УДК 581.526.45:58.056(470.1+470.2)

ЛИНЕЙНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ СОСТАВА И ОБИЛИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ОТ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ СЕВЕРА И СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

И.Б. Кучеров

Ключевые слова
суходольные луга
боровые пустоши
климатические факторы
корреляционный анализ
широтная зональность
континентальность
Европейская Россия

Аннотация. Проведен анализ зависимостей состава и обилия видов растений на суходольных лугах и боровых пустошах севера и северо-запада Европейской России от климатических факторов по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки с использованием корреляционного анализа. Выявлены основные типы линейной зависимости видов от теплообеспеченности вегетационного периода, океаничности/континентальности климата и влажности воздуха. Обсуждаются отличия подобных зависимостей для одних и тех же видов на суходольных лугах различных типов, а также на лугах сравнительно с сосновыми и еловыми лесами (коренной растительностью суходольно-луговых местообитаний).

Поступила в редакцию 05.10.2015

Введение

Предлагаемая работа продолжает серию публикаций, посвященных влиянию факторов макроклимата на растения в различных типах сообществ севера Европейской России (Кучеров, 2013б, 2015), и нацелена на освещение климатических зависимостей у растений суходольных лугов и боровых пустошей. Эти сообщества являются преимущественно вторичными, развившимися на месте коренных хвойных либо сериальных мелколиственных лесов (Шенников, 1941; Работнов, 1984; и др.). Однако большинство суходольно-луговых растений флороценогенетически являются исходно лесными (Ниценко, 1969), и мы вправе ожидать от них таких же либо сходных реакций на изменение климатических параметров, как и у лесных видов.

В составе луговой растительности отсутствуют столь мощные эдификаторы, как деревья таежных лесов (Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980; Пузаченко, Скулкин, 1981). В силу отсутствия древесного яруса, луговые биотопы по сравнению с лесными характеризуются более выраженной инсоляцией, в общем случае приводящей к быстрому прогреванию воздуха в дневные часы, но это неизбежно сопровождается более сильным выхолаживанием ночью, а также в любое время суток под влиянием ветра. Весной здесь раньше сходит снег, однако при наступлении зимы снежный покров устанавливается тоже раньше, нежели в лесу (Кучко, 1968). В целом на лугах наблюдаются более выраженные суточные и сезонные колебания температуры и влажности воздуха (Geiger, 1957; Stoutjesdijk, Barkman, 1992), т.е. более континентальный микроклимат сравнительно с лесами той же местности.

Многим луговым ассоциациям свойственен (в том числе и под влиянием человека) достаточно протяженный ареал, охватывающий более чем одну природную зону (Василевич, Бибикова, 2007а,б). В них как по числу таксонов, так и по обилию преобладают широко распространенные полизональные виды (Walter, 1968; Толмачев, 1973; Кучеров, Науменко, 2000; Шмидт, 2005; Кучеров, 2016). Сама приуроченность видов к открытым экотопам подразумевает широкий диапазон толерантности ко многим климатическим факторам (Gimingham, 1972; Grime, 1979). Сказанное заставляет внимательно отнестись к возможным зависимостям луговых растений от изменений параметров макроклимата, а также к сопоставлению подобных зависимостей у луговых и у лесных видов.

© 2016 *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

Использованные данные и методика работы

В основу расчетов положено 468 геоботанических описаний суходольных лугов и боровых пустошей, сделанных в 1996-2013 гг. в экспедициях на севере и северо-западе Европейской России. Описания выполнены в 14 географических пунктах, в том числе 5 в Архангельской обл. (левобережные верховья р. Кулой, кенозерская и лекшмозерская части национального парка «Кенозерский», окрестности п. Богдановский в среднем течении р. Устьи и п. Урдома в низовьях р. Вычегды), по 2 в Республиках Карелия (южный берег губы Чупа и заповедник «Кивач») и Коми (Якшинский и Верхнепечорский участки Печоро-Илычского заповедника). По 1 пункту находятся в Ленинградской (долина р. Соминки, притока р. Чагоды), Вологодской (среднее течение р. Кемы), Новгородской (национальный парк «Валдайский»), Псковской (район курганной группы близ д. Назимово в Куньинском р-не) и Смоленской (долина р. Западной Двины при впадении р. Межи) областях. Два из числа названных пунктов (Чупа и Кулой) расположены в северной, 7 – в средней, и 5 – в южной подзонах тайги.

Как и ранее для сосняков (Кучеров, 2013б) и ельников (Кучеров, 2015), классификация растительности выполнена с использованием программы IBIS 6.2 (Зверев, 2007) и доминантно-флористического подхода. Последний предполагает выделение синтаксонов по доминантам с последующим уточнением их объема с помощью диагностических групп экологически близких видов (Василевич, 1995). Выделены следующие группы суходольно-луговых ассоциаций: 1) тонкополевицевые (Василевич, Бибикова, 2007б) и душистоколосковые, с доминированием *Agrostis tenuis* и/или *Anthoxanthum odoratum*, 2) щучковые, с господством *Deschampsia cespitosa* (Василевич, Бибикова, 2007а), 3) сериальные ежево-лугоовсяницевые по залежи, с согосподством *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* и *Phleum pratense*, 4) белоусовые, с преобладанием *Nardus stricta*, 5) мелкоосоковые, с господством либо согосподством *Carex nigra* (Разумовская и др., 2012). Выделяются также боровые пустоши, которые мы, вслед за В.И. Василевичем (2008), относим к особому, независимому от лугового, хотя и близкому к последнему типу растительности с преобладанием в травяном покрове *Pilosella officinarum* и других надземноползучих, корнеотпрысковых и поверхностно-корневищных розеточных ксеромезофитов. Помимо этого, рассматривается выборка суходольных лугов и боровых пустошей в целом. Наряду с перечисленными группами ассоциаций, она включает также красноовсяницевые и наземновейниковые луга (с доминированием соответственно *Festuca rubra* либо *Calamagrostis epigeios*) и луговиковые (из *Avenella flexuosa* s. l.) пустоши, представленные небольшим числом описаний в малом (< 5) числе пунктов.

