УДК 581.526.426.2: 58.056 (470.1)

ЛИНЕЙНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ СОСТАВА И ОБИЛИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ОТ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ЕЛЬНИКАХ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

И.Б. Кучеров

Ключевые слова
еловые леса
климатические факторы
корреляционный анализ
широтная зональность
континентальность
субгекистотермы
микротермы
средняя и северная тайга
Европейская Россия

Аннотация. Проведен анализ зависимостей состава и обилия видов растений в ельниках средней и северной тайги Европейской России от климатических факторов по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки с использованием корреляционного анализа. Подтверждены основные типы зависимости видов от теплообеспеченности лета, а также от океаничности/континентальности климата, отличия подобных зависимостей для одних и тех же видов в различных группах ассоциаций еловых лесов, а также в ельниках сравнительно с сосняками.

Поступила в редакцию 05.10.2014

Введение

Средняя и северная тайга Европейской России, несмотря на физиономическое единство ее растительности, при ближайшем рассмотрении оказывается неоднородной с точки зрения климата. Помимо общепринятого широтного деления тайги на подзоны, 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 северо-восток. Возникает вопрос о реакции лесных растений на географически обусловленные изменения значений параметров макроклимата.

Ранее с использованием доминантно-детерминантного метода (Василевич, 1995) нами были классифицированы сосновые (из *Pinus sylvestris*) леса рассматриваемого региона. При этом для многих ассоциаций и синтаксонов подчиненного ранга удалось установить закономерности их широтного и долготного распространения, включая наличие географически замещающих единиц. Эти закономерности подтвердились и на уровне видов, включая доминантов и детерминантов приземных ярусов соответствующих сообществ (Кучеров, 2013).

Настоящая публикация продолжает обсуждение вопроса о реакции лесных растений на географически обусловленные изменения значений климатических факторов и посвящена растениям еловых (из *Picea abies* s. l.) лесов – зональной формации европейской тайги. Ель, как и другие темнохвойно-таежные лесообразователи, – мощный эдификатор, существенно изменяющий и при этом выравнивающий условия внешней среды под пологом сообществ, которые она формирует (Ткаченко, 1952; Кучко, 1968; Мелехов, 1980). Тем не менее, в еловых лесах средней и северной тайги Европейской России выявляется намного больше видов растений, статистически достоверно реагирующих на изменения параметров макроклимата, нежели в аналогичных сосновых (Кучеров, 2013). Одна из причин тому – более высокий уровень видового разнообразия в сообществах ельников, особенно травяной группы ассоциаций.

© 2015 *Кучеров И.Б.*

Кучеров Илья Борисович, канд. биол. наук, с.н.с. лаб. общей геоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН; 197376, Россия, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2; atragene@mail.ru

Одной из целей публикации является проверка и уточнение положений о характере и типах зависимостей растений в бореально-лесных сообществах от факторов макроклимата, ранее выдвинутых на материале сосновых лесов. Другая цель – выявление и объяснение возможных отличий подобных зависимостей у одних и тех же видов в различных группах ассоциаций ельников, а также при сравнении ельников и сосняков.

Непосредственное влияние климата на отдельные виды лесных растений сравнительно детально изучено лишь для лесообразующих видов деревьев (Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980; Пузаченко, Скулкин, 1981). Для растений приземных ярусов леса в основном существуют лишь обобщенные оценки их зависимости от климатических факторов в виде фитоиндикационных шкал (Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1992), как правило, без привязки к конкретным синтаксонам. Многочисленные работы, связанные с проблемой глобального потепления, обычно также анализируют влияние климатических факторов на растения конкретных видов без учета их ценотического окружения (Соловьев, 2005). В связи со сказанным, при анализе зависимостей растений от климатических факторов мы стремимся 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 1730 геоботанических описаний еловых лесов, выполненных автором при участии его товарищей по экспедициям в 1996-2010 гг. в различных регионах средней и северной тайги Европейской России, частично также взятых из литературы (Катенин, 1972; Морозова, Коротков, 1999). Всего учтены данные по 15 географическим пунктам, из них 1 в Мурманской обл. (Лапландский заповедник), 3 в Республике Карелия (заповедник «Кивач», Костомукшский заповедник и южный берег губы Чупа), 7 в Архангельской обл. (южная (лекшмозерская) и северная (кенозерская) части Кенозерского национального парка, зеленая зона г. Онега, район п. Красный Бор в верховьях р. Кулой, восточная часть Пинежского заповедника с его охранной зоной, район п. Богдановский в среднем течении р. Устьи и п. Урдома в низовьях р. Вычегды) и 4 в Республике Коми (Якшинский и Верхнепечорский участки Печоро-Илычского заповедника, районы п. Нижний Одес и стационара «Сивая Маска»). Из числа названных пунктов 7 расположены в средней, 8 – в северной тайге.

Описания, отобранные для классификации, выполнены в лесах VI и более классов возраста, преимущественно на заповедных территориях либо в труднодоступных районах, мало посещаемых людьми. Описания молодых и средневозрастных, а также явно нарушенных (со следами рубки или пожара) лесов исключены из рассмотрения.

Классификация растительности выполнена с использованием программы IBIS 6.2 (Зверев, 2007) и доминантно-флористического метода, предполагающего уточнение объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов (Василевич, 1995). Для каждого из обследованных пунктов выделены следующие группы ассоциаций еловых лесов: 1) черничные и вороничнo-черничные (Василевич, 2004 б; Кучеров и др., 2010), 2) кисличные и папоротничковые (Василевич, Бибикова, 2004 б; Кучеров и др., 2010), 3) аконитовые и гераневые (Василевич, 2004 а; Kucherov, 2008; Кучеров, 2012), 4) таволговые (Василевич, 2004 а; Кучеров и др., 2010; Кучеров, 2012), 5) хвощовые сфагновые, 6) черничные сфагновые (Василевич, Бибикова, 2004 а; Кучеров и др., 2010), 7) вахтовые сфагновые (Кучеров и др., 2010). Ельники брусничные, вейниковые, сфагново-зеленомошные и багульниковые сфагновые (Кучеров и др., 2010) в статье не рассматриваются, так как представлены в слишком малом (< 10) числе обследованных пунктов.

Обилие видов растений учтено через их проективное покрытие (ПП). Чтобы миними-

зировать случайное варьирование, проективные покрытия видов усреднены по группам ассоциаций и географическим пунктам. Каждому из последних сопоставлена координатная ячейка (градус широты на градус долготы) в базе данных глобальной спутниковой метеосъемки NASA SSE с метеорологическими параметрами, усредненными за 22 года наблюдений (1983-2005 (NASA…, 2006)). Данным спутниковой съемки отдано предпочтение перед материалами климатических справочников ввиду строгой непрерывности сети наблюдений, единообразия измеряемых параметров, а также приближенности во времени к моменту выполнения описаний. В предыдущей публикации, посвященной влиянию климата на растения сосновых лесов (Кучеров, 2013), учитывалось 16 климатических факторов. После анализа корреляционных зависимостей между самими факторами, число их удалось снизить до 5, а именно:

1. Сумма превышений температур над 10 °C в дни со среднесуточными температурами воздуха выше 10 °C («сумма градусодней выше 10 °C»). Этот фактор тесно связан с традиционной для отечественной климатологии суммой эффективных температур выше 10 °C, поскольку входит в ее состав как наибольше из слагаемых (Кучеров, 2013), и потому должен являться фактором прямого действия для многих видов, зависящих от теплообеспеченности лета (Du Rietz, 1921; Микроклимат СССР, 1967; Алисов, Полтараус, 1974; Larcher, 1976; Walter, 1977; Dahl, 1998). С этим фактором тесно связаны средняя температура воздуха июля (коэффициент силы влияния фактора $r^2 = 0.8$), среднемноголетняя дневная амплитуда температур воздуха в июле, а также сумма осадков холодного периода года, являющаяся косвенным индикатором мощности снежного покрова (в обоих случаях $r^2 = 0.5$);

2. Число дней в году со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °C. Данный фактор тесно связан с традиционно учитываемой в отечественной агрометеорологи продолжительностью безморозного периода (Ткаченко, 1952; Микроклимат СССР, 1967; Алисов, Полтараус, 1974), хотя и несколько отличается от последней в большую сторону, поскольку не позволяет напрямую учитывать напочвенные заморозки. С этим фактором коррелируют средняя температура воздуха января ($r^2 = 0.8$), среднегодовая температура воздуха ($r^2 = 0.9$) и среднемноголетние суточные амплитуды температур воздуха в апреле и в мае ($r^2 = 0.5$-0.6);

3. Рассчитанный на основе данных, содержащихся в базе NASA SSE, радиационный баланс для усредненного месяца года:

$$R = Q(1-\alpha) - (I - W), \qquad (1)$$

где Q – суммарная коротковолновая солнечная радиация (сумма прямой и рассеянной приходящей солнечной радиации); α – альбедо (отражательная способность земной поверхности для суммарной радиации); W – поглощаемое поверхностью Земли длинноволновое противоизлучение атмосферы; I – собственное эффективное длинноволновое излучение единицы площади земной поверхности (Будыко, 1977). Величину I можно рассчитать по формуле для излучения абсолютно черного тела согласно закону Стефана-Больцмана:

$$I = \sigma T^4, \qquad (2)$$

где σ – постоянная Стефана (8.14 ккал/(см^2 × мин × град^4)); T – абсолютная температура участка поверхности Земли в градусах Кельвина (Алисов, Полтараус, 1974).

Индекс радиационной сухости М.И. Будыко (1977), учитывающий, помимо радиационного баланса, также испаряемость с единицы земной поверхности, очень тесно ($r^2 = 0.9$) связан с величиной радиационного баланса и не требует независимого учета, поскольку территория северной и средней тайги Европейской Росси относится к области гумидного климата с повсеместно избыточной влагообеспеченностью (Walter, 1968, 1977; Алисов, Полтараус, 1974).

4. Для оценки степени океаничности/континентальности климата рассчитан коэффициент континентальности В. Конрада:

$$K = 1.7A/\sin(\varphi+10°) - 14, \quad (3)$$

где A – средняя годовая амплитуда температур воздуха, φ – географическая широта местности (Tukhanen, 1980; Поликарпов и др., 1986; Назимова, 1995).

5. В качестве фактора, успешно дополняющего коэффициент Конрада при оценке континентальности климата, избрана годовая полуамплитуда температур на поверхности почвы (NASA…, 2006). Амплитуды значений факторов сведены в табл. 1.

От оценки влияния амплитуд температур воздуха (Кучеров, 2013) мы воздерживаемся вплоть до накопления большего объема данных, поскольку эти факторы наиболее значимо проявили себя в наименьших по объему, притом неравновесных выборках, распределение величин в которых заведомо не соответствует нормальному.

