

УДК 581.526.426.2:58.056 (470.1)

ТИПЫ ИЗМЕНЕНИЙ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ РАСТЕНИЙ ПРИЗЕМНЫХ ЯРУСОВ В СОСНЯКАХ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ ПО ГРАДИЕНТАМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Представлены результаты регрессионного анализа зависимостей проективного покрытия доминантов и детерминантов приземных ярусов в сосняках средней и северной тайги Европейской России от климатических факторов по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки. Установлены основные типы подобных зависимостей, а также их отличия для одних и тех же видов в различных группах ассоциаций сосновых лесов.

К л ю ч е в ы е с л о в а: сосновые леса, климатические факторы, регрессионный анализ, широтная и меридиональная зональность, континентальность, субгекистотермы, микротермы, гемихионофиты, вид на границе ареала, средняя и северная тайга, Европейская Россия.

I. B. Kucherov. TYPES OF CHANGES IN THE PERCENT COVER OF GROUND LAYER PLANTS IN SCOTS PINE FORESTS OF NORTHERN AND MIDDLE TAIGA IN EUROPEAN RUSSIA ALONG CLIMATIC FACTOR GRADIENTS

The results of linear regression analysis of cover dependences of the ground layer dominant and determinant plants upon the meteorological factor data of the global remote sensing set are given for the Scots pine forests of northern and middle taiga of European Russia. The main types of such dependences are established together with the differences of the latter in the same species due to different groups of pine forest associations.

K e y w o r d s: pine forests, climatic factors, regression analysis, latitudinal and meridional zonation, continentality, subhectistotherms, microtherms, hemichionophytes, species at the distribution limits, middle and northern taiga, European Russia.

Введение

Средняя и северная тайга Европейской России, несмотря на формационное и физиономическое единство ее растительного покрова, при ближайшем рассмотрении оказывается неоднородной, в том числе с точки зрения климата. По-

мимо общепринятого широтного деления тайги на подзоны, а также полосы в их составе, на севере Европейской России возможно выделить и меридиональные секторы, сменяющие друг друга по градиенту океаничности-континентальности, с результирующим нарастанием суровости климата в направлении с юго-запада на се-

веро-восток. Возникает вопрос о реакции лесных растений на географически обусловленные изменения значений метеопараметров.

Ранее с использованием доминантно-детерминантного метода [Василевич, 1995] нами были классифицированы сосновые (из *Pinus sylvestris*) леса рассматриваемого региона. При этом для большинства ассоциаций и синтаксонов подчиненного ранга удалось установить закономерности их широтного и долготного распространения, включая наличие географически замещающих единиц. Так, в лишайниковых борах на песках, помимо хорошо известного замещения среднетаежной лишайниковой ассоциации северотаежной воронично-лишайниковой, в составе последней выделена особая крайнесеверотаежная субассоциация с детерминантами *Betula czerepanovii*, *Arctous alpina*, *Nephroma arcticum*, *Flavocetraria nivalis* etc. В долготном направлении как в сосняках лишайниковых и воронично-лишайниковых, так и в брусничных и воронично-брусничных выявлены замещающие «западные» (карельско-северодвинские) и «восточные» (печорские) варианты, соответственно с *Calluna vulgaris* либо *Calamagrostis epigeios* [Кучеров, Зверев, 2012]. В северотаежных воронично-черничных сосняках также выделяется «восточный» (двину-печорский) вариант с высоким постоянством *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune* и других гигромезофитов, нетипичных для «западного» (карельского) варианта [Кучеров, 2013].

В травяно-зеленомошной группе ассоциаций сосняк вейниковый (с *Calamagrostis arundinacea* и *Convallaria majalis*), заходящий в среднюю тайгу Карелии и юго-запада Архангельской обл., севернее и восточнее замещается костянично-брусничным, также развитым на легких почвах либо на обнажениях известняков и гипсов. В ассоциации сосняков хвощовых сфагновых, наряду с двумя среднетаежными карельско-северодвинскими субассоциациями, выделяется северотаежная прибалтийская с *Betula nana*; в бассейне р. Печоры ассоциация полностью выпадает.

Еще более сложно регионально дифференцирована ассоциация ключевых (дернистоосоковых либо молиниевых сфагновых) сосняков. В рамках кольско-карельской молиниевой (с господством *Molinia caerulea*) субассоциации var. *Salix phylicifolia* и var. typ. встречаются лишь в северной тайге, var. *Frangula alnus* – в средней. Горцовая (с господством *Bistorta major*) субассоциация замещает молиниевую в средней тайге восточнее р. Онеги. В то же время типичная субассоциация с господством *Carex cespitosa* s. l. изредка встречается во всех подзонах и секторах Европейского Севера [Куче-

ров, Кутенков, 2011]. В олиготрофных чернично-багульниковых сфагновых сосняках var. typ. с обилием *Vaccinium myrtillus* в Лапландии и к востоку от Тиманского кряжа замещается на var. *Vaccinium uliginosum* – сосняк голубичный [Кучеров, Кутенков, 2012].

Необходимо установить, подтверждаются ли эти закономерности на уровне видов – доминантов и детерминантов приземных ярусов соответствующих сообществ.

Непосредственное влияние климата на отдельные виды лесных растений, как правило, в общих чертах изучено лишь для деревьев-лесообразователей [Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980; Пузаченко, Скулкин, 1981]. Для кустарничков, трав, мхов и лишайников в основном существуют лишь обобщенные оценки их зависимости от климатических факторов в виде фитоиндикационных шкал [Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1992] без привязки к конкретным синтаксонам. Многочисленные работы последних десятилетий, связанные с проблемой вероятного глобального потепления, как правило, также анализируют влияние климатических факторов на растения без учета их ценоотического окружения [Соловьев, 2005]. В связи со сказанным при анализе зависимостей растений приземных ярусов сосновых лесов от климатических факторов мы стремимся: 1) учитывать различия между отдельными синтаксонами (группами ассоциаций, группами типов леса) и 2) одновременно опираться на регулярную сеть метеорологических данных.

Использованные данные, подходы и методы

В основу расчетов положено 1050 геоботанических описаний сосняков, выполненных автором при участии его товарищей по экспедициям в 1996–2010 гг. в средней и северной тайге Европейской России от Лапландии и Карелии до бассейна р. Печоры, частично также взятых из литературы [Морозова, Коротков, 1999]. Описания для каждого из географических пунктов объединены в следующие группы ассоциаций: сосняки лишайниковые (включая скальные), лишайниково-зеленомошные (брусничные и воронично-брусничные), зеленомошные (черничные, воронично-черничные), травяно-зеленомошные (вейниковые и костянично-брусничные); четыре сфагновые ассоциации – сосняки хвощовые, дернистоосоковые (включая молиниевые), вахтовые и багульниковые – рассматриваются порознь. Сосняки вороничные приморские, толкнянковые на доломитах и гипсах и кисличные на залежных землях исключены из обработки в силу их экологической специфики, долгомошные – ввиду переходного характера. Чтобы исключить

Таблица 1. Амплитуды климатических факторов на таежном севере Европейской России

Фактор	Размерность	Амплитуды значений факторов					
		1	2	A	B	C	В целом
n		10	8	8	7	3	18
Tjan	°C	-17,4--10,0	-16,1--12,5	-13,6--10,0	-13,3--12,3	-17,4--15,9	-17,4--10,0
Tjul	°C	15,9--17,7	13,0--16,7	13,0--16,7	16,4--17,7	15,9--16,8	13,0--17,7
Tann	°C	-1,9--2,7	-1,7--0,9	-1,7--2,7	0,3--1,5	-1,9--0,8	-1,9--2,7
$\Sigma T > 10$	°C	388--595	208--471	208--519	451--595	388--468	208--595
SET	°C	1289--1577	891--1337	891--1553	1050--1577	1168--1351	891--1577
$\Sigma d > 0$	дн.	143--188	141--167	141--188	159--172	143--153	141--188
FI	дн.	80--124	78--122	78--124	82--109	80--87	78--124
Sn	см	45--95	44--61	45--61	44--62	56--95	44--95
Pn-m	мм	312--355	292--330	284--355	314--335	312--330	284--355
Pa-o	мм	450--498	409--455	409--471	426--468	455--498	409--498
Pann	мм	774--820	694--785	694--820	737--799	785--810	694--820
R	ккал/(см ² ·мес.)	3,2--3,5	2,4--3,2	2,4--3,5	3,2--3,4	3,2--3,4	2,4--3,5
ΔT_{jan}	°C	6,4--7,0	6,6--7,4	6,6--7,4	6,5--7,0	6,4--6,8	6,4--7,4
ΔT_{jul}	°C	7,8--8,7	7,1--8,6	7,1--8,4	7,8--8,7	8,4--8,6	7,1--8,7
$\Delta t_{s jul}$	°C	5,8--6,6	5,3--6,4	5,3--6,0	5,8--6,6	6,1--6,2	5,3--6,6
Δt_{ann}	°C	19,0--22,1	18,9--21,6	18,9--20,2	20,2--21,1	21,6--22,1	18,9--22,1
K	безразмерен	33,8--45,6	32,2--44,1	32,2--36,0	37,3--40,7	44,1--45,6	32,2--45,6