Обилие видов выражено через их проективное покрытие (ПП), усредненное по группам ассоциаций и географическим пунктам для минимизации случайного варьирования. Как и в предыдущих публикациях (Кучеров, 2013б, 2015), каждому из пунктов сопоставлена координатная ячейка (градус широты на градус долготы) в базе данных глобальной спутниковой метеосъемки NASA SSE с метеопараметрами, усредненными за 22 года наблюдений [1983-2005 (NASA…, 2006)]. Использование этой базы обусловлено стремлением основываться на регулярной сети метеорологических наблюдений, приближенных по времени к периоду выполнения описаний. Учтены 6 климатических факторов, из них 5 те же, что и для хвойных лесов (Кучеров, 2013б, 2015). В качестве факторов, характеризующих теплообеспеченность вегетационного периода, были избраны сумма превышений температур над 10 °С в дни со среднесуточными температурами воздуха выше 10 °С («сумма градусо-дней выше 10 °С»), число дней в году со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °С и радиационный баланс для усредненного месяца года. О методике расчета значений радиационного баланса написано в предыдущей статье (Кучеров, 2015). Для оценки океаничности/континентальности

климата использованы коэффициент континентальности В. Конрада (Tukhanen, 1980; Поликарпов и др., 1986; Назимова, 1995) и годовая полуамплитуда температур на поверхности почвы (NASA…, 2006). Дополнительно к этим факторам, учтена относительная влажность воздуха самого жаркого месяца лета (июля). Этот показатель существенно влияет на водный и тепловой режимы растений (Микроклимат СССР, 1967; Шашко, 1967; Larcher, 1976; Dahl, 1998; Heinken, Zippel, 1999). При этом он не связан выраженными корреляционными зависимостями ни с факторами теплообеспеченности, ни с факторами океаничности/континентальности климата (в обоих случаях коэффициент силы влияния фактора $r^2 \leq 0.3$). Амплитуды значений всех факторов представлены в табл. 1.

Таблица 1. Амплитуды значений климатических факторов на севере и северо-западе Европейской России

Amplitudes of climatic factor values in the north and north-west of European Russia

Фактор	Размерность	Амплитуды значений факторов						
		1	2	A	B	C	D	В целом
n		5	8	5	2	5	2	14
ΣT>10	°C	569–817	281–595	569–817	281–484	451–595	388–468	281–817
Σd>0	дн.	189–214	143–175	189–214	153–175	165–172	143–153	143–214
R	ккал/(см^2×мес.)	3.16–3.60	2.96–3.43	3.16–3.60	2.96–3.19	3.22–3.41	3.26–3.43	2.96–3.60
Δt ann	°C	18.7–19.8	19.4–21.7	18.7–19.8	19.4–19.5	20.3–21.1	21.1–21.7	18.7–21.7
K	б/р	31.8–36.9	34.4–45.6	31.8–36.9	34.4–35.6	38.3–40.7	44.4–45.6	31.8–45.6
φ	%	62.9–67.9	61.2–69.3	62.9–67.9	68.6–69.3	61.2–67.2	66.8	61.2–69.3

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), φ – относительная влажность воздуха, %; n – число пунктов метеонаблюдений. Подзоны тайги: 1 – южная; 2 – средняя и (в Карелии и Архангельской обл.) северная. Секторы и регионы севера и северо-запада Европейской России: A – Северо-Западный регион, B – Карелия, C – бассейн Северной Двины и ее притоков, D – бассейн верхней Печоры.

Для оценки зависимостей ПП видов от перечисленных выше факторов, с помощью программы STATISTICA 7 рассчитаны коэффициенты корреляции (r) и установлены уравнения линейных регрессий. Сравнительно с аналогичным анализом для ельников (Кучеров, 2015), изучаемая территория расширена до подзоны южной тайги включительно. Тем не менее, как и в случае ельников, нами принята гипотеза линейной зависимости, поскольку территорию не пересекают границы зонального либо провинциального ранга (Александрова, Юрковская, 1989). Расчеты велись отдельно для каждой из групп ассоциаций, чтобы косвенно учесть влияние микроклимата соответствующих местообитаний (Geiger, 1957; Stoutjesdijk, Barkman, 1992). Травянистой растительности не свойственны мощные эдификаторы, сглаживающие микроклиматические различия между разнотипными местообитаниями. Поэтому масштаб подобных различий между различными группами луговых ассоциаций теоретически может быть выражен даже более значимо, нежели между различными группами ассоциаций лесных.

Анализируемые выборки невелики по объему, в большинстве случаев с числом географических пунктов n = 10-14 для разных групп ассоциаций. Несмотря на это, предпочтение отдано параметрическим критериям, позволяющим более надежно оценить силу влияния оцениваемых факторов сравнительно с непа-

раметрическими (Василевич, 1969; Шмидт, 1984). Однако следует помнить, что при данном объеме выборок абсолютные значения коэффициентов регрессии неустойчивы и потому непригодны для прогноза (Лакин, 1980). В ряде случаев (ежево-луговоовсяницевые, белоусовые и мелкоосоковые луга) объем выборки представляет собой еще меньшую величину (n = 6-8), что ведет к существенному возрастанию значений r^2. К соответствующим значениям мы относимся с осторожностью, ориентируясь на аналогичные зависимости у изучаемых видов, наблюдаемые в общей выборке и в группах ассоциаций с большим объемом наблюдений, а также на общеизвестные знания об экологии видов.

Результаты корреляционного анализа сведены в табл. 2. Ввиду большого объема материала, в таблице приводятся лишь те виды и связи, для которых значения r^2 составляют не менее 0.4; указания на менее значимые связи даны в тексте. На основании расчетов в таблице определены эколого-климатические группы видов, которым присвоены номера. В целях контроля в таблице приводится также экологическая характеристика видов по их реакции на климатические факторы с учетом фитоиндикационных шкал Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1992) и Э. Ландольта (Landolt, 1977). Корреляции, явно и с биологической точки зрения необъяснимо противоречащие данным индикационных шкал, исключены из рассмотрения как ложные.

При характеристике экологических свойств луговых растений по отношению к влажности почвы мы основываемся как на вышеупомянутых шкалах, так и (прежде всего) на шкалах Л.Г. Раменского и др. (1956), а также на других литературных источниках (Шенников, 1941; Работнов, 1984, 1985; Василевич, Бибикова, 2007а,б; Василевич, 2008). Сведения об ареалах сосудистых растений и мхов приводятся для внетропической области Северного полушария (Hultén, Fries, 1986; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Границы подзон таежной зоны в Европейской России приняты по В.Д. Александровой и Т.К. Юрковской (1989). 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).

