целостность и устойчивость всего сукцессионного ряда [Meyer, 1973; Коваленко, 1994]. Как показало изучение сукцессий при зарастании лавовых потоков [Morris et al., 2007], при расселении микосимбионты многократно опережают сосудистые растения; к моменту появления последних, споры симбиотических грибов и бактерий уже имеются в почве. Доля микотрофных видов растений, нередко пониженная в пионерных группировках, возрастает по направлению к климаксу [Smith, Read, 1997]. Сказанное верно и для палеоклимаксов: так, везикулярно-арбускулярная микориза была обнаружена у *Carex obtusata*, доминанта реликтовых степей Чукотки [Кучеров, 1996], хотя в иных условиях виды *Cyperaceae* часто немикотрофны [Smith, Read, 1997; Воронина, 2007].

Микоризный (и бактериоризный) симбиоз принципиально важен для питания как растений, так и грибов и бактерий. Поток азотистых соединений, переходящих из микоризы в растение, составляет до 100 % его азотного питания, поток сахаров, передаваемых мицелию, – не менее 20 % от общего его количества [Wright et al., 1998]. Мицелий формирует контактные связи между транспортными системами различных особей растений, в том числе разных видов, образуя единую сеть транспорта ассимилятов, по которой между симбионтами перераспределяются питательные вещества [Newman, 1988; Simard et al., 1997; Smith, Read, 1997; Гамалей, 2004 и др.]. Сказанное вносит коррективы в традиционные взгляды на межвидовую конкуренцию за ресурсы [Grime, 1977; Harper, 1977; Tilman, 1982], вместо которой может наблюдаться благоприятствование видам, характерным для данного сукцессионного ряда, одновременно с подавлением «чужаков». Так, симбиоз *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* с *Leccinum scabrum* (Fr.) S. F. Gray способствует поселению этих видов деревьев в верещатнике из *Calluna vulgaris*; другие виды растений и грибов подавляются корневыми выделениями вереска [Meyer, 1973]. Приведенные факты соответствуют классической Клементсовской модели благоприятствования в ходе сукцессии (а для «чуждых» видов – модели подавления [Connell, Slatyer, 1977; Connell et al., 1987; Walker, Chapin, 1987]), что подразумевает целостную природу сукцессионной серии.

Симбиотрофные связи в растительном сообществе представляются закономерным звеном в ряду таких эволюционных явлений, как симбиогенетическое возникновение

клеточных органелл [Мережковский, 1909; Margulis, 1981; Whatley, 1992] и ситовидных трубок флоэмы [Гамалей, 2004], формирование ксилемы и выход растений на сушу благодаря симбиозу с грибами [Каратыгин, 1993]. Уже у риниофитов, формировавших одновидовые пионерные группировки раннего девона [Мейен, 1987], отмечена везикулярно-арбускулярная микориза [Taylor et al., 1995]. Симбиотические адаптации растений, как и вообще коадаптации видов друг к другу могли выработаться лишь в ходе сопряженной (когерентной [Красилов, 1969]) эволюции в ценотическом окружении. Усложнение структурной организации растительных сообществ при этом нередко сочетается с тенденцией к отбору все более коротких сукцессионных рядов и к суверенизации сукцессионных стадий, особенно в безлесных биомах [Жерихин, 1997; Кучеров, Загидуллина, 2001].

Многие растительные сообщества сохраняют в своем составе реликты минувших историко-климатических эпох, одновременно «препятствуя» внедрению новых видов. Сформировавшись в определенных историко-климатических условиях, при изменениях климата, не носящих катастрофической природы, сообщества не распадаются, но продолжают существовать как узнаваемые целостные типы. Даже видоизменяясь, они остаются подобны собственным предыдущим состояниям.

Понятие о реликтовой природе и/или консерватизме (устойчивости) флористического состава корректно по отношению не к отдельному растительному сообществу, а к сукцессионному ряду, в который входит это сообщество, вкупе с присущим этому ряду климаксом. Устойчивость видового состава стадий сукцессии поддерживается повторяемостью ее хода. Детерминизм хода сукцессий обусловлен постоянством генофонда видов растений, формирующих сообщества, постоянством набора фаций и структуры ландшафтов, которые они населяют, и наличием межвидовых коадаптаций, включая толерантность ассектаторов к эдификаторам, формирование подвижных мозаик, комплементарность стратегий жизни видов и симбиотрофные связи.