Примечание. Среднепогодные значения климатических факторов по данным eosweb.larc.nasa.gov [NASA..., 2006]: Tjan, Tjul, Tann – средние температуры воздуха на высоте 2 м в январе, июле и в среднем за год; $\Sigma T > 10$ – сумма градусо-дней выше 10 °C (превышений над 10 °C в дни со средней температурой воздуха выше 10 °C); $\Sigma d > 0$ – число дней в году со средней температурой воздуха выше 0 °C; Pn-m, Pa-o, Pann – сумма осадков холодного (ноябрь–март) и теплого (апрель–октябрь) периодов и в целом за год; R – радиационный баланс для усредненного месяца года [Будыко, 1977]; ΔT_{jan} и ΔT_{jul} – среднесуточные амплитуды температур воздуха в январе и в июле; $\Delta t_{s jul}$ и Δt_{ann} – полуамплитуды температур на поверхности почвы в июле и в среднем за год; K – коэффициент континентальности В. Конрада [Назимова, 1995]. По данным «Справочника по климату СССР» [1965а, б]: SET – сумма эффективных температур воздуха выше 10 °C; FI – продолжительность безморозного периода; Sn – средняя мощность снежного покрова на открытом месте в конце зимы. n – число пунктов метеонаблюдений. Подзоны тайги: 1 – средняя, 2 – северная. Секторы севера Европейской России: A – Карелия и Кольский п-ов, B – бассейны рек Онеги, Северной Двины и Кулоя, C – бассейн Печоры

случайное варьирование, проективные покрытия (ПП) видов усреднены по группам ассоциаций и географическим пунктам, число которых для разных групп составляет от 7 до 16 (всего 18).

Каждому из пунктов соответствует координатная ячейка (градус широты на градус долготы) в базе данных глобальной спутниковой метеосъемки NASA с установленными для нее параметрами, усредненными за 22 года наблюдений (1983–2005 [NASA..., 2006]). Учитывались следующие факторы, для которых приведены амплитуды их значений (табл. 1):

- среднегодовая, июльская и январская средняя температура воздуха на высоте 2 м;

- сумма градусо-дней выше 10 °C (сумма превышений температуры над 10 °C в дни со среднесуточной температурой воздуха выше 10 °C). Этот параметр тесно связан с традиционной для отечественной климатологии суммой эффективных температур выше 10 °C (см. табл. 1), поскольку входит в ее состав как одно из слагаемых;

- число дней в году со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °C. По сравнению с продолжительностью безморозного периода (см. табл. 1) значения фактора отличаются в большую сторону, поскольку не учитываются напочвенные заморозки;

- количество осадков: среднегодовое, холодного (ноябрь–март) и теплого (апрель–октябрь) периодов. Сумма осадков холодного периода может служить косвенной кумулятивной мерой мощности снежного покрова в конце зимы (см. табл. 1), однако без учета перераспределения снега в ландшафте, его слеживания и частичного протаивания;

- суточные амплитуды температуры воздуха июля и января;

- среднегодовые и июльские полуамплитуды температуры на поверхности почвы.

На основании данных, содержащихся в базе, рассчитаны также радиационный баланс для усредненного месяца года [Будыко, 1977] и коэффициент континентальности В. Конрада [Назимова, 1995]. Данным спутниковой съемки отдано предпочтение перед традиционно используемыми материалами климатических справочников ввиду строгой непрерывности сети наблюдений, единообразия измеряемых параметров, а также приближенности во времени к моменту выполнения описаний.

Для оценки зависимости проективного покрытия ценотически значимых видов растений приземных ярусов (доминантов и детерминантов) от названных выше метеопараметров и коэффициентов с помощью программы Statistica 7

рассчитаны коэффициенты корреляции (r) и установлены уравнения линейных регрессий. Расчеты велись отдельно для каждой из групп ассоциаций, чтобы по возможности учесть влияние микроклиматических различий при воздействии факторов макроклимата на растения.

Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову [1995], листостебельных мхов – по М. С. Игнатову и О. М. Афоной [Ignatov, Afonina, 1992], лишайников – по [Vitikainen et al., 1997].

Типы зависимостей видов от климатических факторов

По итогам анализа (табл. 2) выявляются следующие типы зависимостей видов от климатических факторов («климаморфы» [Цыганов, 1983]), выражающиеся увеличением либо уменьшением (зачастую вплоть до исчезновения вида) их проективного покрытия.

1. Субгексистотермы (гемикриофиты). Ценотическая роль и покрытие этих видов снижаются с севера на юг одновременно с ростом теплообеспеченности и/или продолжительности периода вегетации (это находит отражение в увеличении июльских и среднегодовых температур, суммы градусо-дней выше 10°C , числа дней со средней температурой выше 0°C и радиационного баланса). В составе группы, за тремя исключениями, выраженными в отдельных типах сообществ (*Vaccinium uliginosum*, *Hylocomium splendens* и *Cladina arbuscula* s. l.), большинство видов, несмотря на протяженные циркумполярные или евразийские ареалы, выступают как «океанические», с отрицательными зависимостями от коэффициента Конрада и перепадов летних температур. В то же время они толерантны к снижению мощности снежного покрова и негативно реагируют на увеличение осадков теплого периода. Причиной тому – особенности арктического (в широком смысле) климата, в силу своей суровости нивелирующего различия между океаническими и континентальными секторами [Юрцев и др., 1978].

К данной группе относятся практически все наблюдаемые в сосновых лесах гипоарктические, аркто- и гипоарктобореальные виды. Это *Empetrum nigrum* s. l. (рис. 1, А), *Vaccinium uliginosum*, *Betula nana*, *Nephroma arcticum* (во всех группах ассоциаций, где эти виды отмечены), *Ledum palustre* (аналогично, но за вычетом сосняков багульниковых, где этот вид доминирует). Сюда же относятся *Betula czerepanovii*, *Arctous alpina*, *Ptilidium ciliare* (детерминанты крайнесеверотаежной субассоциации) в сосняках лишайниковых, *Saussurea alpina*, *Selaginella*

selaginoides, *Tomentypnum nitens* (детерминанты северотаежных вариантов молиниевой субассоциации) и *Eriophorum vaginatum* в дернистоосоковых, *E. polystachion* в вахтовых, *Sphagnum fuscum*, *Dicranum bergeri*, *Aulacomnium palustre* в багульниковых. Именно на эти виды растений климатические факторы влияют с наибольшей силой, со значениями r^2 0,7–0,9; хотя в ряде случаев наблюдаются и слабые связи. К рассматриваемой группе относятся и арктоальпийские лишайники (*Stereocaulon paschale*, *Flavocetraria nivalis*), выдерживающие слабое затенение и в силу этого проникающие под полог сосняков лишайникового типа в крайнесеверной тайге.

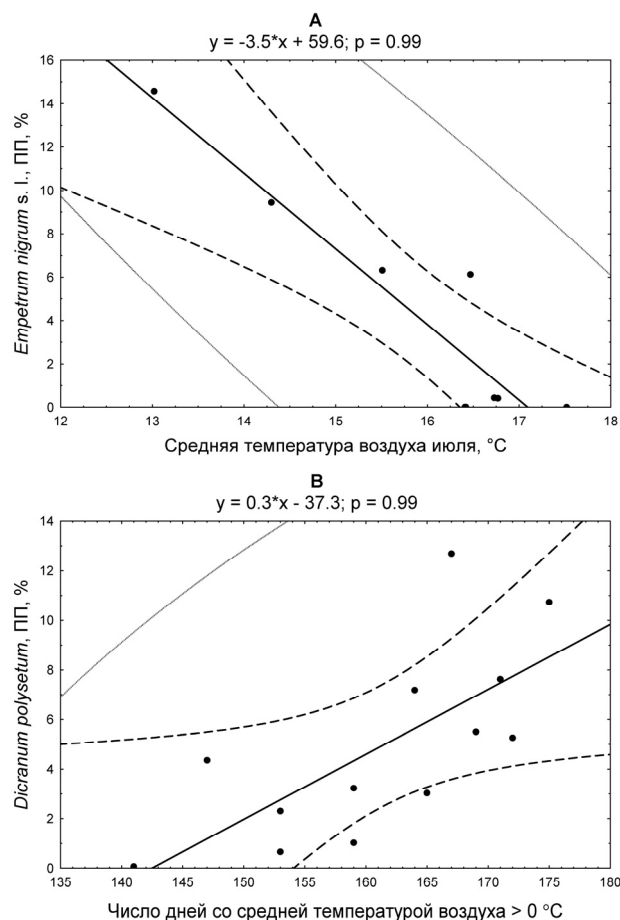


Рис. 1. А: Негативная зависимость проективного покрытия (ПП, %) *Empetrum nigrum* s. l. (субгексистотерм) в сосняках лишайниковых от средней температуры июля. Б: Позитивная зависимость ПП *Dicranum polysetum* (бореальный микротерм) в сосняках зеленомошных от числа дней в году со средней температурой воздуха выше 0°C . На графиках: непрерывная прямая – линия регрессии; штриховые линии – границы доверительных интервалов; пунктирная линия – граница эллипса (области нормального распределения обеих переменных); точки соответствуют средним значениям ПП видов для изученных географических пунктов. Уравнения регрессии даны сверху над графиками; p – доверительный интервал