Зависимость луговых растений от теплообеспеченности лета

Несмотря на достаточно далекое проникновение на север, местами даже севернее, чем зональная граница леса (Walter, 1968, 1973), суходольные луга достигают максимального распространения южнее, чем бореальные, особенно темнохвойные леса. Во многом это обусловлено хозяйственной деятельностью человека, плотностью населения и степенью освоенности территории, в пределах Европейского Севера закономерно возрастающей к югу. В северной тайге внепойменные луговые участки достаточно редки, за исключением районов давнего сельскохозяйственного освоения, особенно на сравнительно теплых (Larcher, 1976) карбонатных почвах (Шенников, Кондратьева, 1934). Наиболее широкое развитие суходольные луга приобретают в южной тайге и далее подтайге и/или зоне широколиственных лесов, лежащей за пределами нашего рассмотрения. Поэтому, в отличие от хвойных лесов (Кучеров, 2013б, 2015), негативную зависимость от факторов теплообеспеченности лета и/или продолжительности безморозного периода на лугах демонстрируют не столько гипоарктические и арктобореальные субгекистотермы (Du Rietz, 1921), находящиеся вблизи от южных границ своих ареалов, сколько бореальные микротермы (Du Rietz, 1921), достаточно широко распространенные. Список этих видов возглавляют таежные деревья-лесообразователи, на лугах представленные в виде подроста, и таежно-лесные виды трав, кустарничков и мхов из состава «свит» этих деревьев (Толмачев, 1954; Ниценко, 1969).

Позитивную зависимость от факторов теплообеспеченности лета проявляют бореонеморальные субмикротермы и неморальные мезотермы (Du Rietz, 1921), находящиеся близ северных границ своего распростране-

ния, а также (и в первую очередь) бореально-полизональные (Кучеров, 2016) луговые и пустошно-луговые виды, чьи ареалы уходят далеко на юг за пределы таежной зоны. Подобные виды могут как произрастать близ северных границ своих ареалов, так и быть широко распространены в пределах зоны тайги.

Таблица 2. Зависимости проективного покрытия растений боровых пустошей и суходольных лугов от факторов макроклимата

Dependences of plant species projective cover in dry grasslands and upland meadows upon macroclimatic factors

Вид	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T	TE	KE	TL	KL
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Суходольные луга и боровые пустоши в целом (n=14)										
Salix myrsinifolia	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.01*	-0.4*	2	4	6	3	3
	Σd>0	0.7*	0.5*	0.01*	-1.3*	2				
Climacium dendroides	R	-0.6	0.4	-8.7	29.7	1	**3**	5	3	3
Hylocomium splendens	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.004	3.2	1	**3**	6	3	3
Geranium sylvaticum s. l.	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	3.5*	1	**4**	4	**2**	3
	φ	0.7	0.4	0.3	-15.8	5				
Calamagrostis epigeios	ΣT>10	0.6	0.4	0.02	-9.2	2	**5**	7	3	3
	Σd>0	0.7*	0.5*	0.17*	-27.0*	2				
Cynosurus cristatus	ΣT>10	0.8*	0.6*	0.001*	-0.7*	2	**5**	3	3	3
	Σd>0	0.8*	0.6*	0.01*	-1.7*	2				
	K	-0.6	0.4	-0.04	1.8	3				
Briza media	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.003*	-1.03*	2	–	3	3	3
	Σd>0	0.8*	0.6*	0.02*	-3.4*	2				
Amoria hybrida s. l.	ΣT>10	0.6	0.4	0.001	-0.5	2	**6**	5	3	3
Lysimachia vulgaris	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.001*	-0.3*	2	–	–	**4**	3
Melampyrum nemorosum	ΣT>10	0.7*	0.4*	0.001*	-0.8*	2	**6**	4	**4**	4
	Σd>0	0.7*	0.5*	0.01*	-2.0*	2				
Plantago lanceolata	Σd>0	0.7*	0.5*	0.01*	-2.2*	2	–	3	3	3
Succisa pratensis	ΣT>10	0.6	0.4	0.01	-2.4	2	**5**	3	3	3
	Σd>0	0.7*	0.4*	0.04*	-6.4*	2				
Artemisia vulgaris	R	0.6	0.4	0.6	-2.0	2	**6**	–	**4**	3
Hieracium umbellatum	ΣT>10	0.6	0.4	0.004	-1.2	2	**6**	–	**4**	4
Cirriphyllum piliferum	ΣT>10	0.8*	0.6*	0.02*	-7.6*	2	3	6	3	2
	Σd>0	0.8*	0.7*	0.12*	-19.7*	2				
Rosa majalis	Δt ann	0.8*	0.6*	0.2*	-4.6*	4	6	**7**	3	**4**
	K	0.8*	0.7*	0.1*	-2.3*	4				
Equisetum pratense	Δt ann	0.7*	0.5*	1.1*	-22.5*	4	4	**7**	2	3
	K	0.8*	0.6*	0.3*	-11.1*	4				
Veronica longifolia	Δt ann	0.6	0.4	0.2	-4.4	4	6	**7**	4	**4**
	K	0.7*	0.4*	0.2*	-2.1*	4				
Galium boreale	Δt ann	0.7	0.4	0.6	-11.0	4	6	**7**	3	**4**
	K	0.7*	0.5*	0.2*	-5.2*	4				
Picea abies s. l. (подрост)	φ	0.6	0.4	0.04	-2.4	5	**3**	6	**2**	3