Таблица 1. Амплитуды значений климатических факторов на севере Европейской России
Amplitudes of values of climatic factors in the north of European Russia

Фактор	Размерность	Амплитуды значений факторов					
		1	2	A	B	C	В целом
n		7	8	4	7	4	15
ΣT>10	°C	388–595	208–471	208–484	451–595	245–468	208–595
Σd>0	дн.	143–175	141–167	141–175	159–172	120–153	120–175
R	ккал/(см^2×мес.)	3.2–3.4	2.3–3.2	2.4–3.2	3.2–3.4	2.3–3.4	2.3–3.4
Δt ann	°C	19.5–22.1	18.9–22.8	18.9–19.9	20.2–21.1	21.6–22.8	18.9–22.8
K	б/р	35.6–45.6	32.2–45.9	32.2–36.0	37.3–40.7	44.1–45.9	32.2–45.9

Прим. Среднемноголетние значения климатических факторов по данным eosweb.larc.nasa.gov (NASA…, 2006) или рассчитанные на их основе: ΣT>10 – сумма превышений над 10 °C в дни с температурами воздуха выше 10 °C («градусо-дней выше 10 °C»); Σd>0 – число дней в году со средней температурой воздуха выше 0 °C; R –радиационный баланс (Будыко, 1977) для усредненного месяца года; Δt ann – среднегодовая полуамплитуда температур на поверхности почвы; K – коэффициент континентальности В. Конрада (Tukhanen, 1980; Назимова, 1995); 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

Для оценки зависимостей проективного покрытия видов от перечисленных выше факторов, с помощью программы STATISTICA 7 рассчитаны коэффициенты корреляции (r) и установлены уравнения линейных регрессий. Гипотеза линейности принята в силу того, что анализируемую территорию не пересекают границы зонального либо провинциального ранга (Александрова, Юрковская, 1989). Расчеты велись отдельно для каждой из групп ассоциаций, чтобы косвенным образом учесть влияние особенностей микроклимата, свойственного соответствующим типам сообществ и местообитаний. Известно, что различия значений факторов микроклимата между сообществами разных типов растительности по величине могут быть сопоставимы с зональными (Geiger, 1957; Stoutjesdijk, Barkman, 1992). Для отдельных групп ассоциаций в пределах единой таежно-лесной формации масштаб различий менее выражен, однако пренебрегать последними нельзя все равно (Ткаченко, 1952; Кучко, 1968; Чертовской, 1978).

Несмотря на небольшой объем анализируемых выборок, с числом географических пунктов n = 12-15 для разных групп ассоциаций, предпочтение все же отдано параметрическим критериям, позволяющим более надежно оценить силу влияния оцениваемых факторов сравнительно с непараметрическими (Василевич, 1969; Шмидт, 1984). Следует, однако, отдавать себе отчет, что при данном объеме выборок абсолютные значения коэффициентов регрессии могут быть неустойчивы и в силу этого непригодны для целей прогноза (Лакин, 1980).

Результаты корреляционного анализа сведены в табл. 2. Ввиду большого объема мате-

риала, данные в таблице приводятся не полностью; как правило, даны лишь те виды и связи, для которых значения r^2 составляют не менее 0.5; указания на слабые связи приводятся в тексте.

Номенклатура сосудистых растений приводится по сводке С.К. Черепанова (1995), листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников – по O. Vitikainen et al. (1997). При отнесении всех европейских таежных популяций ели к единому комплексу *Picea abies* s. l. мы следуем П.П. Попову (2005). Экологическая характеристика диагностических групп видов по их реакции на климатические факторы дана с учетом фитоиндикационных шкал Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1992). Данные о распространении сосудистых растений приводятся для внетропической области Северного полушария (Hultén, Fries, 1986). Границы подзон таежной зоны в Европейской России приняты по В.Д. Александровой и Т.К. Юрковской (1989).

Зависимость видов растений в еловых лесах от теплообеспеченности лета

Исходя из наблюдаемых закономерностей широтного распределения видов (Hultén, Fries, 1986) и накопленной суммы знаний о географической структуре флор и ценофлор таежной зоны Северного полушария (Толмачев, 1973; Юрцев, 1967, 1968, 1974, и др.; Юрцев, Камелин, 1991), мы вправе предположить, что негативную зависимость от факторов теплообеспеченности лета и/или продолжительности безморозного периода будут демонстрировать субгекистотермы (Du Rietz, 1921), т. е. гипоарктические, гипоарктомонтанные и арктобореальные виды, в пределах рассматриваемой зональной полосы находящиеся вблизи от южных границ своих ареалов. Напротив, позитивную зависимость от этих факторов будут проявлять микротермы (Du Rietz, 1921) – бореальные виды из состава «свиты» ели (Толмачев, 1954), распространяющиеся вместе с последней с юга, – а также бореонеморальные субмикротермы (Du Rietz, 1921), находящиеся вблизи от северных пределов своего распространения. Наконец, виды, широко распространенные в пределах таежной зоны с севера на юг и находящиеся вблизи от своего экологического оптимума, видимо, будут нейтральны по отношению к факторам теплообеспеченности, т. е. рассчитанные для них значения r и r^2 будут недостоверны.

1. Как видно из Табл. 2, наибольшее число сильных (r^2 0.8-0.9) негативных зависимостей наблюдается между покрытием гипоарктических и арктобореальных субгекистотермов и радиационным балансом, непосредственно характеризующим приход лучистой и тепловой энергии на единицу площади в единицу времени (Будыко, 1977), что напрямую влияет на зональное распределение холодолюбивых видов. Подобные связи отмечены у *Vaccinium uliginosum* и *Nephroma arcticum* в ельниках черничных, воронично-черничных, аконитовых и гераневых, также у *Empetrum nigrum* s. l. в хвощовых сфагновых и мелкопапоротничковых, *Betula nana* в хвощовых и вахтовых сфагновых. К этой же группе видов примыкают и некоторые более широко распространенные бореальные виды с северным «центром тяжести» ареала: *Cladina rangiferina* s. l. в ельниках черничных и (на приствольных повышениях) аконитовых, *Juniperus communis* s. l. (incl. *J. sibirica*) в мелкопапоротничковых и кисличных, *Listera cordata, Moneses uniflora* и *Dicranum majus* в аконитовых и таволговых, *Carex dioica* и *C. vaginata* в вахтовых. В лесах аконитового и гераневого типов связи подобной силы характерны также для гипоарктических растений приручейных ельников крайнесеверной тайги Кольского п-ова и (в меньшей степени) северной Карелии, Архангельской обл. и Республики Коми, находящихся вблизи от южной границы своего ареала, проходящей в пределах подзоны северной тайги. Это *Salix glauca, S. hastata, S. lanata, Ribes acidum*, *Anthoxanthum alpinum, Alchemilla glomerulans, Epilobium hornemannii, Chamaepericlymenum suecicum, Pedicularis lapponica, Omalotheca norvegica, Cicerbita alpina, Barbilophozia hatcheri*.

Негативные зависимости умеренной силы (r^2 0.5-0.7) между покрытием и радиационным

балансом наблюдаются у меньшего числа субгекистотермов. Таковы, в частности, *Betula czerepanovii* во 2-м подъярусе древостоя ельников черничных сфагновых, *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus* в ельниках хвощовых сфагновых, *Eriophorum polystachion* в вахтовых. Гораздо большее число подобных связей отмечено для бореальных видов с северотаежным «центром тяжести» ареала. В ельниках кисличных, мелкопапоротничковых, аконитовых и гераневых подобным образом проявляют себя бореальные *Salix myrsinifolia* s. l. (incl. *S. borealis*), *Avenella flexuosa, Geranium sylvaticum* s. l., *Barbilophozia lycopodioides, Rhytidiadelphus subpinnatus,* в таволговых – *Vaccinium myrtillus, Solidago virgaurea* s. l., а также арктобореальные *Polytrichum commune, Aulacomnium palustre, Hylocomium splendens,* в вахтовых сфагновых – *Andromeda polifolia* и мочажинный мох *Warnstorfia exannulata.*

Таблица 2. Зависимости проективного покрытия растений еловых лесов от факторов макроклимата

Dependences of plant projective cover in spruce forests upon macroclimatic factors

Вид	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Ельники черничные и воронично-черничные (n=15)												
Salix glauca	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.01*	2.3*	1	R	-0.7*	0.4*	0.6*	1.8*	1
Betula nana	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.1*	13.7*	1	R	-0.7*	0.5*	-3.5*	11.4*	1
Empetrum nigrum s. l.	ΣT>10	-0.8*	0.7*	-0.03*	17.1*	1	R	-0.8*	0.6*	-11.0*	36.7*	1
Vaccinium uliginosum	ΣT>10	-0.9*	0.8*	-0.01*	5.6*	1	R	-0.9*	0.8*	-3.7*	12.5*	1
Nephroma arcticum	Σd>0	-0.8*	0.6*	-0.02*	3.0*	1	R	-0.9*	0.9*	-0.9*	3.1*	1
Peltigera aphthosa s. l.	Σd>0	-0.8*	0.6*	-0.02*	2.8*	1	R	-0.7*	0.5*	-0.7*	2.2*	1
Cladina arbuscula s. l.	Σd>0	-0.8	0.7	-0.02	4.0	1	R	-0.9*	0.7*	-1.1*	3.6*	1
C. rangiferina s. l.	ΣT>10	-0.8*	0.7*	3E-3*	1.4*	1	R	-0.9*	0.9*	-1.1*	3.5*	1
C. stellaris	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.01*	1.2	1	R	-0.8*	0.6*	-0.4*	1.2*	1
Cladonia deformis	Σd>0	-0.8*	0.6*	4E-4*	0.7	1	R	-0.9	0.7	-0.2	0.6	1
Calluna vulgaris	R	-0.6	0.4	-0.03	0.1	1	K	-0.7*	0.5*	3E-3*	0.1*	3
Dicranum fuscescens s. l.	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.02*	2.7*	1	Δt ann	0.6	0.4	0.2	-3.7	4
Betula pendula	Σd>0	0.7*	0.5*	0.1*	-18.2*	2	ΣT>10	0.6	0.3	0.01	-3.4	2
Maianthemum bifolium	ΣT>10	0.8*	0.7*	0.02*	-4.5*	2	R	0.8*	0.6*	6.8*	-16.9*	2
Oxalis acetosella	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.01*	-2.8*	2	R	0.6	0.3	2.8	-7.1	2
Polytrichum commune	K	0.7*	0.5*	0.4*	-12.1*	4	Δt ann	0.8*	0.6*	1.8*	-32.8*	4
Ельники кисличные и мелкопапоротничковые (n=13)												
Juniperus communis s. l.	ΣT>10	-0.8*	0.6*	-0.01*	6.8*	1	R	-0.9*	0.8*	-5.4*	18.2	1
Salix myrsinifolia s. l.	ΣT>10	-0.6	0.4	8E-4	0.4	1	R	-0.8*	0.7*	-0.4*	1.3*	1
Geranium sylvaticum s. l.	ΣT>10	-0.7*	0.6*	-0.03*	17.6*	1	R	-0.8*	0.6*	-13.3*	45.4	1
Barbilophozia lycopodioides	ΣT>10	-0.6	0.4	3E-3	1.8	1	R	-0.9	0.7	-1.9	6.1	1
Rhytidiadelphus subpinnatus	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.02	11.1	1	R	-0.8*	0.7*	-11.3*	37.0*	1
Nephroma arcticum	ΣT>10	-0.6	0.4	2E-4	0.09	1	R	-0.8*	0.7*	-0.1*	0.3*	1
Empetrum nigrum s. l.	ΣT>10	-0.8*	0.6	-0.01*	2.5*	1	R	-0.9*	0.8*	-2.2*	7.1*	1
	K	-0.6	0.4	-0.1	4.4	3	Δt ann	-0.6	0.4	-0.5	9.7	3
Abies sibirica	K	0.7*	0.5*	0.9*	-31.4*	4	Δt ann	0.7*	0.5*	3.7*	-73.0*	4