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа изменений проективного покрытия растений сосновых лесов по градиентам климатических факторов

Вид	Фактор	r	r ²	b	a	T	Фактор	r	r ²	b	a	T
Сосняки лишайниковые (n = 9)												
<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	Tjul	-0,9	0,9	-3,5	59,6	1	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,04	21,3	1
	Pn-m	-0,8	0,6	-0,3	84,6	1	Pann	-0,8	0,6	-0,1	81,9	1
	R	-0,9	0,8	-14,9	50,1	1	ΔT jul	-0,9	0,8	-8,4	71,9	6
	Δt s jul	-0,9	0,8	-11,8	74,2	6	K	-0,8	0,6	-0,9	40,3	6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Tjul	-0,9	0,9	-0,8	13,4	1	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,01	4,7	1
	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,1	13,0	1	Pn-m	-0,9	0,7	-0,1	21,5	1
	Pann	-0,8	0,6	-0,02	18,9	1	R	-0,9	0,7	-3,3	10,8	1
	ΔT jul	-0,8	0,6	-1,7	14,3	6	Δt s jul	-0,8	0,6	-2,4	15,1	6
<i>Ledum palustre</i>	Tjul	-0,9	0,9	-0,7	11,5	1	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,01	4,1	1
	Pn-m	-0,9	0,7	-0,1	18,0	1	Pann	-0,8	0,7	-0,02	16,4	1
	R	-0,8	0,6	-2,6	8,6	1	ΔT jul	-0,9	0,8	-1,5	13,0	6
	Δt s jul	-0,8	0,7	-2,2	13,5	6	K	-0,7	0,5	-0,2	7,0	6
<i>Betula czerepanovii</i>	Tjul	-0,8	0,6	-0,02	0,3	1	R	-0,9	0,8	-0,1	0,3	1
<i>Arctous alpina</i>	Tjul	-0,8	0,7	-0,6	9,9	1	ΣT >10	-0,8	0,6	-0,01	3,3	1
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,04	14,4	1	R	-0,9	0,8	-2,8	9,1	1
	ΔT jul	-0,7	0,5	-1,2	9,9	6	Δt s jul	-0,7	0,5	-1,8	10,9	6
<i>Stereocaulon paschale</i> + <i>alpinum</i>	Tjul	-0,8	0,6	-0,1	1,2	1	ΣT >10	-0,7	0,4	-0,00	0,4	1
	ΔT jul	-0,9	0,7	-0,2	1,6	6	Δt s jul	-0,8	0,7	-0,3	1,7	6
	Δt ann	-0,8	0,7	-0,1	2,2	6	K	-0,8	0,6	-0,02	1,0	6
<i>Dicranum drummondii</i>	Tjul	-0,7	0,6	-0,1	1,4	1	R	-0,8	0,6	-0,4	1,3	1
	ΔT jul	-0,7	0,5	-0,2	1,6	6	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,7	6
<i>Nephroma arcticum</i>	Tjul	-0,8	0,6	-0,03	0,6	1	ΣT >10	-0,8	0,6	-0,00	0,2	1
	Pn-m	-0,8	0,7	-0,00	1,1	1	ΔT jul	-0,7	0,5	-0,1	0,7	6
<i>Flavocetraria nivalis</i>	Tjul	-0,9	0,7	-0,1	1,7	1	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,00	0,6	1
	Pn-m	-0,9	0,8	-0,01	2,9	1	Pa-o	-0,7	0,5	-0,00	2,1	1
	Pann	-0,8	0,7	-0,00	2,6	1	R	-0,7	0,5	-0,4	1,2	1
	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,2	1,9	6	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,9	6
<i>Ptilidium ciliare</i>	Tjul	-0,9	0,8	-0,5	7,7	1	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,01	2,6	1
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,03	10,6	1	Pann	-0,7	0,5	-0,01	9,4	1
	R	-0,9	0,8	-2,0	6,7	1	ΔT jul	-0,8	0,6	-1,0	8,3	6
	Δt s jul	-0,8	0,6	-1,5	9,0	6	K	-0,7	0,5	-0,1	4,9	6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Tjul	-0,8	0,6	-1,3	22,7	1	ΣT >10	-0,8	0,6	-0,02	8,8	1
	R	-0,8	0,6	-5,7	19,9	1	Δt s jul	-0,8	0,7	-4,9	31,4	6
<i>Festuca ovina</i>	Tann	0,7	0,5	0,6	0,7	2	Σd > 0	0,7	0,5	0,1	-8,1	2
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	Pa-o	0,7	0,5	0,01	-6,2	4	K	0,7	0,5	0,1	-2,8	7
<i>Calamagrostis epigeios</i>	Pa-o	0,7	0,4	0,01	-6,2	4	K	0,6	0,3	0,1	-2,6	7
Сосняки лишайниково-зеленомошные (брусничные и воронично-брусничные; n = 13)												
<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	Tjul	-0,8	0,7	-5,5	95,3	1	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,1	33,8	1
	Pn-m	-0,8	0,6	-0,4	147,8	1	Pa-o	-0,7	0,6	-0,3	130,4	1
	Pann	-0,8	0,7	-0,2	145,6	1	R	-0,8	0,6	-22,6	77,5	1
	ΔT jul	-0,8	0,6	-11,7	101,0	6	K	-0,7	0,4	-1,6	67,2	6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Tjul	-0,6	0,3	-0,6	11,1	1	Tann	-0,7	0,5	-0,9	1,2	1
	ΣT >10	-0,7	0,5	-0,01	4,8	1	Σd > 0	-0,7	0,4	-0,1	15,3	1
	Pn-m	-0,6	0,4	-0,1	19,6	1	Pann	-0,6	0,4	-0,02	19,2	1
<i>Ledum palustre</i>	Tjul	-0,8	0,6	-3,6	60,2	1	ΣT >10	-0,7	0,6	-0,04	20,5	1
	Pn-m	-0,8	0,6	-0,3	101,4	1	Pa-o	-0,6	0,4	-0,2	73,3	1
	Pann	-0,8	0,6	-0,1	94,5	1	R	-0,6	0,3	-12,2	40,9	1
	ΔT jul	-0,7	0,5	-7,5	63,7	6	K	-0,6	0,3	-1,0	39,4	6
<i>Hylocomium splendens</i>	Tjul	-0,7	0,5	-3,0	52,2	1	ΣT >10	-0,6	0,4	-0,03	17,7	1
	Pn-m	-0,6	0,4	-0,2	77,3	1	Pann	-0,6	0,3	-0,1	70,5	1
	R	-0,8	0,6	-14,6	50,2	1	ΔT jul	-0,6	0,3	-6,0	52,7	6
<i>Pleurozium schreberi</i>	Tjul	0,6	0,3	6,2	-48,8	2	Pn-m	0,6	0,3	0,5	-115,7	5
<i>Calamagrostis epigeios</i>	Δt ann	0,7	0,5	0,3	-5,7	7	K	0,8	0,6	0,1	-2,8	7
<i>Calluna vulgaris</i>							Δt ann	-0,6	0,3	-2,3	48,9	6
Сосняки зеленомошные (черничные и воронично-черничные; n = 13)												
<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	Tjul	-0,7	0,5	-2,5	43,0	1	Tann	-0,7	0,5	-2,9	4,0	1
	ΣT >10	-0,8	0,7	0,0	17,3	1	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,3	51,0	1
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,2	69,3	1	Pa-o	-0,6	0,4	-0,1	56,8	1