Автор признателен Ю. В. Гамалею, А. Е. Коваленко, А. В. Гоманькову, В. И. Василевичу, Т. К. Юрковской, Т. Г. Полозовой, Е. О. Головиной, Н. В. Ликсаковой (БИН РАН), А. К. Тимониной (МГУ), Г. А. Елиной, Л. В. Филимоновой (ИБ КарНЦ РАН), В. В. Чепиноге (ИГУ), И. А. Сорокиной (СПбГУ), F. J. A. Daniëls (Inst. Ökol. Pflanzen, Univ. Münster) и M. J. A. Werger (Univ. Utrecht), а

также ныне ушедшим Б. А. Юрцеву (БИН РАН) и В. В. Жерихину (ПИН РАН) за обсуждение материалов статьи и ценные советы.

## Литература

*Берг Р. Л.* Генетика и эволюция. Новосибирск: Наука, 1993. 284 с.

*Бреслина И. П.* Приморские вороничники – особые тундробразные экстразональные ценозы // Природа и хозяйство Севера. Апатиты, 1971. Вып. 3. С. 89–91.

*Будыко М. И.* Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 327 с.

*Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с.

*Василевич В. И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.

*Василевич В. И.* Травяные ельники Европейской России // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 1. С. 13–27.

*Василевич В. И., Бибикова Т. В.* Сфагновые ельники Европейской России // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 5. С. 734–748.

*Воронина Е. Ю.* Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов // Микология сегодня. М.: Нац. акад. микологии, 2007. Т. 1. С. 142–234.

*Гамалей Ю. В.* Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. 422 с.

*Гитерман Р. Е.* История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 95 с.

*Гричук В. П.* История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.

*Девятова Э. И.* Геология и палинология голоцена и хронология памятников первобытной эпохи в юго-западном Беломорье. Л.: Наука, 1976. 122 с.

*Дымина Г. Д., Ершова Э. А.* Онтогенез фитоценозов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2008. Ч. 5: Геоботаника. С. 86–88.

*Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К.* Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2000. 242 с.

*Жерихин В. В.* Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3–12.

*Жерихин В. В.* Основные закономерности филоценогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя): Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М.: ПИН РАН, 1997. 80 с.

*Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с.

*Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 117 с.

*Камелин Р. В.* Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. 240 с.

*Каратыгин И. В.* Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.

Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б. Сосудистые растения Соловецкого историко-архитектурного и природного музея-заповедника // Флора и фауна музеев-заповедников и национальных парков. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. Вып. 1. 43 с.

Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.

Коваленко А. Е. Эктомикоризные грибы: ценологический аспект // Микол. и фитопатол. 1994. Т. 28, Вып. 3. С. 84–91.

Коротков В. Н. Современная лесная парадигма (или Гар-парадигма) // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 62–74.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Особенности флоры сосудистых растений архипелага Кузова // Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск: ИБ КарНЦ РАН, 2002. С. 79–92.

Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1969. С. 12–30.

Кучеров И. Б. Эндеогенная динамика горнотундровой растительности Чукотки (на примере бассейна р. Амгуэмы): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 1996. 26 с.

Кучеров И. Б. Конкретная флора и сукцессионная система: Границы конкретных флор с точки зрения динамической организации растительности // Вестн. ВООП. 2000. № 7. С. 1–20.

Кучеров И. Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии. 2003. Т. 64, № 6. С. 478–498.

Кучеров И. Б., Головина Е. О., Чепинога В. В. Материалы по истории флоры Керетского архипелага // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2005. Сер. 3, вып. 3, № 3. С. 32–45.

Кучеров И. Б., Загидуллина А. Т. Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию // Журн. общей биологии. 2001. Т. 62, № 5. С. 410–424.

Кучеров И. Б., Науменко Н. И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 37–62.