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Ranunculus subborealis	K	0.8*	0.6*	0.03*	-0.9*	4	Δt ann	0.8*	0.6*	0.1*	-2.1*	4
Ельники аконитовые и гераневые (n=13)												
Salix glauca	ΣT>10	-0.7	0.4	1E-4	0.1	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.3*	1
S. hastata	ΣT>10	-0.7	0.4	2E-4	0.1	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.4*	1
S. lanata	ΣT>10	-0.7	0.4	2E-5	0.01	1	R	-0.9*	0.8*	-0.01*	0.04*	1
S. myrsinifolia s. l.	ΣT>10	-0.6	0.4	3E-3	2.0	1	R	-0.9*	0.7*	-2.1*	6.7*	1
Ribes acidum	ΣT>10	-0.7	0.4	2E-4	0.1	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.4*	1
Lycopodium annotinum	ΣT>10	-0.7*	0.5*	4E-3*	2.4*	1	R	-0.6	0.4	-1.6	5.3	1
Anthoxanthum alpinum	ΣT>10	-0.7	0.4	3E-3	1.7	1	R	-0.9*	0.8*	-1.8*	5.8*	1
Avenella flexuosa	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	3.3	1	R	-0.8*	0.7*	-3.3*	10.9*	1
Listera cordata	ΣT>10	-0.7	0.4	9E-4	1.5	1	R	-0.9*	0.8*	-0.5*	1.6*	1
Alchemilla glomerulans	ΣT>10	-0.7	0.4	3E-4	0.2	1	R	-0.9*	0.8*	-0.2*	0.7*	1
Geranium sylvaticum s. l.	Σd>0	-0.6	0.5	-0.3	46.1	1	R	-0.6	0.5	-10.6	38.0	1
Empetrum nigrum s. l.	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.01	2.5	1	R	-0.9*	0.8*	-2.6*	8.4*	1
Epilobium hornemannii	ΣT>10	-0.7	0.4	1E-3	0.5	1	R	-0.9*	0.8*	-0.5*	1.8*	1
Chamaepericlymenum suecicum	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.01	4.5	1	R	-0.9*	0.8*	-4.6*	15.1*	1
Vaccinium uliginosum	ΣT>10	-0.6	0.4	2E-3	1.1	1	R	-0.9*	0.8*	-1.1*	3.6*	1
Moneses uniflora	ΣT>10	-0.7	0.5	1E-3	0.7	1	R	-0.9*	0.8*	-0.7*	2.2*	1
Pedicularis lapponica	ΣT>10	-0.7	0.4	1E-4	0.1	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.3*	1
Solidago virgaurea s. l.	R	-0.7*	0.5*	-2.4*	8.7*	1	–					
Omalotheca norvegica	ΣT>10	-0.6	0.4	1E-4	0.1	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.2*	1
Cicerbita alpina	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.01	3.6	1	R	-0.9*	0.8*	-3.7*	12.1*	1
Barbilophozia lycopodioides	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	5.9	1	R	-0.9*	0.8*	-6.2*	20.1*	1
B. hatcheri	ΣT>10	-0.7	0.4	4E-3	2.4	1	R	-0.9*	0.8*	-2.4*	8.0*	1
Dicranum majus	ΣT>10	-0.6	0.4	4E-3	2.5	1	R	-0.8*	0.7*	-2.6*	8.5*	1
Sanionia uncinata	ΣT>10	-0.7*	0.5*	3E-3*	1.7*	1	R	-0.6	0.3	-1.0	3.4	1
Rhytidiadelphus subpinnatus	Σd>0	-0.7	0.5	-0.06	11.4	1	–					
Nephroma arcticum	ΣT>10	-0.7	0.4	1E-4	0.1	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.3*	1
Cladina rangiferina s. l.	ΣT>10	-0.7	0.4	9E-4	0.4	1	R	-0.9*	0.8*	-0.5*	1.5*	1
Vaccinium myrtillus	R	-0.7*	0.5*	-13.7*	47.4*	1	K	-0.6	0.4	-0.8	35.4	3
Paris quadrifolia	ΣT>10	0.7	0.5	9E-4	-0.2	2	R	0.6	0.4	0.3	-0.8	2
Aconitum septentrionale	ΣT>10	0.5	0.3	0.04	-7.8	2	–					
Actaea spicata	Σd>0	0.7*	0.5*	0.01*	-1.7*	2	–					
Fragaria vesca	ΣT>10	0.7	0.4	2E-3	-0.7	2	Σd>0	0.7*	0.5*	0.02*	-3.7*	2
Lathyrus vernus	ΣT>10	0.8*	0.6*	0.01*	-1.5*	2	R	0.6	0.4	1.7	-4.3	2
Abies sibirica	K	0.7	0.4	0.9	-31.7	4	Δt ann	0.7	0.4	3.7	-73.2	4
Lonicera pallasii s. l.	K	0.7*	0.5*	0.2*	-6.6*	4	Δt ann	0.6	0.4	0.7	-14.2	4
Spiraea media	K	0.8*	0.6*	0.02*	-0.6*	4	Δt ann	0.8	0.6	0.1	-1.4	4
Pseudobryum cinclidioides	K	0.7*	0.5*	0.02*	-0.9*	4	Δt ann	0.7	0.5	0.1	-2.3	4
Ельники таволговые (n=15)												
Juniperus communis s. l.	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	5.0	1	R	-0.7*	0.5*	-3.3*	11.5*	1
Salix glauca	Σd>0	-0.8*	0.6*	-0.1*	10.1*	1	R	-0.8*	0.7*	-2.8*	9.2*	1
S. hastata	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.04*	3.9*	1	R	-0.6*	0.4*	-1.6*	5.4*	1

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
S. lanata	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.1*	9.3*	1	R	-0.6	0.4	-2.2	7.3	1
Betula nana	Σd>0	-0.8*	0.6*	-0.1*	21.5*	1	R	-0.7*	0.6*	-5.6*	18.3*	1
Duschekia fruticosa	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.1*	9.3*	1	R	-0.6	0.4	-0.1	0.3	1
Listera cordata	ΣT>10	-0.8*	0.6*	3E-4*	0.2*	1	R	-0.9*	0.8*	-0.1*	0.4*	1
Geranium sylvaticum s. l.	ΣT>10	-0.8*	0.6*	-0.01*	10.6*	1	R	-0.6	0.4	-5.1	18.6	1
Empetrum nigrum s. l.	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	2.9*	1	R	-0.9*	0.8*	-2.5*	8.3*	1
Chamaepericlymenum suecicum	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	4.0*	1	R	-0.6	0.3	-2.2*	7.3*	1
Vaccinium myrtillus	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	7.8*	1	R	-0.8*	0.7*	-5.3*	18.6*	1
V. uliginosum	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.1*	3.6*	1	R	–0.9*	0.8*	-3.0*	9.9*	1
Solidago virgaurea s. l.	ΣT>10	-0.7*	0.5*	4E-3*	2.4*	1	R	-0.7*	0.5*	-1.4*	4.8*	1
Polytrichum commune	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.1*	14.5*	1	R	-0.7*	0.5*	-3.6*	12.6*	1
Aulacomnium palustre	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.1*	14.1*	1	R	-0.7*	0.5*	-3.5*	11.4*	1
Hylocomium splendens	ΣT>10	-0.6	0.3	-0.2	34.2	1	R	-0.7*	0.5*	-9.7	36.6*	1
Sanionia uncinata	Σd>0	-0.8*	0.7*	-0.02*	4.6*	1	K	0.7*	0.5*	0.1	2.8*	4
Filipendula ulmaria s. l.	ΣT>10	0.6	0.3	0.04	-5.4	2	R	0.5	0.3	12.8	-27.2	2
Oxalis acetosella	ΣT>10	0.8*	0.6*	0.02*	-6.2*	2	R	0.7*	0.5*	6.9*	-17.4*	2
Viola epipsila	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.01*	-1.7*	2	R	0.8*	0.6*	4.0*	-9.4*	2
Equisetum pratense	ΣT>10	0.8*	0.5*	0.02*	-6.2*	2	R	0.6	0.4	6.2	-15.1	2
Dryopteris carthusiana	ΣT>10	0.7*	0.5*	5E-3*	-1.4*	2	Σd>0	0.6	0.4	0.03	-4.3	2
Salix caprea	K	-0.7*	0.5*	-0.09*	4.1*	3	Δt ann	-0.6*	0.4*	-0.3*	7.5*	3
Carex vaginata	K	-0.7*	0.4*	-0.1*	6.1*	3	–					
Rhizomnium punctatum	K	-0.7*	0.5*	-0.1*	4.7*	3	Δt ann	-0.7*	0.5*	-0.4*	9.0*	3
Ranunculus subborealis	K	0.9*	0.7*	0.2*	-8.8*	4	Δt ann	0.8*	0.6*	0.9*	-17.6*	4
Ельники хвощовые сфагновые (n=14)												
Betula nana	Σd>0	-0.8*	0.6*	-0.2*	25.9*	1	R	-0.8*	0.6*	-7.1*	23.0*	1
Avenella flexuosa	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.02*	3.8*	1	R	-0.6	0.3	-0.8	2.9	1
Eriophorum vaginatum	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.01*	3.2*	1	R	-0.8*	0.6*	-0.9*	3.0	1
Rubus chamaemorus	ΣT>10	-0.8*	0.7*	-0.03*	19.2*	1	R	-0.8*	0.6*	-10.7*	38.2	1
Empetrum nigrum s. l.	ΣT>10	-0.8*	0.7*	-0.01*	5.1*	1	R	-0.9*	0.9*	-3.9*	12.9*	1
Chamaepericlymenum suecicum	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	3.2*	1	R	-0.7*	0.5*	-2.0*	6.8*	1
Vaccinium uliginosum	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	5.3*	1	R	-0.8*	0.7*	-4.3*	14.1*	1
Ledum palustre	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	6.4*	1	K	-0.6	0.4	-0.3	12.3	3
Picea abies s. l. (подрост)	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.03*	-4.3*	2	R	0.8*	0.6*	11.6*	-26.9*	2
Dryopteris carthusiana	ΣT>10	0.7*	0.5*	4E-3*	-1.4*	2	Σd>0	0.6	0.3	0.02	-4.0	2
Maianthemum bifolium	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.01*	-2.8*	2	R	0.7*	0.5*	3.6*	-9.0*	2
Luzula pilosa	R	0.6*	0.5*	0.4*	-0.9*	2	K	0.6	0.3	0.02	-0.8	4
Trientalis europaea	K	0.7*	0.5*	0.2*	-5.1*	4	Δt ann	0.6	0.3	0.5	-9.6	4
Ельники черничные сфагновые (n=12)												
Betula czerepanovii	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.01	2.5	1	R	-0.8*	0.7*	-2.5*	8.0*	1
Juniperus communis s. l.	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	2.9	1	R	-0.7*	0.5*	-2.5*	8.3*	1
Salix glauca	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.03	16.6	1	R	-0.8*	0.7*	-16.4*	53.4*	1
S. myrsinifolia s. l.	ΣT>10	-0.6	0.4	7E-4	0.4	1	R	-0.8*	0.6*	-0.4*	1.3*	1
Betula nana	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.02	8.3	1	R	-0.8*	0.7*	-8.1*	26.7	1