	Pann	-0,7	0,5	-0,1	66,5	1	R	-0,7	0,4	-9,9	34,4	1
	ΔT jul	-0,6	0,4	-4,8	41,9	6	Δt s jul	-0,6	0,3	-6,3	41,2	6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Tann	-0,8	0,6	-1,8	2,2	1	$\Sigma T > 10$	-0,7	0,5	-0,02	8,7	1
	$\Sigma d > 0$	-0,8	0,7	-0,2	33,1	1	R	-0,6	0,4	-5,5	19,2	1
<i>Ledum palustre</i>	Tjul	-0,7	0,5	-1,7	30,2	1	$\Sigma T > 10$	-0,7	0,4	-0,02	11,1	1
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,2	55,0	1	Pa-o	-0,6	0,4	-0,1	44,5	1
	Pann	-0,7	0,6	-0,1	52,8	1	R	-0,6	0,3	-6,5	22,7	1
<i>Dicranum drummondii</i>	Tann	-0,6	0,4	-0,03	0,0	1	$\Sigma d > 0$	-0,6	0,3	-0,00	0,5	1
<i>Nephroma arcticum</i>	Tjul	-0,9	0,8	-0,04	0,7	1	$\Sigma T > 10$	-0,8	0,7	-0,00	0,2	1
	$\Sigma d > 0$	-0,6	0,4	-0,00	0,6	1	Pn-m	-0,8	0,7	-0,00	1,2	1
	Pa-o	-0,7	0,4	-0,00	0,8	1	Pann	-0,8	0,6	-0,00	1,0	1
	R	-0,8	0,6	-0,2	0,6	1	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,1	0,7	6
	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,1	0,7	6	K	-0,7	0,4	-0,01	0,5	6
<i>Picea abies</i> s. l. (подрост)	Tjul	0,6	0,4	3,5	-46,3	2	$\Sigma T > 10$	0,6	0,4	0,04	-8,4	2
	Pa-o	0,7	0,4	0,2	-88,2	4	Pann	0,6	0,4	0,1	-86,7	4
	R	0,6	0,3	15,4	-37,8	2	ΔT jul	0,6	0,3	7,9	-53,0	7
<i>Rosa acicularis</i>	Tjul	0,7	0,4	0,2	-2,2	2	$\Sigma T > 10$	0,6	0,3	0,00	-0,4	2
	ΔT jul	0,7	0,5	0,4	-2,9	7	K	0,7	0,5	0,1	-2,0	7
<i>Luzula pilosa</i>	R	0,6	0,3	0,4	-1,1	2	K	0,6	0,3	0,04	-1,1	7
<i>Equisetum sylvaticum</i>	Δt ann	0,6	0,4	0,1	-2,2	7	K	0,6	0,4	0,03	-0,9	7
<i>Hylocomium splendens</i>	ΔT jul	0,6	0,3	19,5	-130,5	7	Δt s jul	0,6	0,4	31,2	-159,6	7
<i>Rubus saxatilis</i>	$\Sigma d > 0$	0,6	0,4	0,04	-5,3	2	Pn-m	0,6	0,3	0,02	-6,8	5
<i>Goodyera repens</i>	$\Sigma d > 0$	0,7	0,5	0,01	-0,9	2	Pn-m	0,6	0,4	0,00	-1,2	5
<i>Dicranum polysetum</i>	$\Sigma d > 0$	0,7	0,5	0,3	-37,3	2	Pn-m	0,7	0,5	0,2	-52,8	5
<i>Maianthemum bifolium</i>							$\Sigma T > 10$	0,6	0,3	0,01	-1,8	2
<i>Calamagrostis epigeios</i>							$\Sigma T > 10$	0,6	0,4	0,00	-0,4	2
<i>Calluna vulgaris</i>							$\Sigma d > 0$	0,6	0,3	0,03	-4,8	2
<i>Alnus incana</i>							Pa-o	0,6	0,3	0,02	-6,8	4
<i>Aulacomnium palustre</i>							Pa-o	0,6	0,4	0,01	-1,8	4
Сосняки травяно-зеленомошные (вейниковые и костянично-брусничные; n = 9)												
<i>Peltigera aphthosa</i> s. l.	Tann	-0,8	0,6	-1,1	1,2	1	$\Sigma d > 0$	-0,7	0,5	-0,1	19,5	1
<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	Tann	-0,8	0,7	-3,5	3,9	1	Δt ann	0,7	0,5	4,5	-90,6	7
<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	Pa-o	-0,7	0,5	-0,01	4,6	1	R	-0,8	0,6	-2,3	7,8	1
<i>Juniperus communis</i> s. l.	Pa-o	-0,8	0,6	-0,1	73,2	1	Pann	-0,8	0,6	-0,1	113,9	1
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	Pa-o	-0,8	0,6	-0,02	7,6	1	Pann	-0,9	0,7	-0,02	12,2	1
<i>Hieracium laevigatum</i> s. l.	Pa-o	-0,7	0,6	-0,00	0,6	1	Pann	-0,9	0,8	-0,00	1,1	1
<i>H. umbellatum</i> s. l.	Pa-o	0,8	0,7	0,01	-5,3	4	Pann	0,7	0,5	0,01	-7,1	4
<i>Rosa acicularis</i>	Pann	-0,7	0,5	-0,03	26,8	L	Δt s jul	0,7	0,5	3,1	-17,3	7
<i>Picea abies</i> s. l. (подрост)	Tjul	0,7	0,5	7,9	-125,6	2	R	0,7	0,5	39,2	-121,6	2
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	$\Sigma d > 0$	0,7	0,5	0,01	-2,1	2	Pn-m	0,8	0,6	0,02	-5,1	L
<i>Brachythecium oedipodium</i>	$\Sigma d > 0$	0,7	0,5	0,05	-7,3	2	Pn-m	0,9	0,7	0,1	-18,8	5
<i>Populus tremula</i> (подрост)	Pn-m	0,7	0,5	0,04	-11,6	5	ΔT jul	0,7	0,4	-1,2	7,9	6
<i>Orthilia secunda</i>	Pn-m	0,7	0,5	0,04	-12,3	5	Δt ann	-0,7	0,5	-0,5	11,2	6
<i>Viola riviniana</i>	Pn-m	0,7	0,5	0,00	-1,2	5	Δt ann	-0,7	0,5	-0,1	1,1	6
<i>Knautia arvensis</i>	Pn-m	0,7	0,5	0,00	-1,1	5	Δt ann	-0,8	0,6	-0,05	1,0	6
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	$\Sigma d > 0$	0,6	0,4	0,6	-87,7	2	Pn-m	0,6	0,4	0,6	-191,3	5
<i>Convallaria majalis</i>	ΔT jul	-0,9	0,9	-24,3	209,5	6	Δt s jul	-0,8	0,7	-27,1	174,0	6
<i>Dryopteris carthusiana</i>	Pn-m	0,7	0,5	0,3	-83,2	5	ΔT jul	-0,7	0,5	-7,3	62,9	6
<i>Goodyera repens</i>	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,2	2,0	6	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,7	6
<i>Maianthemum bifolium</i>	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,1	1,1	6	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,1	1,0	6
<i>Avenella flexuosa</i>	ΔT jul	-0,8	0,6	-6,7	59,2	6	Δt ann	-0,7	0,5	-2,8	61,3	6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	ΔT jul	-0,9	0,8	-5,5	47,5	6	Δt s jul	-0,8	0,6	-5,9	38,2	6
<i>V. myrtillus</i>		0,8	0,6	33,5	-255,1	7	Δt s jul	0,8	0,7	43,3	-242,8	7
<i>Pyrola minor</i>							Pn-m	0,7	0,5	0,6	-181,4	5
<i>Fragaria vesca</i>							Pn-m	0,7	0,5	0,01	-1,4	5
<i>Oxalis acetosella</i>							Pn-m	0,7	0,4	0,03	-10,7	5
<i>Rosa majalis</i>							ΔT jul	-0,8	0,6	-2,1	18,4	6
							Δt ann	-0,7	0,5	-0,6	11,9	6
Сосняки хвощовые сфагновые (n = 7)												
<i>Betula nana</i>	Tjul	-0,9	0,8	-6,6	111,6	1	Tann	-0,8	0,7	-8,0	9,0	1
	$\Sigma T > 10$	-0,9	0,8	-0,1	35,4	1	Pn-m	-0,8	0,6	-0,4	124,9	1