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Avenella flexuosa s. l.	φ	0.6	0.4	0.2	-12.7	5	–	**2**	3	2
Amoria repens	φ	0.6	0.4	0.5	-29.4	5	–	–	3	3
Pleurozium schreberi	φ	0.6	0.4	0.5	-30.5	5	3	**5**	3	3
Festuca pratensis	φ	-0.7*	0.6*	-0.5*	35.3*	6	3	3	3	3
Боровые пустоши (n=10)										
Juniperus communis s. l.	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.002*	1.1*	1	–	–	4	4
	R	-0.7	0.6	-1.6	5.6	1				
Festuca ovina	R	-0.8*	0.7*	-34.2*	117.2*	1	–	3	3	4
Campanula rotundifolia	R	-0.6	0.5	-2.2	7.5	1	5	–	4	3
Briza media	ΣT>10	0.6	0.4	0.001	-0.7	2	–	3	3	3
	Σd>0	0.7	0.4	0.01	-1.8	2				
Rumex thyrsiflorus	Σd>0	0.7	0.5	0.04	-6.5	2	**7**	7	**4**	4
Steris viscaria	ΣT>10	0.8*	0.7*	0.002*	-0.9*	2	**6**	4	**4**	3
	Σd>0	0.9*	0.8*	0.02*	-2.6*	2				
Berteroa incana	ΣT>10	0.7	0.5	4E-4	-0.2	2	**6**	7	**4**	4
	Σd>0	0.6	0.4	0.003	-0.6	2				
Chrysaspis aurea	ΣT>10	0.8*	0.7*	2E-4*	-0.1*	2	**6**	4	3	4
	Σd>0	0.8*	0.7*	0.001*	-0.2*	2				
Plantago lanceolata	ΣT>10	0.7	0.5	0.002	-0.6	2	–	3	3	3
	Σd>0	0.8*	0.6*	0.01*	-1.9*	2				
Jasione montana	ΣT>10	0.6	0.4	0.003	-1.4	2	**6**	3	**5**	3
	Σd>0	0.6	0.4	0.02	-3.6	2				
Campanula patula	ΣT>10	0.7	0.4	4E-4	-0.2	2	**6**	4	3	4
Artemisia campestris	ΣT>10	0.7	0.5	0.02	-7.2	2	**6**	5	**4**	4
	Σd>0	0.7	0.5	0.11	-18.0	2				
Polytrichum juniperinum	ΣT>10	0.8*	0.6*	0.01*	-3.0*	2	2	–	–	–
	Σd>0	0.8*	0.7*	0.07*	-10.2*					
Pogonatum urnigerum	Σd>0	0.7*	0.5*	0.001*	-0.1*	2	2	6	–	–
Cladonia cornuta	Σd>0	0.6	0.4	0.02	-3.4	2	–	–	–	–
Oberna behen	ΣT>10	0.6	0.4	2E-4	-0.1	2	–	–	3	3
	φ	-0.8*	0.6*	-0.02*	1.6*	6				
Antennaria dioica	Δt ann	0.8*	0.7*	3.3*	-64.0*	4	–	–	2	3
	K	0.8*	0.7*	0.8*	-29.6*	4				
Dactylis glomerata	φ	-0.7	0.5	-0.1	6.3	6	–	3	4	3
Trifolium medium	φ	-0.7	0.5	-0.3	20.0	6	6	4	4	3
Erigeron acris	φ	-0.7	0.5	-0.05	3.3	6	5	**7**	4	**4**
Centaurea jacea	φ	-0.7	0.5	-0.3	20.3	6	–	**5**	3	3
Тонкополевицевые и душистоколосковые луга (n=13)										
Deschampsia cespitosa	R	-0.7	0.5	-13.0	45.5	1	–	–	3	3
Alchemilla baltica	ΣT>10	-0.7*	0.5*	-0.01*	4.0*	1	–	–	–	–
	Σd>0	-0.7*	0.5*	-0.04*	7.4*	1				
Climacium dendroides	R	-0.6	0.4	-23.9	81.3	1	**3**	5	3	3

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Festuca rubra	ΣT>10	-0.8*	0.6*	-0.01*	10.3*	1	6	5	–	3
	φ	0.7	0.4	0.7	-43.1	5				
Chrysaspis aurea	R	0.6	0.4	0.4	-1.3	2	**6**	4	3	4
Melampyrum nemorosum	Σd>0	0.6	0.4	0.01	-1.4	2	**6**	4	**4**	4
Plantago lanceolata	ΣT>10	0.7*	0.6*	0.004*	-1.7*	2	–	3	3	3
	Σd>0	0.7*	0.5*	0.03*	-4.4*	2				
Tanacetum vulgare	R	0.6	0.4	1.7	-5.5	2	**6**	4	**4**	4
Leucanthemum vulgare s. l.	R	0.6	0.4	14.7	-45.2	2	–	3	**4**	3
Briza media	ΣT>10	0.7*	0.5*	0.007*	-3.0*	2	–	3	3	3
	Σd>0	0.8*	0.7*	0.05*	-8.8*	2				
	Δt ann	-0.6	0.4	-0.9	19.3	3				
	K	-0.6	0.4	-0.2	9.6	3				
Equisetum pratense	Δt ann	0.7*	0.6*	2.0*	-39.5*	4	4	**7**	2	3
	K	0.8*	0.6*	0.5*	-18.9*	4				
Plantago major	K	0.6	0.4	0.1	-3.7	4	–	–	3	3
Cirsium heterophyllum	Δt ann	0.7	0.4	1.2	-23.3	4	4	5	2	**4**
	K	0.7*	0.5*	0.3*	-11.1*	4				
Trollius europaeus	φ	0.6	0.4	0.2	-14.6	5	**3**	5	**2**	3
Amoria repens	φ	0.6	0.4	1.1	-68.4	5	–	–	3	3
Prunella vulgaris	φ	0.7	0.4	0.6	-39.0	5	–	3	3	3
Betula pendula (подрост)	φ	-0.6	0.4	-0.03	2.7	6	–	–	3	3
Phleum pratense	φ	-0.7*	0.5*	-1.1*	78.7*	6	–	5	3	3
Festuca pratensis	φ	-0.7*	0.5*	-0.7*	47.8*	6	3	3	3	3
Brachythecium albicans	φ	-0.7	0.5	-1.5	105.4	6	3	5	–	–
Щучковые луга (n=12)										
Picea abies s. l. (подрост)	ΣT>10	-0.6	0.4	5E-4	0.3	1	**3**	6	**2**	3
	R	-0.7	0.4	-0.4	1.5	1				
Salix phylicifolia	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.002	1.1	1	–	–	3	2
	R	-0.7	0.4	-1.5	5.2	1				
Betula pubescens (подрост)	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.002	1.6	1	–	–	3	3
Equisetum sylvaticum	R	-0.6	0.4	-7.3	25.1	1	**4**	–	3	3
Geranium sylvaticum s. l.	ΣT>10	-0.6	0.4	-0.01	4.0	1	**4**	4	**2**	3
Melampyrum pratense s. l.	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.001	0.9	1	5	3	3	3
	R	-0.6	0.4	-1.2	4.0	1				
Aulacomnium palustre	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.002	1.4	1	**2**	6	3	3
	R	-0.7*	0.5*	-2.0*	6.9*	1				
Climacium dendroides	ΣT>10	-0.7	0.4	-0.004	2.8	1	**3**	5	3	3
	R	-0.7	0.4	-3.6	12.3	1				
	φ	0.6	0.4	0.2	-12.2	5				
Pleurozium schreberi	R	-0.6	0.4	-5.3	18.0	1	**3**	5	3	3
	φ	0.6	0.4	0.3	-18.1	5				