Кучеров И. Б., Филимонова Л. В., Кутенков С. А. и др. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71–84.

Кучеров И. Б., Чепинога В. В. 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, 2004. С. 84–95.

Кучеров И. Б., Чуракова Е. Ю. Редкостойные сосновые и лиственничные леса на гипсовых обнажениях средней Пинеги // Биоразнообразии, охрана и

рациональное использование растительных ресурсов Севера. Архангельск, 2007. Ч. 1. С. 218–225.

Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 12. С. 1911–1920.

МакМагон Д. А. Сукцессии экосистем: предварительный сравнительный анализ // Биосферные заповедники: Тр. 2-го Сов.-амер. симпоз. 10–15 марта 1980 г. Л.: Гидрометеиздат, 1982. С. 21–38.

Малков В. Н., Гуркало Е. И., Монахова Л. Б. и др. Карст и пещеры Пинежья. М.: «ЭКОСТ», 2001. 208 с.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 407 с.

Мережковский К. С. Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань: Типо-литогр. Имп. Унив., 1909. 102 с.

Миняев Н. А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1966. 38 с.

Миркин Б. М., Ишбулатова Н. Т., Денисова А. В. О связи эдификаторов древесного яруса пойменных лесов Башкирии с травянистым ярусом и подлеском // Уч. зап. ПермГУ. 1968. Т. 64. С. 50–54.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.

Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1950. Сер. III: Геоботаника, вып. 6. С. 7–208.

Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 35–59.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

Самбук С. Г. Заболоченные сосновые леса европейской части СССР // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 537–547.

Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза манчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 283–320.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М.: Сельхозгиз, 1931. 328 с.

Сукачев В. Н., Богданов П. Л., Соколов С. Я., Шенников А. П. Дендрология с основами лесной геоботаники. 2-е изд. Л.: Гослестехиздат, 1938. 576 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в

сравнительной флористике // Журн. Русского ботан. об-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 111–124.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

Филимонова Л. В., Еловичева Я. К. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: ИБ КарНЦ АН СССР, 1988. С. 94–109.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья-95», 1995. 991 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.

Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2005. 346 с.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 493–571.

Юрковская Т. К., Елина Г. А., Климанов В. А. Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 12. С. 1711–1723.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 4. С. 3–22.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991. 80 с.

Austin M. P. Continuum concept, ordination method, and niche theory // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1985. Vol. 16. P. 39–61.

Austin M. P., Smith T. M. A new model for the continuum concept // Vegetatio. 1989. Vol. 83. P. 35–47.

Becking R. W. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, N 7. P. 411–488.

Bujakiewicz A. Macrofungi on soil in deciduous forests // Handb. Vegetation Science. Dordrecht: Kluwer, 1992. Vol. 19, Pt. 1: Fungi in vegetation science. P. 49–78.

Cajander A. K. Über Waldtypen in allgemeinen // Acta Forest. Fenn. 1921. Vol. 20, N 1. 41 s.

Clements F. E. Plant succession and indicators. N.Y.: Wilson & Co, 1928. XVI+453 p.

Connell J. H., Slatyer R. C. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. P. 1119–1144.

Connell J. H., Slatyer R. C., Noble I. R. On the mechanisms producing successional change // Oikos. 1987. Vol. 50, N 1. P. 136–137.

Egler F. E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development // Vegetatio. 1954. Vol. 4. P. 412–417.

Gamalei Yu. V., Sheremet'ev S. N. Global climate and trends of plant ecological evolution // Doklady Biol. Sci. 2008. Vol. 420. P. 176–179.

Gimingham C. H. Calluna and its associated species: some aspects of co-existence in communities // Vegetatio. 1978. Vol. 36, N 3. P. 179–186.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. L.: J. Wiley & Sons, 1977. 222 p.

Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Heidelberg: Springer, 1978. 441 p.

Harper J. L. Population biology of plants. L.; N. Y.; Toronto: Acad. Press, 1977. 892 p.

Hultén E., Fries M. Atlas of Europe. In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.

Kost G. Macrofungi on soil in coniferous forests // Handb. Vegetation Science. Dordrecht: Kluwer, 1992. Vol. 19, Pt. 1: Fungi in vegetation science. P. 79–112.