Окончание табл. 2

Вид	Фактор	<i>r</i>	<i>r</i> ²	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>T</i>	Фактор	<i>r</i>	<i>r</i> ²	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>T</i>
<i>Ledum palustre</i>	Tjul	-0,9	0,8	-8,1	139,5	1	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,1	45,4	1
<i>Equisetum palustre</i>	ΔT jul	0,8	0,7	11,1	-84,8	7	Δt s jul	0,9	0,8	16,1	-91,5	7
<i>Vaccinium uliginosum</i>							Pn-m	-0,8	0,6	-0,3	98,1	1
Сосняки дернистоосоковые и молиниевые сфагновые (n = 10)												
<i>Betula nana</i>	Tjul	-0,9	0,8	-3,7	62,2	1	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,04	20,4	1
	Tann	-0,7	0,5	-3,0	4,8	1	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,3	50,1	1
	Pn-m	-0,7	0,4	-0,2	56,6	1	Pa-o	-0,7	0,5	-0,2	72,8	1
	R	-0,9	0,8	-15,8	52,6	1	ΔT jul	-0,8	0,6	-8,8	73,0	6
<i>Eriophorum vaginatum</i>	Tann	-0,6	0,4	-1,4	2,1	1	R	-0,7	0,5	-5,9	20,0	1
<i>Tomentypnum nitens</i>	Pn-m	-0,7	0,4	-0,1	22,7	1	Pann	-0,7	0,4	-0,03	25,7	1
<i>Selaginella selaginoides</i>	Tjul	-0,7	0,5	-0,1	1,2	1	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,9	6
<i>Calluna vulgaris</i>	Tjul	-0,9	0,8	-0,5	8,9	1	Tann	-0,7	0,5	-0,4	0,8	1
	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,01	3,1	1	Σd > 0	-0,8	0,6	-0,04	7,8	1
	Pn-m	-0,9	0,7	-0,03	10,1	1	Pa-o	-0,8	0,7	-0,03	11,8	1
	R	-0,9	0,8	-2,2	7,4	1	ΔT jul	-0,8	0,6	-1,3	10,8	1
<i>Saussurea alpina</i>	Tjul	-0,8	0,6	-0,3	5,1	1	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,00	1,9	1
	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,03	4,7	1	Pn-m	-0,9	0,8	-0,02	6,9	1
	Pa-o	-0,8	0,7	-0,02	7,8	1	ΔT jul	-0,7	0,5	-0,7	6,2	6
<i>Carex dioica</i>	Tjul	-0,9	0,9	-1,2	20,4	1	Tann	-0,7	0,5	-1,0	1,9	1
	ΣT >10	-0,9	0,9	-0,01	7,2	1	Σd > 0	-0,8	0,6	-0,1	17,1	1
	Pn-m	-0,9	0,7	-0,1	22,8	1	Pa-o	-0,9	0,7	-0,1	27,3	1
	R	-0,9	0,7	-4,6	15,7	1	ΔT jul	-0,9	0,8	-3,2	26,6	6
<i>Frangula alnus</i>	Tjan	0,7	0,4	0,8	11,0	3	Tann	0,7	0,5	1,0	0,9	2
<i>Molinia caerulea</i>	Tjul	-0,5	0,3	-2,8	50,93	6	Δt ann K	-0,8 -0,8	0,6 0,6	-6,3 -1,5	132,1 63,5	6 6
Сосняки вахтовые сфагновые (n = 12)												
<i>Eriophorum polystachion</i>	Tjul	-0,7	0,6	-0,3	4,6	1	Pn-m	-0,6	0,4	-0,02	6,3	1
	R	-0,8	0,6	-1,3	4,4	1	Δt s jul	-0,6	0,3	-0,7	4,7	1
<i>Sphagnum angustifolium</i>	Tann	0,6	0,3	9,9	32,7	2	Σd > 0	0,6	0,4	1,1	-146,2	2
<i>S. magellanicum</i>	Tjul	0,6	0,4	2,0	-28,6	2	Tann	0,7	0,5	2,3	4,1	2
	ΣT >10	0,8	0,6	0,03	-8,2	2	Σd > 0	0,7	0,4	0,2	-32,4	2
<i>Ledum palustre</i>							ΣT >10	-0,6	0,3	-0,02	12,7	1
Сосняки багульниковые сфагновые (n = 16)												
<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	Tann	-0,6	0,4	-2,6	6,0	1	Σd >0	-0,6	0,4	-0,3	50,7	1
	ΣT >10	-0,6	0,4	-0,03	19,8	1	Pn-m	-0,6	0,4	-0,2	66,2	1
	Pann	-0,7	0,5	-0,1	74,7	1	R	-0,6	0,4	-11,3	41,3	1
<i>Betula nana</i>	Tjul	-0,5	0,3	-1,5	27,7	1	R	-0,6	0,3	-7,3	25,8	1
<i>Sphagnum fuscum</i>	Tann	-0,5	0,3	-11,1	20,3	1	Σd >0	-0,5	0,3	-1,1	196,5	1
<i>Dicranum bergeri</i>	Tjul	-0,6	0,4	-0,1	2,4	1	Tann	-0,6	0,3	-0,1	0,2	1
	ΣT >10	-0,7	0,5	-0,00	0,9	1	Δt s jul	-0,5	0,3	-0,4	2,5	6
<i>Aulacomnium palustre</i>	Tjul	-0,5	0,3	-0,2	4,1	1	R	-0,6	0,4	-1,2	4,1	1
<i>Hylocomium splendens</i>	Tjul	-0,7	0,5	-1,6	27,3	1	ΣT >10	-0,7	0,4	-0,02	9,1	1
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,1	37,7	1	Pa-o	-0,7	0,5	-0,1	34,3	1
	Pann	-0,7	0,6	-0,1	40,6	1	R	-0,8	0,6	-7,4	25,0	1
<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	Tjul	-0,5	0,3	-0,2	3,6	1	R	-0,6	0,4	-1,0	3,6	1
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	Tjul	0,6	0,3	2,8	-36,3	2	ΣT >10	0,5	0,3	0,03	-4,9	2
<i>Melampyrum pratense</i>	Tjul	0,6	0,3	0,2	-2,6	2	ΣT >10	0,6	0,3	0,00	-0,5	2
	Pa-o	0,5	0,3	0,01	-3,2	4	Pann	0,5	0,3	0,01	-3,7	4
<i>Sphagnum magellanicum</i>	Σd > 0	0,6	0,3	0,4	-61,1	2	Pn-m	0,5	0,3	0,3	-83,2	5
<i>Carex pauciflora</i>	Pa-o	0,8	0,6	0,03	-12,7	4	K	0,6	0,3	0,2	-5,0	7
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Tann	-0,4	0,2	-1,8	8,4	1	Δt ann	0,6	0,4	3,5	-63,9	7
							K	0,6	0,4	0,8	-23,5	7
<i>V. myrtillus</i>							Tann	0,5	0,2	2,7	8,6	2
<i>Sphaqnum anqustifolium</i>							Tann	0,5	0,3	7,8	34,3	2

Примечания. В заголовке таблицы: *r* – коэффициент корреляции, *b* и *a* – коэффициент и свободный член линейной регрессии, *T* – типы зависимости видов от климатических факторов («климатоморфы»): **1** – субгекистотермы (гемикриофиты), **2** – бореальные микротермы, **3** – обмерзающие кустарники-субмикротермы, **4** – омброфиты, **5** – гемихионофиты, **6** – термоконтраст-интолерантные виды, **7** – термоконтраст-толерантные виды; *L* – ложные корреляции, *n* – число географических пунктов (всего 18). Прочие обозначения как в табл. 1. Значения *r*, *b* и *a* достоверны на уровне значимости $\alpha \leq 5\%$, кроме 5 случаев, достоверных на уровне $\alpha \leq 10\%$, когда значения выделены курсивом. На достоверность при $\alpha \leq 1\%$ указывает серый фон.

В эту же группу, однако, входит и ряд бореальных видов, проявляющих наибольшую активность в подзоне северной тайги. Это прежде всего *Hylocomium splendens* в сосняках лишайниково- и травяно-зеленомошных, а также багульниковых. О характерном для северной тайги Финляндии *Hylocomium-Myrtillus* Тур (еловых лесов), где позиции *H. splendens* особенно сильны, писали А. Cajander [1921], G. Siren [1955] и А. Kalela [1961]. Сюда же тяготеют *Juniperus communis* s. l. (incl. *J. sibirica*) и *Ptilium crista-castrensis* в сосняках травяно-зеленомошных, *Carex dioica* в вахтовых, *Dicranum drummondii*. Чаще всего наблюдается умеренное влияние климатических факторов на перечисленные виды (r^2 0,5–0,7). Присоединение к данной группе *Salix aurita* – вида с европейским ареалом, расширяющего ценоспектр в южной тайге, – скорее всего случайно.

2. Бореальные микротермы, чьи ценотические позиции усиливаются с севера на юг – в средней и далее в южной тайге. С ростом теплообеспеченности и/или продолжительности безморозного периода их покрытие в пределах региона возрастает. Это континентальные либо нейтральные в отношении фактора океаничности-континентальности таежно-лесные и боровые виды. В сосняках лишайниковых к ним относятся *Festuca ovina*, в лишайниково-зеленомошных – *Pleurozium schreberi*, в зеленомошных – *Dicranum polysetum* (рис. 1, В), *Rosa acicularis*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Goodyera repens*, *Rubus saxatilis* и др., в травяно-зеленомошных – *Brachythecium oedipodium* s. l. (incl. *B. starkei*) и (на уровне тенденций) *Calamagrostis arundinacea*. При этом, однако, наблюдаются лишь слабые или умеренно выраженные (r^2 0,3–0,5) связи. Часть названных видов проявляет себя так же, как гемихионофиты либо термоконтраст-интолерантные виды (см. ниже).

В сосняках зеленомошных и травяно-зеленомошных как микротерм проявляет себя и подрост *Picea abies* s. l., положительно, хотя и не сильно, реагирующий на возрастание температуры воздуха в июле, суммы градусо-дней выше 10 °C и радиационного баланса. Учитывая климальную изменчивость популяций ели на Европейском Севере [Попов, 2005], мы воздерживаемся от выделения конкретных таксонов в составе комплекса *P. abies* s. l. и оцениваем связи для комплекса в целом. В то же время подрост *Pinus sylvestris* демонстрирует ложные отрицательные связи с показателями теплообеспеченности из-за того, что в сосняках черничных он подавляется и вытесняется подростом ели. В северотаежных сосняках воронично-черничных конкурентное давление ослабевает.

В сосняках вахтовых и багульниковых положительная связь покрытия с показателями теплообеспеченности (r^2 0,5–0,6) отмечена у *Sphagnum magellanicum* и у отсутствующей на Кольском п-ове *Chamaedaphne calyculata* – субдоминантов среднетаежной субассоциации ерничково-багульниковых сосняков. Обилие этих видов еще более возрастает в южной тайге [Кучеров, Кутенков, 2012]. Аналогичные связи демонстрируют также *Sphagnum angustifolium* и – с меньшей силой (r^2 0,3) – однолетник *Melampyrum pratense*. Последний является также омброфитом (см. ниже).