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Salix myrsinifolia	ΣT>10	0.7	0.5	0.01	-3.4	2	4	6	3	3
	Σd>0	0.7*	0.6*	0.1*	-9.9*	2				
Calamagrostis epigeios	ΣT>10	0.7	0.4	0.004	-1.8	2	**5**	7	3	3
	Σd>0	0.7	0.5	0.03	-5.3	2				
Festuca pratensis	R	0.6	0.4	10.0	-30.6	2	3	3	3	3
Hypericum maculatum	R	0.7	0.5	15.7	-49.1	2	**5**	3	2	3
Lysimachia vulgaris	Σd>0	0.7	0.4	0.02	-3.2	2	–	–	**4**	3
Melampyrum nemorosum	ΣT>10	0.7	0.4	0.003	-1.5	2	**6**	4	**4**	4
	Σd>0	0.7	0.4	0.02	-4.0	2				
Plantago lanceolata	Σd>0	0.7	0.5	0.01	-2.0	2	–	3	3	3
Tanacetum vulgare	R	0.6	0.4	0.3	-0.9	2	**6**	4	**4**	4
Centaurea phrygia	R	0.7	0.5	15.7	-49.5	2	–	5	–	–
Cirsium palustre	Σd>0	0.6	0.4	0.01	-1.5	2	**5**	3	**4**	3
Equisetum pratense	Δt ann	0.8*	0.6*	0.8*	-16.6*	4	4	**7**	2	3
	K	0.8*	0.7*	0.2*	-8.5*	4				
Rumex longifolius	Δt ann	0.6	0.4	0.2	-3.1	4	6	–	2	**4**
	K	0.7*	0.5*	0.1*	-1.7*	4				
Veronica longifolia	K	0.6	0.4	0.1	-4.1	4	6	**7**	4	**4**
Galium boreale	Δt ann	0.6	0.4	0.8	-14.8	4	6	**7**	3	**4**
	K	0.6	0.4	0.2	-7.0	4				
Solidago virgaurea s. l.	Δt ann	0.6	0.4	0.5	-9.4	4	–	–	4	3
	K	0.7*	0.5*	0.1*	-5.0*	4				
Leucanthemum vulgare s. l.	Δt ann	0.8*	0.6*	1.2*	-23.5*	4	–	3	4	3
	K	0.8*	0.7*	0.3*	-11.3*	4				
Amoria repens	φ	0.6	0.4	0.7	-43.0	5	–	–	3	3
Trifolium medium	φ	-0.6	0.4	-0.2	14.1	6	6	4	4	3
Ежево-луговоовсяницевые луга по залежи (n=8)										
Briza media	R	0.8	0.6	5.5	-18.0	2	–	3	3	3
Elytrigia repens	ΣT>10	0.8	0.6	0.02	-7.6	2	**6**	7	3	3
	Σd>0	0.9*	0.8*	0.1*	-18.8*	2				
Oberna behen	R	0.8	0.6	0.9	-2.9	2	–	–	3	3
Pimpinella saxifraga	R	0.8	0.6	12.0	-38.5	2	–	5	3	4
Clinopodium vulgare	R	0.8	0.6	1.5	-4.8	2	–	3	**4**	3
Campanula glomerata	R	0.8	0.7	0.7	-2.2	2	–	7	**4**	3
Tanacetum vulgare	R	0.8	0.7	5.7	-18.3	2	**6**	4	**4**	4
Artemisia vulgaris	R	0.8	0.6	4.0	-13.1	2	**6**	–	**4**	3
Cirsium setosum	R	0.8	0.6	5.4	-17.0	2	–	–	**4**	3
Festuca pratensis	K	0.8*	0.7*	1.9*	-58.1*	4	3	3	3	3
Rumex longifolius	K	0.9*	0.8*	0.01*	-0.2*	4	6	–	2	**4**
Белоусовые луга (n=6)										
Avenella flexuosa s. l.	R	-0.9	0.8	-3.0	10.0	1	–	2	3	2

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Chamaepericlymenum suecicum	R	-0.8	0.7	-27.1	89.5	1	**4**	3	–	–
Climacium dendroides	R	-0.8	0.7	-38.9	128.3	1	**3**	5	3	3
Pleurozium schreberi	ΣT>10	-0.8	0.7	-0.02	12.4	1	**3**	5	3	3
Hylocomium splendens	R	-0.8	0.7	-39.3	129.8	1	**3**	6	3	3
Rhytidiadelphus subpinnatus	R	-0.8	0.7	-7.9	26.2	1	**2**	6	–	–
Picea abies s. l. (подрост)	ΣT>10	-0.9	0.7	-0.003	2.4	1	**3**	6	**2**	3
	φ	-0.8	0.7	0.3	-16.5	5				
Geranium sylvaticum s. l	R	-0.8	0.7	-2.6	8.8	1	**4**	4	2	3
	φ	0.8	0.7	0.2	-10.9	5				
Succisa pratensis	ΣT>10	0.8	0.7	0.02	-7.7	2	**5**	3	3	3
	Σd>0	0.8	0.7	0.2	-24.4	2				
Festuca rubra	K	0.9*	0.8*	0.4*	-13.4*	4	6	**5**	–	3
Polytrichum commune	K	0.9	0.8	0.3	-8.8	4	2	**6**	3	3
Melampyrum pratense s. l.	φ	0.8	0.7	0.04	-2.5	5	5	3	3	3
Phleum pratense	φ	-0.8	0.7	-1.3	92.0	6	–	5	3	3
Leucanthemum vulgare s. l.	φ	-0.8	0.7	-0.1	9.0	6	–	3	4	3
Мелкоосоковые луга (n=7)										
Salix phylicifolia	ΣT>10	-0.8	0.7	-0.001	0.6	1	–	–	3	2
	R	-0.8	0.7	-0.9	3.1	1				
Calamagrostis purpurea s. l.	ΣT>10	-0.8	0.7	-0.002	1.5	1	**4**	–	3	3
	R	-0.8	0.6	-1.9	6.5	1				
Juncus alpino-articulatus	R	-0.8	0.7	-1.3	4.2	1	–	6	3	2
Parnassia palustris	R	-0.8	0.7	-1.7	5.5	1	–	–	**2**	3
Philonotis fontana	ΣT>10	-0.8	0.7	-0.01	5.9	1	–	6	3	3
	R	-0.8	0.7	-9.1	30.3	1				
Caltha palustris	R	-0.9*	0.9*	-2.2*	7.5*	1	–	–	3	3
	φ	-0.8	0.7	0.1	-6.2	5				
Calamagrostis neglecta s. l.	ΣT>10	-0.9*	0.8*	-0.02*	12.3*	1	–	–	3	3
	R	-0.9*	0.9*	-17.9*	60.5*	1				
	φ	0.9*	0.9*	0.9*	-54.5*	6				
Ranunculus auricomus s. l.	Σd>0	0.9	0.7	0.02	-3.8	2	**6**	3	**4**	2
Trifolium pratense	K	-0.8	0.6	-0.05	1.9	3	–	**3**	3	3
Deschampsia cespitosa	Δt ann	0.9*	0.8*	12.6*	243.4*	4	–	–	3	3
	K	0.9	0.7	3.5	-122.3	4				