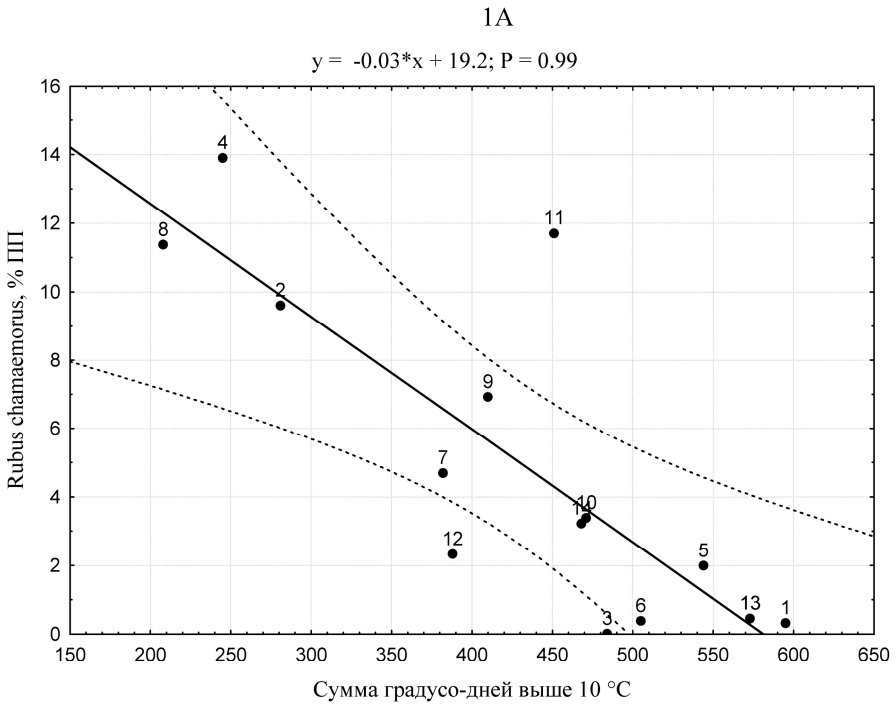
Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Avenella flexuosa	ΣT>10	-0.7	0.5	-0.01	4.6	1	R	-0.8*	0.7*	-4.1*	13.6*	1
Chamaepericlymenum suecicum	ΣT>10	-0.6	0.5	-0.02	8.6	1	R	-0.9	0.7	-8.2	27.1	1
Carex globularis	K	0.6	0.4	0.9	-29.6	4	Δt ann	0.6	0.4	3.7	-69.1	4
Polytrichum strictum	K	0.7	0.5	0.03	-1.1	4	Δt ann	0.6	0.4	0.1	-2.3	4
Ельники вахтовые сфагновые (n=12)												
Salix glauca	ΣT>10	-0.6	0.4	4E-5	0.02	1	R	-0.8*	0.7*	-0.02*	0.1*	1
S. myrtilloides	ΣT>10	-0.6	0.4	4E-4	0.2	1	R	-0.8*	0.7*	-0.2*	0.7*	1
Betula nana	ΣT>10	-0.7	0.5	-0.03	16.6	1	R	-0.9*	0.8*	-16.2*	53.2*	1
Eriophorum polystachion	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	3.6	1	R	-0.8*	0.7*	-3.7*	12.0*	1
Carex dioica	ΣT>10	-0.6	0.4	4E-3	2.0	1	R	-0.8*	0.7*	-2.0*	6.7*	1
C. vaginata	ΣT>10	-0.7	0.5	-0.01	3.7	1	R	-0.9*	0.8*	-3.6*	11.8*	1
Listera cordata	ΣT>10	-0.7	0.5	1E-4	0.09	1	R	-0.8*	0.6*	-0.1*	0.2*	1
Empetrum nigrum s. l.	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.01	5.6	1	R	-0.8*	0.7*	-5.3*	17.6*	1
Andromeda polifolia	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	1.4	1	R	-0.8*	0.7*	-1.4*	4.7*	1
Warnstorfia exannulata	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	5.1	1	R	-0.8*	0.6*	-4.8*	15.6*	1
Salix lapponum	R	-0.8*	0.7*	-0.2*	0.8*	1	K	-0.6	0.4	-0.01	0.5	3
S. myrsinifolia s. l.	R	-0.9*	0.8*	-2.0*	6.7*	1	K	-0.6	0.4	-0.1	4.4	3
Lycopodium annotinum s.l.	R	-0.9*	0.8*	-1.7*	5.8*	1	K	-0.6	0.4	-0.08	3.6	3
Picea abies s. l. (подрост)	ΣT>10	0.7	0.5	0.03	-7.8	2	Σd>0	0.6	0.4	0.3	-37.7	2
Maianthemum bifolium	Σd>0	0.7	0.5	0.04	-5.21	2	–					
Sphagnum centrale	Σd>0	0.7	0.5	0.3	-98.7	2	–					
Pinus sibirica	K	0.7	0.5	0.3	-10.0	4	Δt ann	0.6	0.4	1.2	-24.1	4
Menyanthes trifoliata	K	0.7*	0.5*	1.6*	-54.3*	4	Δt ann	0.7	0.5	6.6	-126.7	4

Прим. В заголовке таблицы: *r* – коэффициент корреляции, *b* и *a* – коэффициент и свободный член линейной регрессии, T – эколого-климатические группы видов: 1 – субгекистотермы; 2 – микротермы; 3 – субокеанические, 4 – континентальные; n – число географических пунктов. Прочие обозначения как в Табл. 1. Значения *r*, *b* и *a* достоверны на уровне значимости $\alpha \leq 5$ %; на достоверность при $\alpha \leq 1$ % указывает звездочка (*).

Виды в таблице для каждой из групп ассоциаций приводятся по типам зависимостей от климатических факторов, далее по ярусам, в пределах последних – по системе Энглера для сосудистых растений либо по аналогичным ей традиционным системам для мохообразных и лишайников.

Сильные (r^2 0.8-0.9) негативные зависимости от суммы градусо-дней выше 10 °C у гипоарктических и арктобореальных видов в еловых лесах наблюдаются реже сравнительно с аналогичной силы зависимостями от радиационного баланса, в чем можно усмотреть нивелирующее влияние ели как эдификатора на температурный режим формируемых ею сообществ. Однако, все же следует указать на *Empetrum nigrum* s. l. в ельниках черничных, воронично-черничных и мелкопапоротничковых и *Vaccinium uliginosum* – в черничных и воронично-черничных. Как и в случае радиационного баланса, к этим видам тяготеет ряд представителей бореального геоэлемента. В ельниках черничных это *Cladina rangiferina* s. l., в аконитовых *Moneses uniflora,* в кисличных и мелкопапоротничковых *Juniperus communis* s. l., а в таволговых *Listera cordata*. Как в мелкопапоротничковых, так и в таволговых ельниках связь аналогичной силы выявлена также у *Geranium sylvaticum* s. l., более активной в еловых лесах северной тайги сравнительно со средней (Василевич, 2004 а; Kucherov, 2008). В заболоченных типах еловых лесов зависимостей сопоставимой силы у субгекистотермов не отмечено.



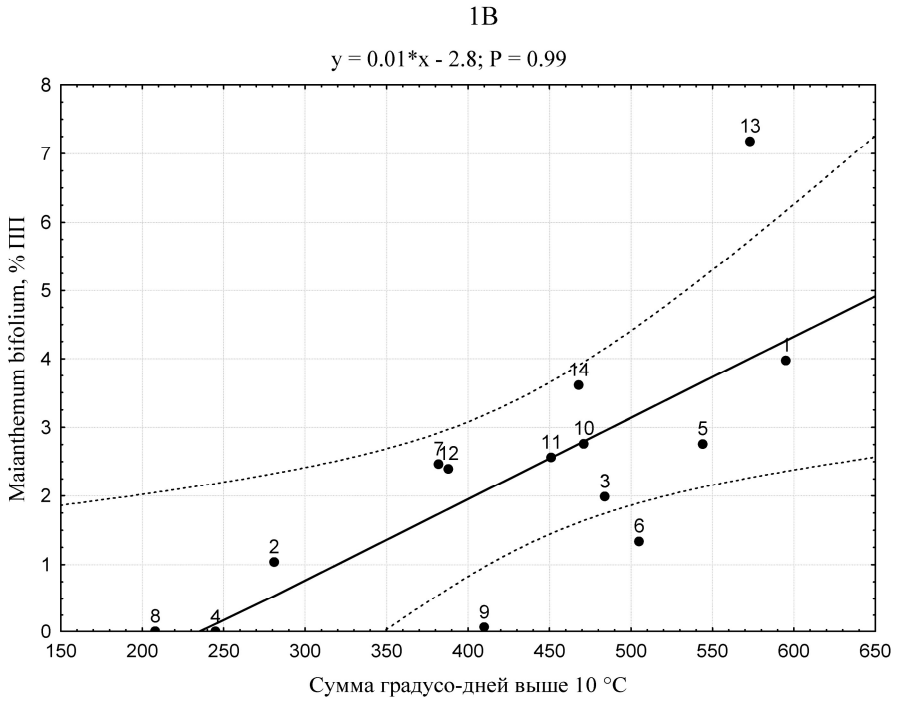


Рис. 1. Зависимость проективного покрытия (% ПП) от суммы градусо-дней выше 10 °C в ельниках хвощовых сфагновых: A – субгекистотерма *Rubus chamaemorus* (негативная), B – микротерма *Maianthemum bifolium* (позитивная)

The dependence of projective cover (%) upon the sum of degree-days days above 10 °C in peat-moss-horsetail spruce forests: A – *Rubus chamaemorus* (subhecistotherm, negative), B – *Maianthemum bifolium* (microtherm, positive)

На графиках: непрерывная прямая – линия регрессии; штриховые линии – границы доверительных интервалов. Точки соответствуют средним значениям ПП видов для изученных географических пунктов: 1 – среднее течение р. Устьи, 2 – южный берег губы Чупа, 3 – заповедник «Кивач», 4 – стационар «Сивая Маска», 5 – южная и 6 – северная части национального парка «Кенозерский», 7 – Костомукшский заповедник, 8 – Лапландский заповедник, 9 – район п. Нижний Одес, 10 – зеленая зона г. Онега, 11 – Пинежский заповедник, 12 – Верхнепечорский участок Печоро-Илычского заповедника, 13 – низовья р. Вычегды, 14 – Якшинский участок Печоро-Илычского заповедника.

Уравнения регрессий даны сверху над графиками; *P* – доверительный интервал.