3. Частным случаем предыдущего типа выступают бореонеморальные кустарники-субмикротермы, зимой возвышающиеся над снежным покровом и страдающие от обмерзания, как, например, *Frangula alnus* – детерминант среднетаежного варианта молиниевых сосняков. Наблюдаемые при этом корреляции, однако, не слишком сильны (r^2 0,4–0,5), а амплитуда изменений ПП не превышает нескольких процентов или даже долей процента, что может перекрываться погрешностью измерений покрытия.

4. Омброфиты – виды, чье покрытие растет пропорционально сумме осадков теплого периода года. В сосняках черничных в качестве такого вида, значимо (r^2 0,7) реагирующего на «полив», выступает подрост *Picea abies* s. l., наиболее густой в Печорском Предуралье, где уже наблюдаются осадки предвосхождения [Алисов, Полтаураус, 1974]. Аналогичные, но более слабые (r^2 0,3–0,4) связи наблюдаются у гигромезофитов *Alnus incana* и *Aulacomnium palustre*, которым в северотаежных воронично-черничных сосняках обычно не хватает влаги для выживания. В сосняках травяно-зеленомошных омброфитом является луговой вид *Hieracium umbellatum*, в багульниковых – *Melampyrum pratense* и оксилофит *Carex pauciflora* (r^2 0,6–0,7), а в лишайниковых – *Calamagrostis epigeios* (детерминант восточного варианта) и *Diphasiastrum complanatum* (r^2 0,4–0,5). У большинства этих видов омброфильность сочетается с континентальностью (положительные связи с коэффициентом Конрада), в чем можно увидеть упомянутый выше «эффект барьерного подножия» на западном макросклоне Урала [Исаченко, 1985]. У *D. complanatum* связь, видимо, обусловлена потребностью в капельно-жидкой влаге в фазе гаметофита.

5. Бореальные и бореонеморальные гемихионофиты – виды, подверженные зимнему вымерзанию и влиянию весенних заморозков и в силу этого нуждающиеся в более мощном снежном покрове, обеспечивающем лучшую теплоизоляцию зимой и медленнее тающем весной [Geiger, 1957; Walter, 1977; Формозов, 1990;

Stoutjesdijk, Barkman, 1992; Соловьев, 2005]. Зависимость от снежного покрова наиболее характерна для растительности Арктики, но ее можно наблюдать и в лесной зоне. К данной группе относятся многие растения травяно-зеленомошных сосняков. В этих лесах, в силу разреженности древесного полога до 0,5–0,6, при сопоставимой крутизне склонов накапливается больше снега, чем в зеленомошниках, который, однако, весной быстрее тает, особенно на склонах южных экспозиций [Кучко, 1968]. В числе хионофитов особо следует отметить виды на северном пределе ареала, не заходящие либо едва заходящие в северную тайгу. К первым относятся *Convallaria majalis* (рис. 2, А) и *Viola riviniana*, ко вторым (на уровне тенденций, при $\alpha \leq 10\%$) – *Calamagrostis arundinacea*, соответственно детерминанты и доминант травяного покрова в сосняках вейниковых. В данную группу, однако, входят и бореально-лесные мезофиты (*Pyrola minor*, *Fragaria vesca*, *Orthilia secunda* и др.), более широко распространенные в лесах этой группы типов, включая и *Vaccinium myrtillus*. Сила связи r^2 для этих видов составляет 0,4–0,5 (т. е. пределы их продвижения на север в лесах данного типа лишь отчасти обусловлены фактором снежности), для *Brachythecium oedipodium* s. l. – 0,7. *Melampyrum sylvaticum* выступает «ложным хионофитом» как паразитирующий на чернике однолетник, проводящий зиму в виде покоящихся семян.

В меньшей степени бореальные гемихиофиты свойственны другим группам ассоциаций сосновых лесов. В зеленомошниках к подобным видам относятся *Dicranum polysetum* (с наибольшими значениями ПП в лесах южной Карелии), *Rubus saxatilis* (чья зависимость от снежного покрова проявляется в горных лесах Лапландии) и *Goodyera repens* (r^2 0,3–0,5), в сосняках лишайниково-зеленомошных – *Pleurozium schreberi*, в багульниковых – *Sphagnum magellanicum*. У последних двух видов связи выражены пренебрежимо слабо (r^2 0,3). В сосняках лишайниковых, несмотря на разреженный древесный полог и мощный снежный покров, гемихиофиты не выявлены – возможно, потому, что сообщества приурочены к выровненным участкам, и снеготаяние там по сравнению с травяно-зеленомошными типами продолжается на одну-две недели дольше.

В зоне широколиственных лесов известны также неморальные хионофиты типа *Ranunculus cassubicus* [Lippmaa, 1940; Юрцев, 1951].

6. Термоконтраст-толерантные виды, подверженные негативному воздействию аномалий и резких (суточных) перепадов температуры, в частности летней, и влажности. К данному типу относится абсолютное большинство ге-

микрофильных видов группы **1** (см. выше), выражено (r^2 0,5–0,8) зависимых от амплитуд июльских температур воздуха и почвы. По-видимому, распространение этих видов может быть напрямую ограничено влиянием экстремальной жары [Dahl, 1998]. К названным видам примыкает и *Molinia caerulea* (доминант и детерминант субассоциации молиниевых сосняков) – субатлантический гигромезофит на северо-восточном пределе европейской части ареала с негативной зависимостью от годовой амплитуды температур на почве (рис. 2, В), при этом реагирующий на экстремумы именно летних температур, приводящие к засухе. В данном случае имеет место также проявление «закона выравнивания среды» [Матвеева, 1998]: тяготение вида близ границы ареала к местообитаниям со сглаженными амплитудами лимитирующих факторов. Это объясняет переход молинии из-под полога леса на луга по берегам крупных озер на юго-западе Архангельской области.

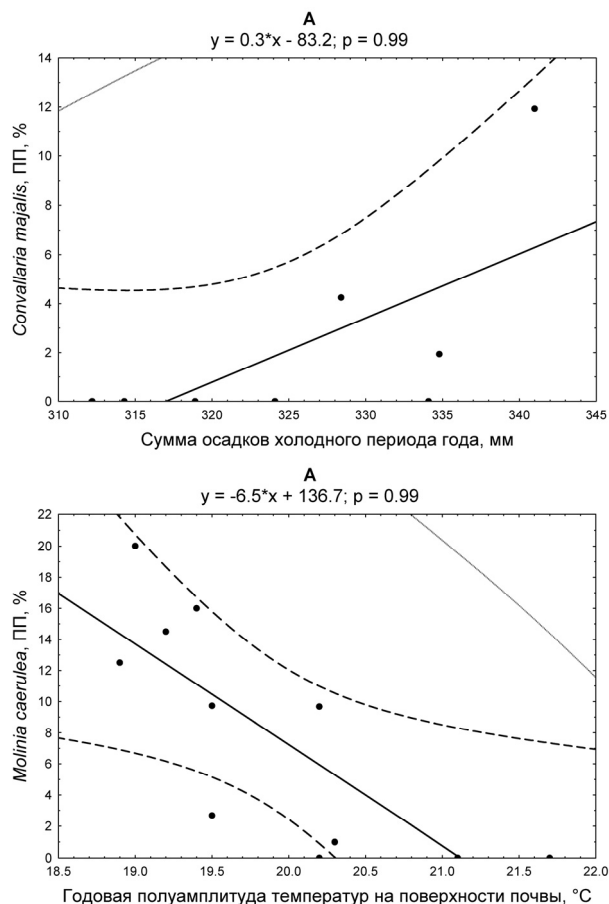


Рис. 2. А: Зависимость ПП *Convallaria majalis* (бореонеморальный гемихиофит) в сосняках травяно-зеленомошных от мощности снежного покрова, выраженной как сумма осадков холодного периода года (ноябрь–март). В: Зависимость ПП *Molinia caerulea* (термоконтраст-интолерантный вид) в сосняках дернистоосоковых сфагновых от среднегодовой полуамплитуды температур на поверхности почвы. Обозначения как на рис. 1