Прим. В заголовке таблицы: *r* – коэффициент корреляции, *b* и *a* – коэффициент и свободный член линейной регрессии. Т – эколого-климатические группы видов: 1 – субгекистотермы и бореальные микротермы; 2 – бореонеморальные и полизональные субмикротермы; 3 – субокеанические, 4 – континентальные; 5 – с позитивной, 6 – с негативной зависимостью от влажности воздуха; n – число географических пунктов. T_E и K_E, T_L и K_L – показатели теплообеспеченности и океаничности/континентальности климата соответственно по Х. Элленбергу (Ellenberg et al., 1992) и Э. Ландольту (Landolt, 1977). В шкалах Элленберга: T_E: 2 – индикатор холодных условий, 3–4 – прохладных, 5–6 – умеренно теплых, 7 – теплых; K_E: 2 – океанические виды, 3–4 – субокеанические, 5 – виды промежуточных условий, 6–7 – умеренно континентальные. В шкалах Ландольта: T_L: 2 – виды прохладного климата, 3 – с широкой амплитудой по фактору теплообеспеченности, 4 – теплолюбивые; K_L: 2 – субокеанические, 3 – с широкой

амплитудой по фактору континентальности, 4 – субконтинентальные. Значения показателей, отвечающие установленным эколого-климатическим группам видов, выделены полужирным шрифтом. Прочерк (–) – фактор не определен. 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 А. Энглера для сосудистых растений и по аналогичным ей традиционным системам для мхов и лишайников.

Основные доминанты суходольно-луговой растительности, произрастающие в условиях, близких к экологически оптимальным, как правило, будут нейтральны по отношению к факторам теплообеспеченности как минимум в условиях тех ассоциаций, где эти виды доминируют. Значения *r* и r^2, рассчитанные для таких видов, не будут достоверными. Нейтральности доминантов луговой растительности способствует и ее открытый (безлесный) характер, вследствие чего экологические условия на лугах в разных подзонах приближены друг к другу как минимум в отношении амплитуд колебаний температуры и влажности воздуха (см. выше). Виды, успешно адаптировавшиеся к подобным режимам, должны характеризоваться протяженными областями оптимумов по большинству климатических градиентов (Whittaker, 1967, 1975).

1. **Виды с негативной зависимостью от факторов теплообеспеченности лета** в первую очередь реагируют на изменения радиационного баланса. Последний непосредственно характеризует приход лучистой и тепловой энергии на единицу площади в единицу времени (Будыко, 1977) и в качестве такового напрямую влияет на зональное распределение гипоарктических и арктобореальных субгекистотермных, а также близких к ним по своему распространению микротермных видов. Наиболее сильная (r^2 0.7) и достоверная негативная зависимость ПП от радиационного баланса отмечена у *Festuca ovina* в растительном покрове боровых пустошей. *F. ovina* – доминант наиболее северной из пустошных ассоциаций Festuco ovinae-Cladinetum, формирующейся после вырубки лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосновых боров на песках (Василевич, 2008), в том числе в условиях северной тайги.

Столь же и даже более сильные (r^2 0.7-0.9) негативные связи отмечены на белоусовых лугах у *Salix phylicifolia, Avenella flexuosa* s. l., *Geranium sylvaticum* s. l., *Chamaepericlymenum suecicum, Climacium dendroides, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus subpinnatus,* на уровне тенденций (при уровне значимости $\alpha \leq 10\%$) – также у *Empetrum hermaphroditum*. Шведский дерен и шикша – гипоарктические виды, *Salix phylicifolia* и *Avenella flexuosa* s. l. – гипоаркто-бореальные (Раменская, 1983; Кучеров, Науменко, 2000). Прочие относятся к собственно бореальным либо (как *Climacium dendroides* и *Hylocomium splendens*) бореально-полизональным видам (Кучеров, 2016). Однако для многих из них характерен северотаежный «центр тяжести» ареала, будь то *Geranium sylvaticum* s. l. (incl. *G. krylovii*, *G. uralense*; Cajander, 1921; Hultén, Fries, 1986; Василевич, 2004, Кучеров, 2012), *Rhytidiadelphus subpinnatus* (Игнатов, Игнатова, 2004) или (в особенности) *Hylocomium splendens* (Cajander, 1921; Siren, 1955). Самой ассоциации лугов-белоусников, как и ее доминанту, свойствен амфиатлантический гипоаркто-бореально-монтанный ареал (Юрцев, 1966; Раменская, 1983). Но, с учетом малого объема выборки лугов данного типа, к высоким значениям r^2 стоит отнестись осторожно, несмотря на их объяснимость с экологической и ботанико-географической точек зрения. Сказанное справедливо и для мелкоосоковых лугов, где негативные связи сопоставимой силы присущи *Calamagrostis neglecta* s. l. (incl. *C. groenlandica*), *Juncus alpino-articulatus*, *Caltha palustris, Parnassia palustris, Philonotis fontana.*

Негативные зависимости умеренной силы (r^2 0.5-0.6) между покрытием и радиационным балансом наблюдаются у *Juniperus communis* s. l. (incl. *J. sibirica*), *Campanula rotundifolia* и (возможно)