Напротив, негативные зависимости умеренной силы (r^2 0.5-0.7) между покрытием субгекистотермов и суммой градусо-дней выше 10 °C более обычны именно в заболоченных еловых лесах. Больше всего таких видов в ельниках хвощовых сфагновых. Это *Empetrum nigrum* s. l., *Chamaepericlymenum suecicum, Vaccinium uliginosum,* а также *Rubus chamaemorus* (рис. 1А) и *Ledum palustre* – практически вся ценофлора сосудистых растений приствольных повышений и кочек в лесах данного типа. Первые три вида демонстрируют аналогичные зависимости и в ельниках таволговых, шведский дерен – также в черничных сфагновых, а *Betula nana* – в вахтовых. В незаболоченных лесах подобные связи отмечены лишь у *Lycopodium annotinum* s. l. (incl. *L. dubium*) и *Sanionia uncinata* в ельниках аконитовых. Среди аналогично распределенных бореальных видов отметим *Avenella flexuosa* на кочках в ельниках черничных сфагновых, *Listera cordata* – в вахтовых, *Vaccinium myrtillus, Solidago virgaurea* s. l., *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens* на приствольных повышениях в ельниках таволговых. Заметим, что для северной тайги Фенноскандии характерен Hylocomium-Myrtillus-тип еловых лесов (Cajander, 1921; Siren, 1955), относящийся к воронично-черничной группе ассоциаций. На изучаемой нами территории *Hylocomium splendens* в незначительной степени (r^2 = 0.4) тяготеет к субгекистотермам в сосняках черничных и воронично-черничных (Кучеров, 2013), однако в ельниках аналогичных типов этот вид демонстрирует нейтральность а отношении климатических факторов (т.е. находится вблизи от своего экологического оптимума).

Наибольшее число зависимостей покрытия субгекистотермов от суммы градусо-дней выше 10 °C характеризуется незначительной силой влияния фактора ($r^2 \leq 0.4$; табл. 2). У многих видов наблюдаются достоверные зависимости как от суммы градусо-дней, так и от радиационного баланса, однако большая сила влияния, как правило, наблюдается для второго фактора. В качестве примера более сильного влияния суммы градусо-дней можно привести *Empetrum nigrum* s. l. в ельниках воронично-черничных (табл. 2).

Связи покрытия субгекистотермов и тяготеющих к ним бореальных видов с продолжительностью безморозного периода характеризуются лишь умеренной (r^2 = 0.5-0.7) либо незначительной силой влияния фактора. В ельниках черничных и воронично-черничных связи умеренной силы выявлены у *Salix glauca, Betula nana, Dicranum fuscescens* s. l. (incl. *D. congestum*), *Nephroma arcticum.* Сюда же тяготеют бореальные и бореально-полизональные виды лишайников на приствольных повышениях: *Peltigera aphthosa* s. l., *Cladina arbuscula* s. l., *C. stellaris, Cladonia deformis.* В ельниках аконитовых и гераневых аналогичные зависимости демонстрируют *Geranium sylvaticum* s. l. и *Rhytidiadelphus subpinnatus,* а в ельниках таволговых – *Sanionia uncinata*. В ельниках хвощовых сфагновых негативную связь с продолжительностью безморозного периода проявляют *Betula nana* и *Eriophorum vaginatum*, а из бореальных видов – *Avenella flexuosa*, растущая на приствольных повышениях и кочках.

Виды, чье покрытие негативно зависимо от продолжительности безморозного периода, как правило, демонстрируют более выраженную зависимость от радиационного баланса, но практически никогда – от суммы градусо-дней выше 10 °C (табл. 2).

2. Позитивных связей между покрытием микротермных и субмикротермных видов и факторами теплообеспеченности лета в еловых лесах наблюдается гораздо меньше по сравнению с аналогичными негативными связями субгекистотермов и тяготеющих к ним видов. Наблюдаются лишь умеренно сильные (r^2 = 0.5-0.6) либо слабые ($r^2 \leq 0.4$) зависимости, поскольку для таежно-лесных растений «свиты» ели они опосредованы эдификаторной ролью *Picea abies* s. l. (Толмачев, 1954; Чертовской, 1978). При этом на первое место выходит влияние суммы градусо-дней выше 10 °C, что отражает расселение ели и видов ее «свиты» с юга в период атлантического оптимума голоцена (Нейштадт, 1957). Наиболее сильные (сравнительно с другими вида-

ми) зависимости от данного фактора демонстрируют микротерм *Maianthemum bifolium* в ельниках черничных и воронично-черничных ($r^2 = 0.7$) и субмикротермы *Lathyrus vernus* и *Oxalis acetosella* соответственно в ельниках аконитовых и таволговых ($r^2 = 0.6$). Для *Oxalis acetosella* в ельниках черничных и воронично-черничных, *Paris quadrifolia* в аконитовых, *Dryopteris carthusiana, Equisetum pratense* и *Viola epipsila* в таволговых, подроста *Picea abies* s. l. на кочках в ельниках хвощовых и вахтовых сфагновых, *Dryopteris carthusiana* и *Maianthemum bifolium* (рис. 1B) в хвощовых сфагновых выявляется сила связи $r^2 = 0.5$. Слабые зависимости от суммы градусо-дней выше 10 °C ($r^2 = 0.5$) отмечены у большего числа бореальных и бореонеморальных видов, в основном не внесенных в табл. 2. Это *Equisetum pratense* и *Pyrola rotundifolia* в ельниках кисличных и мелкопапоротничковых, *Brachythecium oedipodium* s. l. в черничных, *Actaea spicata*, *Fragaria vesca, Viola riviniana, Veronica officinalis*, *Melampyrum sylvaticum* в аконитовых, *Cirsium oleraceum* в аконитовых и таволговых, *Aconitum septentrionale* и *Atragene sibirica* в таволговых. При этом для *Aconitum septentrionale* и *Filipendula ulmaria* s. l. в тех группах ассоциаций, где эти виды доминируют, характерны аналогичные зависимости пренебрежимо малой силы: $r^2 = 0.3$.

Зависимости проективного покрытия от радиационного баланса характеры для меньшего числа видов и в целом характеризуются связями меньшей силы. Последние отмечены для *Maianthemum bifolium* в ельниках черничных ($r^2 = 0.6$), кисличных и таволговых, *Paris quadrifolia* и *Lathyrus vernus* в аконитовых, *Equisetum pratense* в таволговых (всюду $r^2 = 0.4$). В ельниках хвощовых сфагновых аналогичная связь для подроста *Picea abies* s. l. характеризуется r^2 0.6, а для *Maianthemum bifolium* и *Luzula pilosa* – 0.5. В таволговых ельниках для *Oxalis acetosella* отмечено значение $r^2 = 0.5$, а для *Viola epipsila* – 0.6; при этом для доминанта травяного покрова *Filipendula ulmaria* s. l. r^2 снова не превышает 0.3.

В отличие от субгекистотермов, многие из микротермных видов, чье покрытие связано с суммой градусо-дней, демонстрируют также зависимости ПП от продолжительности безморозного периода, как правило, умеренной силы либо слабые. Они отмечены у *Betula pendula* в древостое ельников черничных, у *Actaea spicata* и *Fragaria vesca* в ельниках аконитовых, у подроста *Picea abies* s. l., а также у *Maianthemum bifolium* и *Sphagnum centrale* в ельниках вахтовых сфагновых (всюду $r^2 = 0.5$). Меньшая сила влияния фактора ($r^2 = 0.4$) характерна для *Maianthemum bifolium* и *Melampyrum sylvaticum* s. l. в ельниках черничных и воронично-черничных, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella, Pyrola rotundifolia* и *Brachythecium oedipodium* s. l. в кисличных и мелкопапоротничковых, *Betula pendula*, *Daphne mezereum*, *Athyrium filix-femina*, *Carex digitata*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Viola mirabilis*, *V. riviniana* в аконитовых и гераневых, *Dryopteris carthusiana* в хвощовых сфагновых и таволговых.

Обобщая приведенные выше примеры, можно отметить, что зависимости многих видов от одних и тех же факторов, но в разных группах ассоциаций зачастую характеризуются различной силой влияния фактора. Это может как быть порождено случайными причинами, так и отражать экологию видов, условия произрастания которых могут быть в большей или меньшей степени близки к оптимальным. На примерах *Oxalis acetosella*, *Aconitum septentrionale* и *Filipendula ulmaria* s. l. мы видим, что, будучи доминантами приземного яруса своих ассоциаций, эти виды демонстрируют крайне слабые связи с факторами теплообеспеченности ($r^2 \leq 0.3$), вплоть до нейтральности по отношению к последним. Это является отражением того, что условия местопроизрастания видов близки к оптимальным для них. В то же время там, где виды переходят на позиции сопутствующих, их зависимость от климатических факторов возрастает.

Следует отметить также, что реакция видов на климатические режимы может быть в известной мере опосредована ландшафтно-топоэдафическими условиями. На рис. 1A, отображающем зависимость проективного

покрытия субгекистотерма *Rubus chamaemorus* от суммы градусо-дней выше 10 °С в ельниках хвощовых сфагновых, видно, что за пределами доверительного интервала оказываются точки, соответствующие ландшафтам с более теплыми либо более холодными почвами. «Всплеск» покрытия морошки наблюдается в условиях сульфатно-карстового ландшафта Пинежского заповедника (точка 11) с холодными почвами (Малков и др., 2001); напротив, в карбонатном ландшафте верховий р. Печоры (точка 12), где почвы закономерно теплее (Larcher, 1976), покрытие вида снижено.

Аналогично, покрытие микротерма *Maianthemum bifolium* в ельниках того же типа (рис. 1В) возрастает вплоть до выхода за пределы доверительного интервала в пойменных среднетаежных низовьях р. Вычегды (точка 13). Известно, что в ельниках хвощового сфагнового типа покрытие майника возрастает к югу вплоть до того, что в южной тайге как особый тип леса описан ельник майниковый сфагновый (Федорчук и др., 2005). В то же время покрытие майника снижено в северной части Кенозерского национального парка (точка 6) в силу охлаждающего влияния оз. Кенозеро с большой площадью акватории и в районе п. Нижний Одес (точка 9), где представлен сильно заболоченный северотаежный ландшафт с большой мощностью торфяных отложений.

Зависимость видов растений в еловых лесах от океаничности / континентальности климата

3. Собственно океанические виды в средней и северной тайге Европейской России не представлены, поскольку их ареал не простирается восточнее западной (атлантической) части Европы (Ellenberg et al., 1992). Применительно к исследуемой нами территории можно говорить лишь о субокеанических видах, и то с известной долей условности. Сказанное подтверждают и наблюдаемые нами негативные зависимости покрытия видов от коэффициента континентальности Конрада, для которых значения r^2 не превышают 0.3-0.5 (табл. 2).