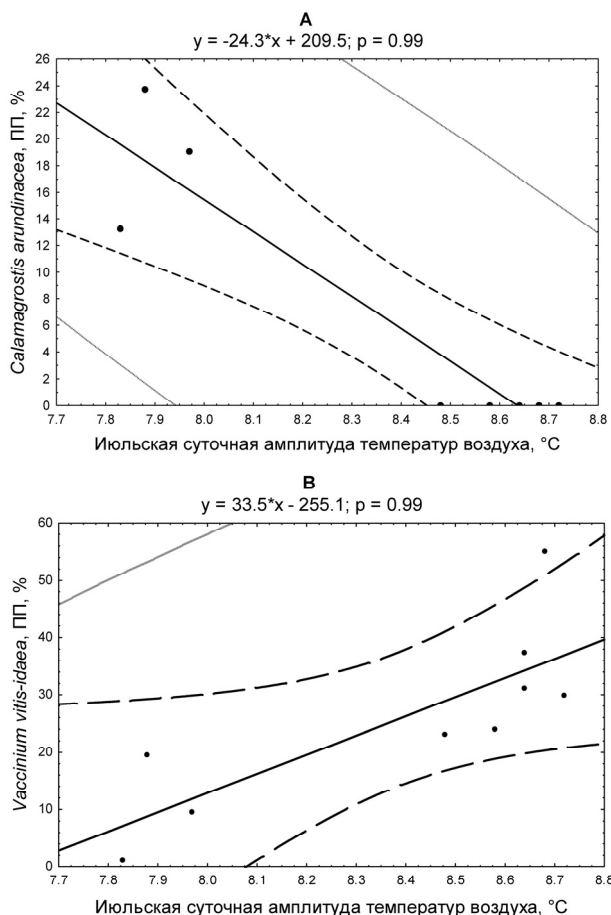


Рис. 3. Замещение доминанта травяно-кустарничкового яруса в сосняках травяно-зеленомошных (вейниковых и костянично-брусничных) при возрастании суточной амплитуды температур воздуха в июле. **А** – *Calamagrostis arundinacea* (термоконтраст-интолерантный вид); **В** – *Vaccinium vitis-idaea* (термоконтраст-толерантный вид). Обозначения как на рис. 1

Другая большая группа термоконтраст-интолерантных видов выявляется в травяно-зеленомошных сосняках. Это бореальные и борео-неморальные лесные (реже луговые) мезофиты, страдающие от иссушения в жару, особенно на прогреваемых и хорошо дренированных южных склонах [Микроклимат..., 1967]. Наиболее сильные зависимости такого рода отмечены у *Calamagrostis arundinacea* ($r^2 0,7-0,9$; рис. 3, А), завядание листьев которого в сильный зной автор не раз наблюдал в заповеднике «Кивач», а также у *Avenella flexuosa* и *Oxalis acetosella* ($r^2 0,6-0,8$). Известно, что северо-западная граница ареала *O. acetosella* в Европе совпадает с нулевой изолинией индекса засушливости (разности потенциального испарения и суммы осадков самого сухого месяца лета), а граница массового распространения – с изолинией +5 мм [Dahl, 1998]. Связи умеренной силы ($r^2 0,5-0,6$) наблюдаются у *Convallaria majalis* и *Viola riviniana*

(которые являются также гемихионофитами), *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Goodyera repens*, *Orthilia secunda*, *Knautia arvensis*, из кустарников – у *Rosa majalis*, *Daphne mezereum*, *Sorbus aucuparia*. В широколиственных лесах Эстонии аналогичная группа видов описана Т. Lippmaa [1940].

Не менее значимое влияние на рассматриваемые виды должны оказывать и перепады весенних (апрельских и майских) температур в сторону отрицательных значений, что также может приводить растения к гибели от потери влаги, но уже из-за внутритканевой кристаллизации льда. Эти связи нами пока не прослежены.

7. Группа, противоположная предыдущей, – термоконтраст-толерантные континентальные виды, устойчивые к экстремумам и перепадам температур. Наиболее ярко эти свойства проявляются у *Equisetum palustre* (мочажинного гигрофита с обширным циркумбореально-полюсным ареалом) в сосняках хвощовых сфагновых ($r^2 0,7-0,8$), а также у *Vaccinium vitis-idaea* ($r^2 0,6-0,7$), *Rosa acicularis* и *Cladina arbuscula* s. l. ($r^2 0,5$) в травяно-зеленомошных. Характер зависимости доминанта приземного яруса от амплитуды летних температур отчасти определяет региональное замещение сосняков вейниковых костянично-брусничными. *Calamagrostis arundinacea*, доминирующий в вейниковых сосняках юга Карелии и юго-запада Архангельской области, исчезает в сосняках костянично-брусничных бассейнов Двины и Печоры одновременно с превышением суточной амплитудой температур воздуха в июле размаха в 8 °C (см. рис. 3, А). В то же время ПП *Vaccinium vitis-idaea* возрастает от < 20 % в сосняках вейниковых до 20–35 (50) % в костянично-брусничных, где суточный ход июльских температур превышает 8,5 °C (рис. 3, В). В абсолютном выражении наблюдаемые различия амплитуд очень невелики. Однако и они оказываются существенными для *Calamagrostis arundinacea* близ северной границы его ареала, где этот вид зависим также от продолжительности безморозного периода и от мощности снежного покрова. В то же время в южной тайге Европейской России или в сибирской подтайге вейник выдерживает гораздо более значительные перепады температур. Это может либо считаться еще одним проявлением «закона выравнивания среды», либо объясняться региональными отличиями экологических требований и толерантности вида на разном физико-географическом фоне; возможно, справедливы оба объяснения.

В сосняках лишайниково-зеленомошных термоконтраст-толерантным выступает *Calamagrostis epigeios* ($r^2 0,5-0,6$), в зеленомошных – *Rosa acicularis*, *Equisetum sylvaticum*

(детерминанты «восточного» варианта сосняков воронично-черничных), *Hylocomium splendens* (доминант мохового яруса), *Luzula pilosa*, подрост *Picea abies* s.l., в багульниковых – *Vaccinium uliginosum* (субдоминант в ярусе кустарничков; r^2 0,3–0,5). О континентальных омброфитах сказано выше.

Несмотря на обилие представителей в группах **6** и **7**, их все же недостаточно, чтобы на этой основе выделить в сосняках Европейского Севера океанические и континентальные флористические комплексы, подобные прослеженным в тундрах Гренландии [Böcher, 1954] или Чукотки [Юрцев и др., 1978].

8. Климатически нейтральные виды, для которых в пределах изучаемого региона даже на уровне тенденций не наблюдается зависимостей от учтенных факторов макроклимата (не приводятся в табл. 2). В эту группу попали многие бореальные виды вдали от границ ареалов, при этом находящиеся в условиях, близких к своему экоценотическому оптимуму, когда наблюдаемые постоянство и покрытие видов максимальны. К ним, в частности, относятся: *Vaccinium vitis-idaea*, *Cladina rangiferina* s.l., *C. stellaris* и подрост *Pinus sylvestris* в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных; *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Ptilium crista-castrensis* – в зеленомошных; *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Carex digitata*, *Rhytidadelphus triquetrus* – в травяно-зеленомошных; *Equisetum sylvaticum* и *Sphagnum girgensohnii* – в хвощовых сфагновых; *Bistorta major* – в дернистоосоковых сфагновых; *Ledum palustre* – в багульниковых; *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, большинство болотных видов *Carex*, *Sphagnum fallax* и другие мочажинные виды – во всех типах заболоченных сосняков.

Влияние ценотического окружения на зависимость вида от факторов макроклимата

Как видно из сказанного выше, многие виды растений неодинаково реагируют на изменения климатических факторов в различных группах ассоциаций сосновых лесов. Как правило, вблизи от эколого-ценотического оптимума бореальные виды не реагируют на наблюдаемые изменения, тогда как в периферических частях ценоспектра могут наблюдаться зависимости, противоположные по знаку. Так, *Vaccinium myrtillus*, субокеанический вид, нейтральный в сосняках зеленомошных, выступает холодолюбивым «северным» растением в лишайниковых и, напротив, теплозависимым «южным» – в багульниковых (рис. 4, А). Последнее объясняет

частичное замещение *V. myrtillus* на более континентальную *V. uliginosum* в чернично-багульниковых сфагновых сосняках Двино-Печорского региона [Кучеров, Кутенков, 2012] и Лапландии. При среднегодовой температуре воздуха от -2 до $-1,5^\circ\text{C}$ *V. uliginosum* преобладает над *V. myrtillus* в среднем на 10 % ПП (рис. 4, В). При переходе значений фактора через $0,2^\circ\text{C}$ позиции видов выравниваются; далее в интервале среднегодовых температур $0,5$ – 2°C *V. myrtillus* преобладает над *V. uliginosum* в среднем на 3–5 %. Наконец, в травяно-зеленомошных сосняках черника проявляет себя умеренным гемихионофитом. Здесь, в сравнении с зеленомошниками, из-за снижения сомкнутости полога возрастает весенняя инсоляция, при этом меньше подрост ели, замедляющего снеготаяние. Тенденция к хионофильности черники наблюдается также у верхней границы леса и (в еще большей степени) в горных тундрах Лапландии. В лишайниковых сосняках, однако, такой зависимости не прослежено.