Dicranum scoparium на боровых пустошах, у *Deschampsia cespitosa* на тонкополевицевых лугах (где вид не доминирует), у *Aulacomnium palustre* и подроста *Picea abies* s. l. на щучковых лугах, у *Calamagrostis purpurea* s. l. на мелкоосоковых, на уровне тенденций – у *Vaccinium uliginosum* и *Melampyrum pratense* s. l. (incl. subsp. *alpestre*) на белоусовых. *Aulacomnium palustre* и *Vaccinium uliginosum* – арктобореальные виды. *Campanula rotundifolia,* даже взятый в узком понимании таксона, – широко распространенный арктобореально-полизональный (арктонеморальный) вид с бореальным «центром тяжести» ареала (Кучеров, Науменко, 2000; Кучеров, 2016). *Deschampsia cespitosa* – гипоаркто-бореально-монтанный вид с обилием родственных таксонов, приуроченных к регионам с умеренно- и даже высокоарктическим климатом (Цвелев, 1964). Первичные щучковые луга, как известно, свойственны подгольцовому поясу гор Среднего и Южного Урала (Тюлина, 1931). У ряда других перечисленных видов, взятых в широком понимании, имеются гипоарктические либо гипоаркто-бореальные подвиды. Отнесение можжевельника к теплолюбивым видам у Э. Ландольта (Landolt, 1977; табл. 2), возможно, связано с тем, что *Juniperus sibirica* (= *J. communis* subsp. *nana* (Willd.) Syme) рассматривается им отдельно от *J. communis* s. str. Вдобавок, может сказываться тяготение можжевельника к известнякам (Ellenberg et al., 1992), выходы которых чаще встречаются в предгорьях либо низкогорьях. Несколько более спорным является вопрос с подростом ели. Однако, по нашим наблюдениям, ель действительно активнее селится на северо- и среднетаежных лугах, чем на южнотаежных, где в первую очередь поселяются мелколиственные виды деревьев.

Слабые (r^2 0.4) негативные связи с радиационным балансом отмечены для *Climacium dendroides* в общей выборке всех суходольных лугов, а также на тонкополевицевых и щучковых лугах. В условиях последних аналогичные зависимости наблюдаются также у *Salix phylicifolia, Melampyrum pratense* s. l. и у бореальных (Толмачев, 1954) видов *Equisetum sylvaticum* и *Pleurozium schreberi.* В общей выборке суходольных лугов очень слабая (r^2 0.3), но объяснимая (см. выше) отрицательная корреляция отмечена для *Nardus stricta.*

Сильные (r^2 0.7-0.8) негативные зависимости покрытия видов от суммы градусо-дней выше 10 °C отмечены лишь на белоусовых и мелкоосоковых лугах. В первом случае сильные связи демонстрируют *Pleurozium schreberi* и опять-таки подрост *Picea abies* s. l., во втором – *Salix phylicifolia, Calamagrostis neglecta, C. purpurea* s. l., *Philonotis fontana.* Возможно, с увеличением объема выборок для многих видов сила влияния фактора уменьшится.

Негативные зависимости умеренной силы (r^2 0.5-0.6) между покрытием и суммой градусо-дней проявляются в основном у тех же видов, которые аналогичным образом реагируют на изменения радиационного баланса. Таковы *Geranium sylvaticum* s. l. (рис. 1A) и *Hylocomium splendens* в общей выборке суходольных лугов, *Juniperus communis* s. l. на боровых пустошах, *Alchemilla baltica* (вид с гипоаркто-бореальным «центром тяжести» ареала; Цыганов, 1983) на тонкополевицевых лугах, на уровне тенденций – *Juncus alpinoarticulatus* и *Parnassia palustris* на мелкоосоковых. Слабые (r^2 0.4) связи прослеживаются для подроста *Picea abies* s. l. и *Betula pubescens,* а также для *Salix phylicifolia, Geranium sylvaticum* s. l., *Melampyrum pratense* s. l., *Aulacomnium palustre* и *Climacium dendroides* на щучковых лугах.

Негативные связи ПП видов с продолжительностью периода со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °C отмечены у *Pleurozium schreberi* на белоусовых лугах ($r^2$0.8) и у *Alchemilla baltica* на тонкополевице-вых (r^2 0.5). Аналогичная зависимость у *Amoria repens* на ежеволуговоовсяницевых лугах по залежи (r^2 0.6) труднообъяснима и, видимо, случайна. Слабые (r^2 0.3) негативные связи с данным фактором наблюдаются у многих растений на

полевицевых лугах, при этом как у бореальных лесных (*Equisetum pratense*) и лугово-лесных (*Cirsium heterophyllum*), так и у аркто-неморальных луговых (*Festuca rubra*) видов.

Обобщая вышеприведенные примеры, мы видим, что значительное количество видов с негативной зависимостью от факторов теплообеспеченности лета относится к бореальным микротермам, широко распространенным по всей таежной зоне и реагирующим на рост теплообеспеченности лишь изменениями своего обилия, особенно если ценотический оптимум этих видов находится в северной части таежной зоны. Субгекистотермов гораздо меньше по числу видов, и они играют меньшую роль в сложении покрова, нежели в хвойных лесах.

У большинства видов – как микротермов, так и субгекистотермов – наблюдаются негативные зависимости от более чем одного фактора теплообеспеченности. Однако это не касается случаев самых сильных зависимостей от радиационного баланса, например, *Festuca ovina*, которая, будучи стресс-толерантным видом (Grime, 1979), возможно, демонстрирует рост ПП при снятии конкуренции со стороны *Pilosella officinarum, Thymus serpyllum* и тем более *Helichrysum arenarium* и других отсутствующих «южных» пустошно-боровых видов.

2. **Виды, позитивно реагирующие на возрастание теплообеспеченности лета**, как правило, более сильно отзываются на изменения суммы градусо-дней выше 10 °C либо числа дней со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °C, нежели собственно на изменения радиационного баланса. Напочвенный покров лугов сравнительно с лесным по определению существует в условиях инсоляции, максимально возможной на данной широте либо близкой к таковой. Поэтому для проникающих с юга на север бореонеморальных и полизональных видов на первое место выходят собственно температурные факторы, а также продолжительность вегетационного периода.