Наибольшее значение r^2 = 0.5 отмечено, в частности, для *Calluna vulgaris* в ельниках черничных и воронично-черничных. По шкале континентальности Х. Элленберга вереск характеризуется балом 3 из 9 возможных, т. е. как субокеанический вид (Ellenberg et al., 1992). Это подтверждается северо-восточной границей его ареала в пределах изучаемого нами региона (Hultén, Fries, 1986). В ельниках, равно как и в заболоченных сосняках (Кучеров, Кутенков, 2012), вереск не проникает на восток далее западной части Архангельской и Вологодской областей (фактически – далее восточных рубежей залегания скандинавской основной морены (Карта…, 1968; Атлас Архангельской области, 1976). Лишь в сосняках лишайниковых и брусничных на песках он достигает р. Мезени и низовий р. Вычегды (Кучеров, Зверев, 2012). Следует отметить, однако, что в ельниках черничных вереск – ценотически малоактивный вид, чье проникновение под полог елового леса всегда связано с недавними низовыми пожарами (Кучеров и др., 2010).

В ельниках таволговых негативные зависимости от значений коэффициента Конрада с силой связи r^2 = 0.5 отмечены для *Salix caprea* в составе древостоя и подлеска (балл по шкале континентальности Х. Элленберга – 3) и для проникающего с юго-запада *Rhizomnium punctatum* (балл по шкале Х. Элленберга – 4 (Ellenberg et al., 1992)). На востоке Архангельской обл. (Кучеров и др., 2013) и в Республике Коми *Salix caprea* в значительной мере замещается другими видами ив, в том числе *S. jenisseensis* и *S. pyrolifolia*.

Слабые негативные связи с коэффициентом Конрада (r^2 = 0.3-0.4) отмечены у амфиокеанического вида *Chamaepericlymenum suecicum* в ельниках черничных и воронично-черничных, у *Empetrum nigrum* s. l., *Juniperus communis* s. l. и *Geranium sylvaticum* s. l. в ельниках мелкопапоротничковых, у *Vaccinium myrtillus* и *Lycopodium annotinum* s. l. в аконитовых и гераневых (рис. 2А). Аналогичную зависимость от годовой полуамплитуды температур на почве в ельниках аконитовых

демонстрирует *Melampyrum sylvaticum* s. l.

В ельниках таволговых слабую негативную зависимость от коэффициента Конрада проявляют *Melica nutans*, *Alnus incana*, *Solidago virgaurea* s. l., в таволговых и хвощовых сфагновых – *Ledum palustre,* только в хвощовых сфагновых – подрост *Pinus sylvestris*, в вахтовых – *Salix lapponum, S. myrsinifolia* s. l. и *Lycopodium annotinum* s. l. Такая же зависимость от годовой полуамплитуды температур на почве в ельниках таволговых отмечена у *Lycopodium annotinum*, *Calamagrostis canescens* и (вероятно, случайно) у *Orthilia secunda.*

Среди субокеанических видов много субгекистотермов: *Salix lapponum, Empetrum nigrum* s. l., *Chamaepericlymenum suecicum, Ledum palustre*; сюда же отчасти тяготеет и *Calluna vulgaris*. Видимо, это обусловлено суровостью климата Арктики и Субарктики, нивелирующей различия между океаническими и континентальными секторами (Юрцев и др., 1978). Наряду с субгекистотермами, однако, присутствуют и микротермы (*Carex vaginata, Salix caprea*) и даже субмикротермы (*Melica nutans*, *Alnus incana, Rhizomnium punctatum*). В целом комплекс субокеанических видов неоднороден, и ему не свойственна та степень флористического единства, которой характеризуются, к примеру, океанические виды тундр Западной Гренландии (Böcher, 1954) или приатлантических верещатников (Dierßen, 1996).

4. В отличие от субокеанического флористического комплекса, аналогичный комплекс континентальных видов в средне- и северотаежных еловых лесах Европейской России сравнительно хорошо очерчен. Его основу составляют евросибирские таежные [*Pinus sibirica, Carex globularis, Luzula pilosa, Trientalis europaea* (Толмачев, 1954)] и болотно-таежные (*Menyanthes trifoliata*) виды, а также представители бетулярного (криволесно-горнолугового; *Calamagrostis purpurea* s. l., *Veratrum lobelianum*, *Thalictrum kemense*, *Pleurospermum uralense, Valeriana wolgensis* и др.) и чернево-таежного (*Abies sibirica, Calamagrostis obtusata*, *Ranunculus subborealis, Lonicera pallasii* s. l.) флороценотических комплексов в понимании Ю.Д. Клеопова (1941, 1990) и Р.В. Камелина (1998).

Для некоторых из перечисленных видов характерны умеренно сильные позитивные зависимости от коэффициента Конрада (r^2 = 0.5-0.7; табл. 2). Таковы *Polytrichum commune* в ельниках черничных и воронично-черничных, *Abies sibirica* в кисличных, *Ranunculus subborealis* в кисличных и таволговых, *Spiraea media, Lonicera pallasii* s. l. и *Pseudobryum cinclidioides* в аконитовых, *Sanionia uncinata* в таволговых, *Trientalis europaea* в хвощовых и *Polytrichum strictum* в черничных сфагновых, *Pinus sibirica* и *Menyanthes trifoliata* (рис. 2B) в вахтовых.

Слабые позитивные зависимости от коэффициента Конрада (r^2 = 0.3-0.4) отмечены у *Calamagrostis obtusata* в ельниках кисличных и аконитовых, *Pinus sibirica*, *Calamagrostis purpurea* s. l., *Vicia sepium*, *Pleurospermum uralense*, *Galium boreale* в аконитовых, *Valeriana wolgensis* в аконитовых и таволговых, *Abies sibirica* также в хвощовых сфагновых, *Veratrum lobelianum* и *Thalictrum kemense* в таволговых, *Luzula pilosa* в хвощовых и *Carex globularis* в черничных сфагновых. Аналогичная зависимость от годовой полуамплитуды температур на почве в ельниках вороничо-черничных отмечена у *Dicranum fuscescens* s. l.

Среди континентальных видов также присутствуют субгекистотермы, в основном из числа мхов (*Polytrichum strictum, Dicranum fuscescens, Sanionia uncinata*), однако подавляющая их часть является типичными бореальными микротермами.

Зависимость видов от режима океаничности-континентальности климата также может быть опосредована особенностями конкретных ландшафтов. Так, анализируя зависимость покрытия *Vaccinium myrtillus* от коэффициента континентальности Конрада в ельниках аконитовых и гераневых (рис. 2A), мы видим довольно большое количество точек, оказавшихся вне доверительного интервала.

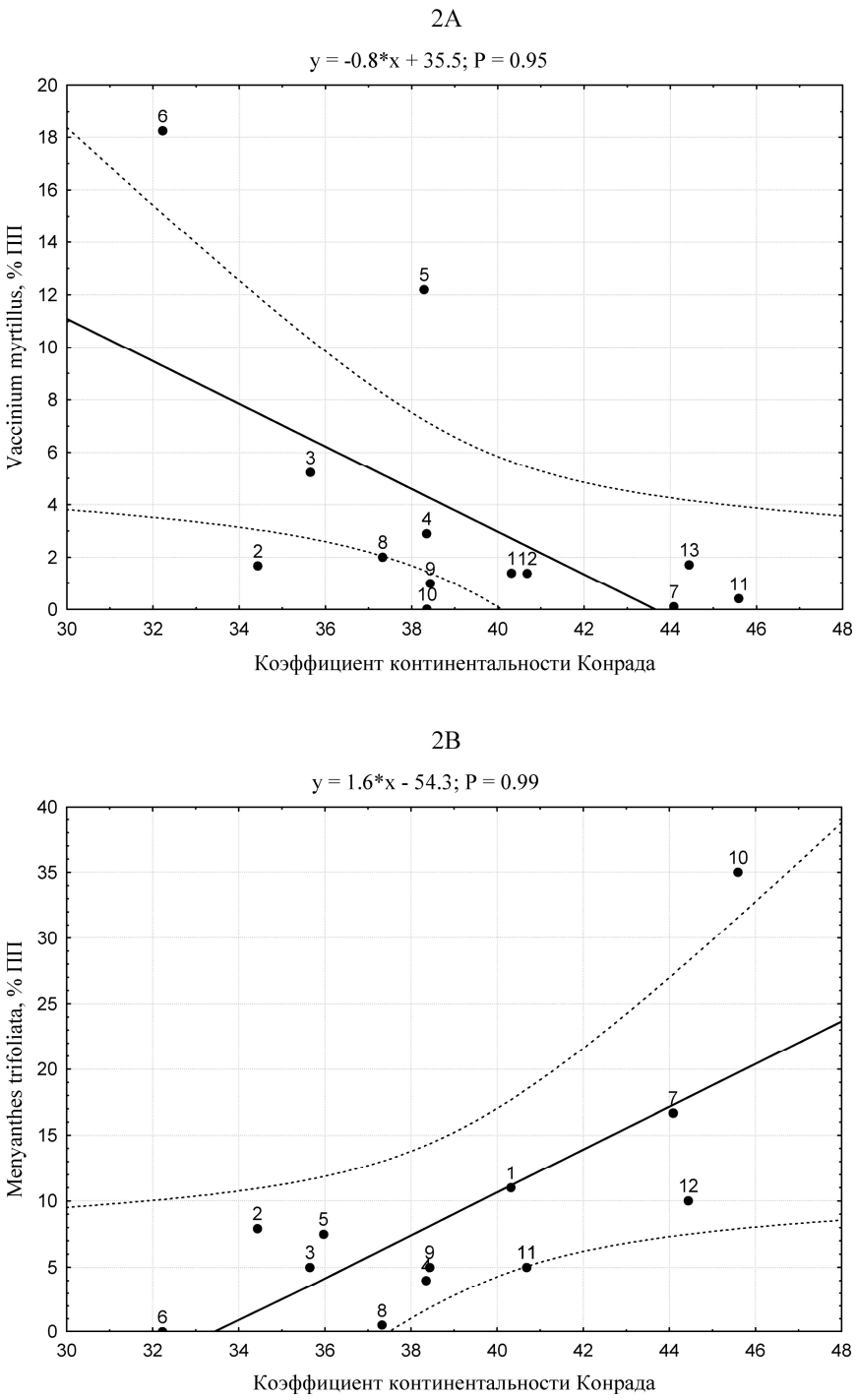


Рис. 2. Зависимость проективного покрытия от коэффициента континентальности Конрада: А – условно субокеанического вида *Vaccinium myrtillus* в ельниках аконитовых (негативная), В – континентального вида *Menyanthes trifoliata* в ельниках вахтовых (позитивная)

Надо: The dependence of projective cover (%) upon the Konrad continentality coefficient: A – *Vaccinium myrtillus* (weakly oceanic) in aconitum spruce forests (negative), B – *Menyanthes trifoliata* (continental) in buckbean spruce forests (positive)

Географические пункты: А: 1 – среднее течение р. Устьи, 2 – южный берег губы Чупа, 3 – заповедник «Кивач», 4 – южная и 5 – северная части национального парка «Кенозерский», 6 – Лапландский заповедник, 7 – район п. Нижний Одес, 8 – зеленая зона г. Онега, 9 – Пинежский заповедник, 10 – верховья р. Кулой, 11 – Верхнепечорский и 13 – Якшинский участки Печоро-Илычского заповедника, 12 – низовья р. Вычегды. В: 1 – среднее течение р. Устьи, 2 – южный берег губы Чупа, 3 – заповедник «Кивач», 4 – южная часть национального парка «Кенозерский», 5 – Костомукшский заповедник, 6 – Лапландский заповедник, 7 – район п. Нижний Одес, 8 – зеленая зона г. Онега, 9 – Пинежский заповедник, 10 – Верхнепечорский и 12 – Якшинский участки Печоро-Илычского заповедника, 11 – низовья р. Вычегды. Прочие обозначения как на рис. 1.