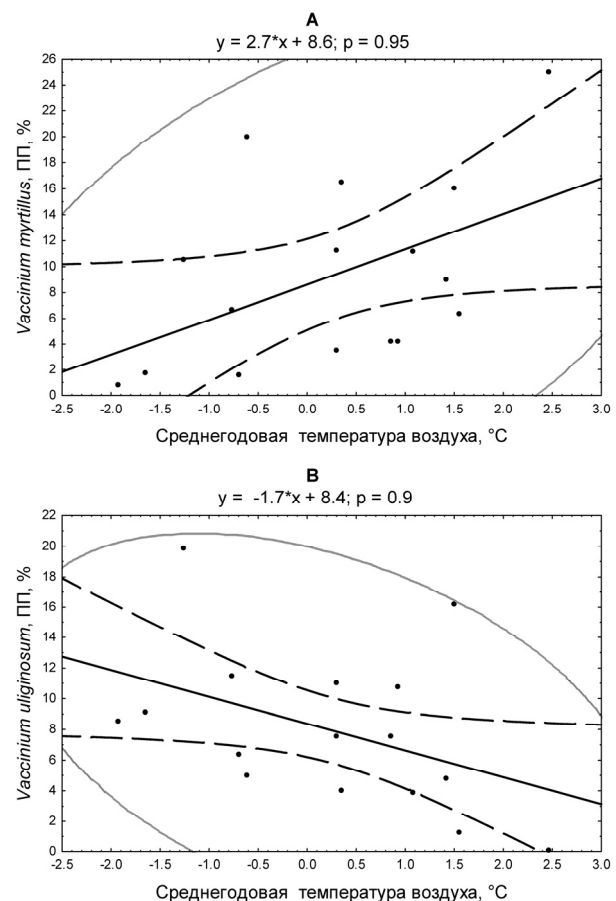


Рис. 4. Частичное замещение субдоминанта кустарничкового яруса в сосняках чернично-багульниковых сфагновых в зависимости от среднегодовой температуры воздуха. **А** – *Vaccinium myrtillus* (микротерм), **В** – *V. uliginosum* (субгекистотерм). Обозначения как на рис. 1

Другой аналогичный пример демонстрирует *Hylocomium splendens*. В сосняках лишайниково-зеленомошных, где его ценотические позиции в целом слабы, он термоконтраст-интолерантный вид, зависимый от перепадов летних температур. В то же время в зеленомошниках, где вид входит в число доминантов, он устойчив к воздействию данного фактора.

Calluna vulgaris, растение с субатлантическим типом ареала, в сосняках лишайниковых и багульниковых выступает нейтральным видом (возможно, в силу недостатка собранных нами данных). В сосняках лишайниково-зеленомошных и молиниевых вереск проявляет себя как «северный», холодостойкий, но термоконтраст-интолерантный вид, что отчасти объясняет его исчезновение в наиболее континентальном секторе региона – бассейне р. Печоры. В сосняках зеленомошных, где ценотические позиции вереска существенно ослаблены, он, напротив, представляется «южным» видом с положительной зависимостью от факторов теплообеспеченности, что на деле может объясняться его негативной реакцией на затенение со стороны елового подроста и черники.

Реже наблюдается обратная закономерность, когда вид более уязвим в условиях, ценотически оптимальных для него, нежели на периферии ценоспектра. Это можно наблюдать на примере *Calamagrostis arundinacea* на северной границе ареала. Доминируя в вейниковых сосняках карельской и кенозерской средней тайги, он «платит» за повышенный уровень освещенности и минерального богатства почвы зависимостью от мощности снежного покрова и амплитуд летних температур. В то же время в сосняках вейниково-черничных зеленомошных, где покрытие вейника составляет не более 5–10 %, вид защищен от негативного воздействия этих факторов – как пологом сосны большей сомкнутости, так и густым подростом ели, выравнивающим амплитуды температур и замедляющим таяние снега. Под пологом черничных сосняков и ельников этот вид, зачастую малообильный и не достигающий цветения, продвигается на 1–2 градуса широты дальше на север, заходя и в северную тайгу [Кучеров, 2013], где леса вейникового типа крайне редки и представлены лишь осинниками на южных склонах либо вовсе отсутствуют.

Подобные примеры, однако, редки. Гораздо чаще вид близ пределов своего распространения единообразно (притом сильно) реагирует на климатические факторы во всех типах сообществ, где он произрастает, как это мы наблюдаем на примере *Empetrum nigrum* s. l. и других субгекистотермов на южной границе ареала.

Заключение

1. Наиболее сильные зависимости от климатических факторов в сосняках средней и северной тайги наблюдаются у гипоарктических, аркто- и гипоарктобореальных гемикриофитов (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion* и др.), особенно близ южных границ их ареалов (*Empetrum nigrum* s. l., *Betula nana*, *B. czerepanovii*, *Arctous alpina*, *Ptilidium ciliare*, *Nephroma arcticum* и др.). На втором месте оказываются бореальные и бореонеморальные лесные мезофиты, зависящие от перепадов летних температур при снижении сомкнутости древесного полога (*Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*, *Convallaria majalis*, *Viola riviniana* и др.).

2. Влияние макроклимата на растения ослабевает по градиенту влажности почвы. Наибольшее число видов, зависимых от климатических факторов (соответственно не менее 14 и 26) выявлено в сосняках лишайниковых (наиболее сухих) и травяно-зеленомошных (хорошо дренированных и осветленных), наименьшее (3–4) – в вахтовых (сильнее всего заболоченных) и хвощовых сфагновых. В этом проявляется «сглаживающее» влияние обводненности экотопов на климатические различия.

3. Многие виды неодинаково реагируют на изменения климатических факторов в различных группах ассоциаций сосновых лесов. Для видов, находящихся вдали от границ своих ареалов, более характерна нейтральность по отношению к факторам макроклимата вблизи от эколого-ценотического оптимума и проявление связей, противоположных по знаку, в периферических частях ценоспектра. Виды близ границ ареалов могут либо проявлять большую устойчивость на периферии ценоспектра, нежели в условиях, ценотически оптимальных для них в глубине ареала, либо (чаще) единообразно реагировать на изменения факторов макроклимата во всех населяемых типах сообществ.

4. Большинство закономерностей широтного и долготного замещения синтаксонов сосновых лесов в пределах средней и северной тайги Европейской России подтверждается на видовом уровне благодаря наблюдаемым зависимостям доминантов и детерминантов приземных ярусов от факторов макроклимата. Отсутствие подтверждения (случай *Calluna vulgaris* в сосняках лишайниковых) может объясняться недостатком данных либо тем, что причиной замещения являются факторы, напрямую не связанные с климатом, – прежде всего ландшафтно-литологические, – которые еще предстоит установить.

Сформулированные выше закономерности пока предварительны. Они подлежат проверке на других формациях – как зональных (ельники), так и интразональных (например, пойменные ивняки), – и типах растительности (тундровом, луговом), а кроме того – на более обширных территориях, с привлечением данных хотя бы по южной тайге Европейской России. В перспективе необходим охват большего числа зональных и меридиональных выделов. В другом географическом масштабе или просто на другой территории те же самые виды могут демонстрировать иные зависимости от тех же климатических факторов. Приведенные в тексте связи конкретных видов растений с параметрами макроклимата корректны лишь для сосновых лесов Европейского Севера.

Автор признателен к. г.-м. н. В. И. Горному (НИИЦЭБ РАН) за ознакомление с базой данных *eosweb.larc.nasa.gov*; д. б. н., проф. В. И. Василевичу; д. б. н. В. В. Горшкову (БИН РАН); д. б. н., проф. Д. И. Назимовой (ИЛ СО РАН) и д. б. н. С. В. Дегтевой (ИБ КомиНЦ УрО РАН) за ценные замечания и методические консультации в процессе подготовки и написания статьи.

Литература

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1974. 299 с.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 327 с.
- Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28–39.
- Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.
- Кучеров И. Б. Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2013. Вып. 61. С. 159–217.
- Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2012. № 3 (19). С. 46–80.
- Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 6. С. 733–763.
- Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 1. С. 16–32.
- Кучко А. А. Снежный покров в лесах заповедника «Кивач» и его влияние на промерзание и оттаивание почвы // Тр. заповедника «Кивач». Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во, 1968. Вып. 1. С. 159–171.
- Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.
- Мелехов И. С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-ть, 1980. 480 с.
- Микроклимат СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1967. 286 с.
- Морозова О. В., Коротков В. Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.
- Назимова Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63–71.
- Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
- Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 276 с.
- Соловьев А. Н. Биота и климат в XX столетии. М.: Пасва, 2005. 288 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965а. 359 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 2. Мурманская область. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965б. 144 с.
- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. 2-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.
- Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1990. 287 с.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 991 с.
- Юрцев Б. А. Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетников подмосковных широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 4. С. 80–85.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.
- Cajander A. K. Über Waldtypen in allgemeinen // Acta Forest. Fenn. 1921. Vol. 20. N 1. 41 S.
- Böcher T. W. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København: C. A. Reitzels Forlag, 1954. 336 p.
- Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulßen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobot. 1992. Bd. 18. S. 1–258.
- Geiger R. The climate near the ground. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1957. 494 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1–85.
- Kalela A. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 65–83.

Lippmaa T. A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest // Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuens. 1940. Vol. 6. Fasc. 4. P. 1–56.

NASA surface meteorology and solar energy // <http://eosweb.larc.nasa.gov> от 15.05.2006.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology // Acta Forest. Fenn. 1955. Vol. 62. 408 p.

Stoutjesdijk P., Barkman J. J. Microclimate, vegetation and fauna. Uppsala: Opulus Press, 1992. 205 p.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. N 6. P. 1–123.

Walter H. Vegetationszonen und Klima. 3 Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1977. 309 S.

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, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: atragene@mail.ru
тел.: (812) 5542552

Kucherov, Ilya

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