Kucherov I. B. Chorological pattern in the Aconitopiceetum in middle and northern taiga of European Russia // Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkunde. 2008. Hf 3/4. S. 313–324.

Kucherov I. B., Daniëls F. J. A. Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetea squarrosae in Central Chukotka // Phytocoenologia. 2005. Vol. 35, N 4. P. 1019–1066.

Margulis L. Symbiosis in cell evolution. San Francisco: Freeman, 1981. 328 p.

Meusel H., Jäger E., Weinert R. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. Bd 1. 258 s. – 1978. Bd 2. 419 s. – 1992. Bd 3. 333 s.

Meyer F. H. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests // Ectomycorrhizae: Their energy and physiology. N. Y.; L.: Acad. Press, 1973. P. 79–105.

Morris S. J., Friese C. F., Allen M. F. Disturbance in natural ecosystems: scaling for fungal diversity in ecosystem functioning // The Mycota. Berlin: Springer, 2007. Vol. 4: Environmental and microbial relationships. P. 31–68.

Müller-Schneider P. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2 Aufl. // Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stift. Rübel in Zürich. 1977. Hf 61. S. 1–226.

Newman E. I. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance // Adv. Ecol. Res. 1988. Vol. 18. P. 243–270.

Pignatti S., Box E. O., Fujiwara K. A new paradigm for the XXIth century // Ann. Bot. 2002. Vol. 2. P. 30–57.

Prentice I. C., Jolly D., BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, N 3. P. 507–519.

Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1243–1263.

Simard S. W., Perry D. A., Jones M. D. et al. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field // Nature. 1997. Vol. 388. P. 579–582.

Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. L.: Acad. Press, 1997. 605 p.

Tansley A. G. Types of British vegetation. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1911. 416 p.

*Tansley A. G.* The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. 1935. Vol. 16, N 3. P. 284–307.

*Taylor T. N., Remy W., Hass H., Kerp H.* Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian // *Mycologia*. 1995. Vol. 87, N 4. P. 560–573.

*Tilman D.* Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.

*Tilman D.* Plant strategies and dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton Univ. Press, 1988. 360 p.

*Walker L. R., Chapin F. S., III.* Interactions among processes controlling successional change // *Oikos*. 1987. Vol. 50, N 1. P. 131–136.

*Watt A. S.* On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. 2, sect. 2, 3: The development and structure of beech communities of the Sussex Downs // *J. Ecol.* 1925. Vol. 13. P. 27–73.

*Watt A. S.* Pattern and process in the plant community // *J. Ecol.* 1947. Vol. 35. P. 1–22.

*Westhoff V., Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // *Handb. Vegetation Science*. The Hague: Kluwer, 1978. T. 9: Classification of plant communities. P. 287–399.

*Whatley J. M.* Membranes and plastid origins // *Origin of plastids* / R. A. Lewin. N. Y.: Chapman & Hall, 1992. P. 78–103.

*White P. S.* Pattern, process, and natural disturbance in vegetation // *Bot. Rev.* 1979. Vol. 45, N 3. P. 229–299.

*Whittaker R. H.* Gradient analysis of vegetation // *Biol. Rev.* 1967. Vol. 42. P. 207–264.

*Whittaker R. H.* Climax concepts and recognition // *Handb. Vegetation Science*. The Hague: Kluwer, 1974. T. 8: Vegetation Dynamics. P. 139–154.

*Wright D. P., Read D. J., Scholes J. D.* Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. // *Plant Cell Environm.* 1998. Vol. 21. P. 881–891.

*Yurtsev B. A.* The Pleistocene «Tundra-Steppe» and the productivity paradox: the landscape approach // *Quatern. Sci. Rev.* 2001. Vol. 20. P. 165–174.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Кучеров Илья Борисович

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, лаб. растительности лесной зоны,  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376  
эл. почта: dryas.punctata@mail.ru  
тел.: (812) 5542552

### Kucherov, Ilya

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Science  
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia  
e-mail: dryas.punctata@mail.ru  
tel.: (812) 5542552