Избыточно высокое покрытие черники наблюдается в пунктах, для которых характерна повышенная влажность воздуха. Это окрестности оз. Кенозеро (точка 5) и леса верхнего горно-лесного пояса в Лапландском заповеднике, где имеет место влияние низкой облачности (точка 6). В то же время в карбонатных (точка 10: Верхняя Печора) и сульфатных (точка 9: Пинежский заповедник) ландшафтах ПП черники снижается в силу ее ацидофильности (Кекишева, 2010; Кучеров, 2015). Лишь снижение покрытия *V. myrtillus* в ельниках на южном берегу губы Чупа на Белом море (точка 2) с трудом поддается объяснению. В то же время у *Menyanthes trifoliata* за пределами доверительного интервала оказывается лишь одна – наиболее восточная, верхнепечорская – точка (№ 10; рис. 2В).

Нейтральные виды растений в еловых лесах

Для климатически нейтральных видов (не приводятся в табл. 2) не было выявлено достоверных корреляционных зависимостей ни от одного из учтенных факторов макроклимата. На подобные виды, находящиеся вблизи от своего экологического оптимума в отношении данных факторов, приходится от 1/3 до 1/2 списочного состава ценофлор ельников региона. В их числе сама *Picea abies* s. l., а также *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *Populus tremula* в составе древостоя, *Vaccinium myrtillus* и *Hylocomium splendens* в ельниках черничных и воронично-черничных, *Oxalis acetosella* в ельниках кисличных, *Equisetum sylvaticum* и *Sphagnum girgensohnii* в ельниках хвощовых и черничных сфагновых, *Vaccinium vitis-idaea, Pleurozium schreberi* и многие другие доминанты и субдоминанты приземных ярусов в еловых лесах. Кроме того, нейтральность по отношению к климатическим факторам характерна для *Comarum palustre, Carex chordorrhiza, C. lasiocarpa, Calla palustris, Sphagnum angustifolium* и многих других видов, населяющих моховые ковры и западины в заболоченных еловых лесах.

Различия зависимостей видов от климатических факторов в разных типах еловых лесов, а также в ельниках и сосняках

Вследствие выраженной эдификаторной роли *Picea abies* s. l., во многом нивелирующей микроклиматические различия местообитаний, в ельниках гораздо большее число видов, нежели в сосняках, единообразно реагирует на изменения климатических факторов в различных группах ассоциаций, хотя сила влияния этих факторов и может быть различной по величине (табл. 2). В первую очередь это касается малообильных ассектаторов. В то же время в ельниках, равно как и в сосняках (Кучеров, 2013), обычны случаи, когда вид вблизи от своего экологического оптимума, где он доминирует либо как минимум наиболее обилен, он выступает как нейтральный, тогда как в периферической части ценоспектра могут наблюдаться зависимости от того или иного фактора. При этом экологический оптимум многих ассектаторов “размыт” по нескольким ассоциациям, в чем также можно усмотреть эдификаторную роль ели.

В заболоченных лесах климатические зависимости у некоторых видов в однотипных ассоциациях разных формаций различаются. Например, *Chamaedaphne calyculata, Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium* в сосняках багульниковых сфагновых проявляют себя как микротермы (Кучеров, 2013). В ельниках аналогичного типа данные виды климатически нейтральны, В ельниках, в отличие от сосняков (Кучеров, 2013), не наблюдается ослабления влияния климата на растения по градиенту влажности почвы.

Примечателен факт климатической нейтральности подроста *Picea abies* в абсолютном большинстве типов ассоциаций еловых лесов. При этом на нашем материале не отмечено негативного влияния на подрост ели весенних заморозков, на которое указывает классическая литература по лесоводству (Ткаченко, 1952).

Климатические зависимости видов как причина географического замещения синтаксонов еловых лесов

Многие закономерности широтного и долготного замещения синтаксонов еловых лесов средней и северной тайги Европейской России, как и в сосняках, статистически подтверждаются на видовом уровне. Общеизвестное замещение среднетаежных ельников черничных северотаежными воронично-черничными (Цинзерлинг, 1932; Яковлев, Воронова, 1959; Kalela, 1961; Василевич, 2004 б) объяснимо исходя из нейтральности *Vaccinium myrtillus* в сочетании с негативным характером зависимости от теплообеспеченности лета у *Empetrum nigrum* s. l. Аналогичным образом, смена южно- и среднетаежных аконитовых ельников северотаежными гераневыми (Василевич, 2004 а; Kucherov, 2008) имеет под собой замещение микротермного *Aconitum septentrionale* на более толерантную к условиям прохладного северного лета *Geranium sylvaticum*, возможно, южнее конкурентно подавляемую аконитом. В северной тайге Архангельской области этот переход можно наблюдать в пределах одной местности при подъеме с 1-й пойменной террасы р. Кулой на 2-ю (Кучеров, 2012). Однако, синтаксономия еловых лесов региона еще недостаточно разработана на уровне субассоциаций и вариантов, особенно для заболоченных ельников северной тайги, что не позволяет придать сделанному выводу универсальный характер.

Выводы

1. В ельниках средней и северной тайги Европейской России покрытие значительной части видов растений достоверно изменяется по градиентам факторов макроклимата.

2. Наиболее сильные зависимости от факторов теплообеспеченности (в особенности – от радиационного баланса) наблюдаются у субгекистотермов близ южных границ их ареалов и имеют негативный характер. Для микротермных видов с позитивным характером зависимостей от суммы градусо-дней выше 10 °C и других факторов теплообеспеченности более обычны умеренно сильные либо слабые связи. Сказанное справедливо и в отношении зависимостей видов от факторов океаничности / континентальности климата.

3. Связи растений еловых лесов с факторами макроклимата опосредованы эдификаторной ролью *Picea abies* s. l., а также экологическими условиями, характерными для конкретных ландшафтов.

4. Зависимость растений от факторов макроклимата более выражена у сопутствующих видов, нежели у доминантов. В условиях экологического оптимума, особенно при доминировании, большинство видов растений демонстрируют ослабленные связи с климатическими факторами либо (чаще) нейтральность в отношении последних.

5. Известные на сегодня закономерности широтного замещения синтаксонов еловых лесов средней и северной тайги Европейской России подтверждаются зависимостями доминантов приземных ярусов соответствующих сообществ от климатических факторов.

Благодарности

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. доц. С.В. Дегтевой (ИБ КомиНЦ УрО РАН) за ценные замечания в процессе написания статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме № 012 201255611.

Список литературы

Александрова В.Д., Юрковская Т.К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л.: Наука, 1989, 64 с.

Алисов Б.П., Полтараус Б.В. Климатология. 2-е изд. М.:

References

Aleksandrova V.D., Yurkovskaya T.K. Geobotanical subdivision of the Nonblack Soil Belt of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka Publ., 1989, 64 p. (in Russian)

Изд-во МГУ, 1974, 299 с.

Атлас Архангельской области. М.: ГУГК, 1976, 72 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.

Василевич В.И. Ельники черничные Европейской России. *Бот. журн.*, 2004 б, т. 89, № 11, с. 1728-1739.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969, 232 с.

Василевич В.И. Травяные ельники Европейской России. *Бот. журн.*, 2004 а, т. 89, № 1, с. 13-27.

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Ельники кисличные Европейской России. *Бот. журн.*, 2004 б, т. 89, № 10, с. 1573-1587.

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Сфагновые ельники Европейской России. *Бот. журн.*, 2004 а, т. 89, № 5, с. 734-748.

Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2007, 304 с.

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

Карта почвообразующих пород Европейской части СССР М 1 : 4 000 000. М.: ГУГК, 1968.

Катенин А.Е. Растительность лесотундрового стационара. *Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры.* Л.: Наука, 1972, с. 118-259.

Кекишева Ю.Е. Разнообразие сообществ еловых лесов западной части подзоны средней тайги Архангельской области: Автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2010, 20 с.

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

Кучеров И.Б. Еловые леса верховий р. Кулой. *Современные проблемы притундровых лесов*: Материалы всерос. конф. с международ. участ. Архангельск: САФУ, 2012, с. 162-172.

Кучеров И.Б. Зависимость состава и обилия видов растений от типа почвообразующей породы и механического состава почв в сосняках средней и северной тайги Европейской России. *Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр.*, 2015, № 6, с. 3-18.

Кучеров И.Б. Типы изменений проективного покрытия растений приземных ярусов в сосняках средней и северной тайги Европейской России по градиентам климатических факторов. *Тр. КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования*, 2013, № 6, с. 38-51.

Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России. *Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология*, 2012, № 3(19),

Alisov B.P., Poltaraus B.V. Climatology. 2nd ed. Moscow: Moscow Univ. Publ., 1974, 299 p. (in Russian)

Atlas of the Arkhangelsk Region. Moscow: Dept. Geodesy & Mapping Publ., 1976, 72 p. (in Russian)

Böcher T.W. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København: C.A. Reitzels Forlag, 1954, 336 p.

Budyko M.I. Global ecology. Moscow: «Mysl'» Publ., 1977. 327 p. (in Russian)

Cajander A.K. Über Waldtypen in allgemeinen. *Acta Forest. Fenn.*, 1921, v. 20, no. 1, 41 s.

Chertovskoy V.G. Spruce forests of the European part of the USSR. Moscow: Forest Industry Publ., 1978, 176 p. (in Russian)

Czerepanov S.K. Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim). St.Petersburg: «Mir i semya – 95», 1995, 991 p.

Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998, 297 p.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart: Ulmer, 1996, 839 s.

Du Rietz G.E. Zur Methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien: A. Holzhausen, 1921, 267 s.

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobot.*, 1992, bd 18, s. 1-258.

Fedorchuk V.N., Neshataev V.Yu., Kuznetsova M.L. Forest ecosystems of north-west areas of Russia: Typology, dynamics, and sylvicultural pecularities. St.Petersburg: St.Petersb. Sci. Res. Inst. Sylviculture. Publ., 2005. 382 p. (in Russian)

Geiger R. The climate near the ground. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1957, 494 p.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986, 1172 p.

Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa*, 1992, v. 1, pp. 1-85.

Kalela A. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. *Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*, 1961, v. 16 (suppl.), s. 65-83.

Kamelin R.V. Materials on the history of flora of Asia (Al Tai Mts. area). Barnaul: Barnaul Univ. Publ., 1998, 240 p. (in Russian)

Katenin A.E. Vegetation of the forest-tundra research station. *Soils and vegetation of East-European forest-tundra.* Leningrad: Nauka Publ., 1972, pp. 118-259. (in Russian)

Kekisheva Yu.E. Diversity of spruce forest communities in the western part of the middle-boreal subzone of the Arkhangelsk Region: Authorized summ. of the PhD thesis in biology. St.Petersburg: BIN RAS, 2010, 20 p. (in Russian)

Kleopov Yu.D. Analysis of the broad-leaved forest flora in the European part of the USSR. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1990, 352 p. (in Russian)

с. 46-80.

Кучеров И.Б., Кутенков С.А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России. *Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр.*, 2012, № 1, с. 16-32.

Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область). *Бот. журн.*, 2010, т. 95, № 9, с. 1268-1301.

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.

Лакин Г.Ф. Биометрия. 4-е изд. М.: Высш. школа, 1990, 352 с.

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

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980, 480 с.

Микроклимат СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 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.

Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957, 405 с.

Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986, 225 с.

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: Региональная фенология. М.: Пасьва, 2005, 288 с.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. 2-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952, 599 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974, 244 с.

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

Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб.: СПбНИИЛХ, 2005, 382 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, 376 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983, 198 с.

Kleopov Yu.D. The main aspects of development of the broad-leaved forest flora in the European part of the USSR. *Materials on the history of flora and vegetation of the USSR*. Moscow; Leningrad: Ac. Sci. USSR Publ., 1941, v. 1. pp. 183-256. (in Russian)

Kucherov I.B. Chorological pattern in the *Aconito-Piceetum* in middle and northern taiga of European Russia. *Abhandl. Westfälisch. Mus. Naturkunde*, 2008, Hf ¾, pp. 313-324.

Kucherov I.B. Response of plant composition and abundance to bedrock differences and soil texture in Scots pine forests of middle- and northern-boreal subzones of European Russia. *Proccedings Karelian Sci. Center RAS. Series Biogeogr.*, 2015, no. 6, pp. 3-18. (in Russian)

Kucherov I.B. Spruce forests of the Kuloi R. upper reaches. *Current problems of subarctic woodlands*: *Proccedings* All-in Russian Conf. with Intern. Particip. Arkhangelsk: North. Arct. Federal Univ. Publ., 2012. P. 162–172. (in Russian)

Kucherov I.B. Types of changes in cover of ground layer plants in Scots pine forests of northern and middle taiga in Europaean Russia along the climatic factor gradients. *Proccedings Karelian Sci. Center RAS. Series Ecol. Research*, 2013, no. 6, pp. 38-51. (in Russian)

Kucherov I.B., Kutenkov S.A. Peatmoss-feathermoss and peatmoss dwarfshrub Scots pine forests in northern- and middle-boreal-subzones of European Russia. *Proccedings Karelian Sci. Center RAS. Series Biogeogr.*, 2012, no. 1, pp. 16-32. (in Russian)

Kucherov I.B., Razumovskaya A.V., Churakova E.Yu. Spuce forests of the «Kenozersky» National Park (Arkhanghelsk Region). *Bot. Journ.*, 2010, v. 95, no. 9, pp. 1268-1301. (in Russian)

Kucherov I.B., Zverev A.A. Lichen Scots pine forests in northern- and middle-boreal-subzones of European Russia. *Proccedings Tomsk State Univ. Biology*, 2012, v. 3, no. 19, pp. 46-80. (in Russian)

Kuchko A.A. Snow cover in Kivach Reserve forests and its influence upon soil frost penetration and thawing. *Proccedings Kivach Reserve*, Petrozavodsk: Karelia Publ., 1968, v. 1, pp. 159-171. (in Russian)

Lakin G.F. Biometrics. 4th ed. Moscow: High School Publ., 1990, 352 p. (in Russian)

Malkov V.N., Gurkalo E.I., Monakhova L.B, Shavrina E.V., Gurkalo V.A., Franz N.A. Karst and potholes of the Pinega area. Moscow: «ECOST» Publ., 2001, 208 p. (in Russian)

Map of bedrock of the European part of the USSR M 1 : 4 000 000. Moscow: Main Dept. Geodesy and Mapping, 1968. (in Russian)

Melekhov I.S. Forest science. Moscow: Forest Industry Publ., 1980, 480 p. (in Russian)

Microclimate of the USSR. Leningrad: Hydro-meteorol. Publ., 1967, 286 p. (in Russian)

Morozova O.V., Korotkov V.N. Classification of forest vegetation in the Kostomuksha Nature Reserve. *Nature Reserve Management*, Moscow, 1999, v. 5, pp. 56-

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

Чертовской В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978, 176 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984, 288 с.

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

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968, 236 с.

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

Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое ограничение и разделение Арктики. *Арктическая флористическая область*. Л.: Наука, 1978, с. 9-104.

Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука, 1966, 94 с.

Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959, 190 с.

Böcher T.W. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København: C.A. Reitzels Forlag, 1954. 336 p.

Cajander A.K. Über Waldtypen in allgemeinen. *Acta Forest. Fenn.*, 1921, v. 20, no. 1, 41 s.

Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998, 297 p.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart: Ulmer, 1996, 839 s.

Du Rietz G.E. Zur Methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien: A. Holzhausen, 1921, 267 s.

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen 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.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986, 1172 p.

Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa*, 1992, v. 1, pp. 1-85.

Kalela A. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. *Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo*, 1961, v. 16 (suppl.), s. 65-83.

Kucherov I.B. Chorological pattern in the *Aconito-Piceetum* in middle and northern taiga of European Russia. *Abhandl. Westfälisch. Mus. Naturkunde*, 2008, Hf ¾, pp. 313-324.

NASA surface meteorology and solar energy. 2006. Available at: http://eosweb.larc.nasa.gov (accessed 15 May 2006).

Siren G. The development of spruce forest on raw humus 78. (in Russian)

NASA surface meteorology and solar energy. 2006. Available at: http://eosweb.larc.nasa.gov (accessed 15 May 2006).

Nazimova D.I. Climatic ordination of forest ecosystems as a basis for their classification. *Forest Sci.*, 1995, no. 4, pp. 63-71. (in Russian)

Neischtadt M.I. Forest history and palaeogeography of the USSR in the Holocene. Moscow: Ac. Sci. Publ., 1957, 405 p. (in Russian)

Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. Climate and montane forests of Southern Siberia. Novosibirsk: Nauka Publ., 1986, 225 p. (in Russian)

Popov P.P. Norway and Siberian spruce: structure, intergradations and differentiation of population systems. Novosibirsk: Nauka Publ, 2005, 231 p. (in Russian)

Puzachenko Yu.G., Skulkin V.S. Structure of vegetation of the USSR forest zone: System analysis. Moscow: Nauka Publ, 1981, 276 p. (in Russian)

Schmidt V.M. Mathematical methods in botany. Leningrad: Leningr. Univ. Publ., 1984, 288 p. (in Russian)

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

Solovyov A.N. Biota and climate in the XX century: Regional phenology. Moscow: Pas'va Publ., 2005, 288 p. (in Russian)

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

Tkachenko M.E. Basic forest science. 2nd ed. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat Publ., 1952, 599 p. (in Russian)

Tolmachev A.I. On the history of origin and evolution of dark-coniferous boreal forest. Moscow; Leningrad: Ac. Sci. USSR Publ., 1954, 156 p. (in Russian)

Tolmachev A.I. Introduction to plant geography. Leningrad: Leningr. Univ. Publ., 1974, 244 p. (in Russian)

Tsyganov D.N. Phytoindication of ecological factors in the hemiboreal forest subzone. Moscow: Nauka Publ., 1983, 198 p. (in Russian)

Tukhanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 1980, v. 67, 105 p.

Vasilevich V.I. Blackberry spruce forests of European Russia. *Bot. Journ.* 2004 b, v. 89, no. 11, pp. 1728-1739. (in Russian)

Vasilevich V.I. Dominant-floristic approach to definition of vegetation associations. *Bot. Journ.*, 1995, v. 80, no. 6, pp. 28-39. (in Russian)

Vasilevich V.I. Herb spruce forests of European Russia. *Bot. Journ.* 2004 a, v. 89, no. 1, pp. 13-27. (in Russian)

Vasilevich V.I., Bibikova T.V. Peatmoss spruce forests of European Russia. *Bot. Journ.* 2004 a, v. 89, no. 5, pp. 734-748. (in Russian)

Vasilevich V.I., Bibikova T.V. Sorrel spruce forests of European Russia. *Bot. Journ.* 2004 b, v. 89, no. 10, pp. 1573-1587. (in Russian)

Vasilevich V.I. Statistical methods in phytocoenology. Leningrad: Nauka Publ., 1969, 232 p. (in Russian)

sites in Northern Finland and its ecology. *Acta Forest. Fenn.*, 1955, v. 62, 408 p.

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

Tukhanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 1980, v. 67, 105 p.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland. *Norrlinia*, 1997, no. 6, pp. 1-123.

Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1968, 1001 s.

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

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland. *Norrlinia*, 1997, no. 6, pp. 1-123.

Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1968, 1001 s.

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

Yakovlev F.S., Voronova V.S. Forest types of Karelia and their natural subdivision. Petrozavodsk: KASSR St. Publ., 1959, 190 p. (in Russian)

Yurtsev B.A. Flora of Suntar-Khayata: Problems of history of alpine landscapes of North-Eastern Siberia. Leningrad: Nauka Publ., 1968, 236 p. (in Russian)

Yurtsev B.A. Hypoarctic phytogeographical belt and the origin of its flora. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 1966, 94 p. (in Russian)

Yurtsev B.A. Problems of phytogeography of North-Eastern Asia. Leningrad: Nauka Publ., 1974, 160 p. (in Russian)

Yurtsev B.A., *Kamelin R.V.* The main concepts and terms of florology. Perm: Perm Univ. Publ., 1991, 80 p. (in Russian)

Yurtsev B.A., *Tolmachev A.I.*, *Rebristaya O.V.* Floristic delimitation and subdivision of the Arctic. *Arctic floristic region*. Leningrad: Nauka Publ., 1978, pp. 9-104. (in Russian)

Zinserling Yu.D. Geography of plant cover of the North-West of European part of the USSR. Leningrad: Ac. Sci. USSR Publ., 1932, 376 p. (in Russian)

Zverev A.A. Information technologies in plant cover studies. Tomsk: Tomsk Univ. Publ., 2007. 304 p. (in Russian)

LINEAR RESPONSE OF PLANT COMPOSITION AND ABUNDANCE TO CLIMATIC FACTORS IN NORTHERN- AND MIDDLE-BOREAL SPRUCE FORESTS OF EUROPAEAN RUSSIA

Kucherov Ilya Borisovich

Cand. Biol. sci., senior researcher, Department of General geobotany, Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Science; 2, Prof. Popov street, St.-Petersburg, 197376, Russia; atragene@mail.ru

Key words
spruce forests
climatic factors
correlation analysis
latitudinal zonation
continentality
subhecistotherms
microtherms
middle and northern taiga
European Russia

Abstract. Regularities of response in plant species composition and abundance to climatic factors, based upon the 15-year vegetation research, NASA SSE remote sensing dataset, and correlation analysis are discussed for the Norway spruce forests of northern and middle taiga of European Russia. The main laws of plant dependence upon summer heat supply and climate oceanicity/continentality are confirmed. Cases of variation in species climatic response in both different groups of spruce forest associations and spruce vs. Scots pine forests are overviewed.

Received for publication 05.10.2014