Наиболее сильные (r^2 0.7-0.8) позитивные зависимости покрытия от суммы градусо-дней проявляются у бореонеморальных видов – *Salix myrsinifolia* в общей выборке суходольных лугов и *Succisa pratensis* на белоусовых лугах. Столь же сильные связи характерны для полизональных *Steris viscaria* и *Chrysaspis aurea* в травяном покрове боровых пустошей. Сивец является преимущественно южно- и подтаежным растением, едва заходящим в среднюю тайгу. Смолка и златощитник на пустошно-боровых экотопах распространены и далее к югу, вплоть до неморально-лесной зоны и лесостепи. В средней тайге они также редки и малообильны, нередко тяготея к нарушенным участкам. В отличие от этих видов, *Salix myrsinifolia* обычна и в средней, и в северной подзонах таежной зоны, но произрастает в условиях с более выровненным микроклиматом, прежде всего в поймах и под пологом заболоченных лесов. Здесь же речь идет именно о способности этого вида к зарастанию лугов, притом более сухих, нежели в оптимальных для него условиях. Замечено, что многие гигромезофильные и даже гигрофильные ивы (*S. aurita, S. cinerea, S. rosmarinifolia*), стенотопные в условиях средней и тем более северной тайги, в южной расширяют свой ценоспектр и начинают выходить на суходолы (наблюдения автора 1995–2015 гг.). В Центральной Европе *S. myrsinifolia* выступает скорее холодолюбивым видом (Ellenberg et al., 1992; табл. 2), но это связано с иным характером ее ценотической ниши в подгольцовом поясе гор, что наблюдается также и на Среднем Урале (Баландин, Ладыгин, 2002).

Умеренно сильные (r^2 0.5-0.6) позитивные связи с суммой градусо-дней выше 10 °C отмечаются у достаточно большого числа видов. Это *Briza media* на тонкополевицевых лугах и в общей выборке суходольных лугов, *Plantago lanceolata* также на боровых пустошах, *Salix myrsinifolia* на щучковых лугах и *Elytrigia repens* на ежево-луговоовсяницевых лугах по залежи. Известно, что на залежах Центральной Европы и черноземной полосы России развивается ассоциация Convolvulo-Agropyretum Felföldy (1942) 1943 (Felföldy,

1942; Pott, 1995), не представленная севернее (Dierßen, 1996). Аналогичные связи с суммой градусо-дней свойственны также *Cynosurus cristatus, Lysimachia vulgaris* и *Cirriphyllum piliferum* в общей выборке суходольных лугов и *Berteroa incana, Artemisia campestris, Polytrichum juniperinum* (рис. 1В) и *Pogonatum urnigerum* на боровых пустошах. Для большинства из названных растений характерны либо бореонеморальные (*Cirriphyllum piliferum*) и неморальные (*Cynosurus cristatus)* ареалы с северным пределом близ северной границы подзоны южной тайги, либо полизональные бореально-лесостепные и даже бореально-субтропические (*Briza media, Lysimachia vulgaris, Plantago lanceolata*) ареалы.

Для *Cirriphyllum piliferum,* а также *Pogonatum urnigerum* и *Polytrichum juniperinum* полученные данные входят в противоречие с фитоиндикационными шкалами Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1992; табл. 2). Это объясняется различиями ценотических позиций и высотной приуроченности этих видов на Восточноевропейской равнине и в Центральной Европе. В горах Сибири *Pogonatum urnigerum* и *Polytrichum juniperinum* тяготеют к нижнеальпийскому поясу (высотность 6 баллов из 15; Цаценкин и др., 1978), что совпадает с термоклиматической приуроченностью видов в Центральной Европе (Ellenberg et al., 1992). В то же время на Восточноевропейской равнине ПП этих мхов, здесь раннесукцессионных и нередко пирогенных, зримо возрастает с севера на юг, еще более увеличиваясь в подтайге, например, на водоразделе рек Мокши и Суры в Мордовском заповеднике (наблюдения автора 2015 г.). Это лишь отчасти объяснимо увеличением частоты лесных пожаров в более южных регионах, что, впрочем, также опосредованно характеризует макроклимат. При этом на боровых пустошах речь не идет об ослаблении конкуренции со стороны кустистых лишайников из рода *Cladina*, чья ценотическая роль (в отличие от сосновых боров) здесь не слишком велика.

Слабые связи с рассматриваемым фактором отмечены у *Succisa pratensis,* а также у полизональных *Amoria hybrida* s. l., *Hieracium umbellatum* (r^2 0.4) и *Betula pendula* (подрост; $r^2$0.3) в общей выборке суходольных лугов, у *Calamagrostis epigeios* (полизональный вид) и *Melampyrum nemorosum* (неморальный вид) как в общей выборке, так и на щучковых лугах и у полизональных *Briza media, Oberna behen, Jasione montana, Campanula patula* и *Cladonia cornuta* на боровых пустошах ($r^2$0.4). Из мхов аналогичные зависимости прослеживаются у бореонеморальных *Thuidium recognitum* ($r^2$0.4) и *Calliergonella lindbergii* на щучковых лугах и у *Cirriphyllum piliferum* на полевицевых и щучковых ($r^2$0.3).

Позитивные зависимости от числа дней со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °C проявляются в целом у тех же видов, для которых выявлены связи покрытия с суммой градусо-дней. Однако они могут отличаться по силе связи как в большую, так и в меньшую сторону. Связи наибольшей силы (r^2 0.7-0.8) отмечены для *Steris viscaria, Chrysaspis aurea, Polytrichum juniperinum* на боровых пустошах, *Briza media* на полевицевых лугах, *Succisa pratensis* на белоусовых, *Ranunculus auricomus* s. l. (бореально-полизональный вид) на мелкоосоковых, *Salix myrsinifolia* на щучковых и в общей выборке суходольных лугов, а также *Cirriphyllum piliferum* в общей выборке.

Умеренно сильные ($r^2$0.5-0.6) зависимости от числа безморозных дней выявлены у *Calamagrostis epigeios*, *Cynosurus cristatus*, *Briza media* и *Melampyrum nemorosum* в общей выборке суходольных лугов, у полизональных ксеромезофитов *Rumex thyrsiflorus, Berteroa incana*, *Artemisia campestris* и *Pogonatum urnigerum* на боровых пустошах, на уровне тенденций – для *Juncus conglomeratus* на белоусовых лугах. У *Plantago lanceolata* подобная зависимость наблюдается как в общей выборке, так и на боровых пустошах и на полевицевых и щучковых лугах, т. е. в большей части учитываемых ассоциаций и их групп.

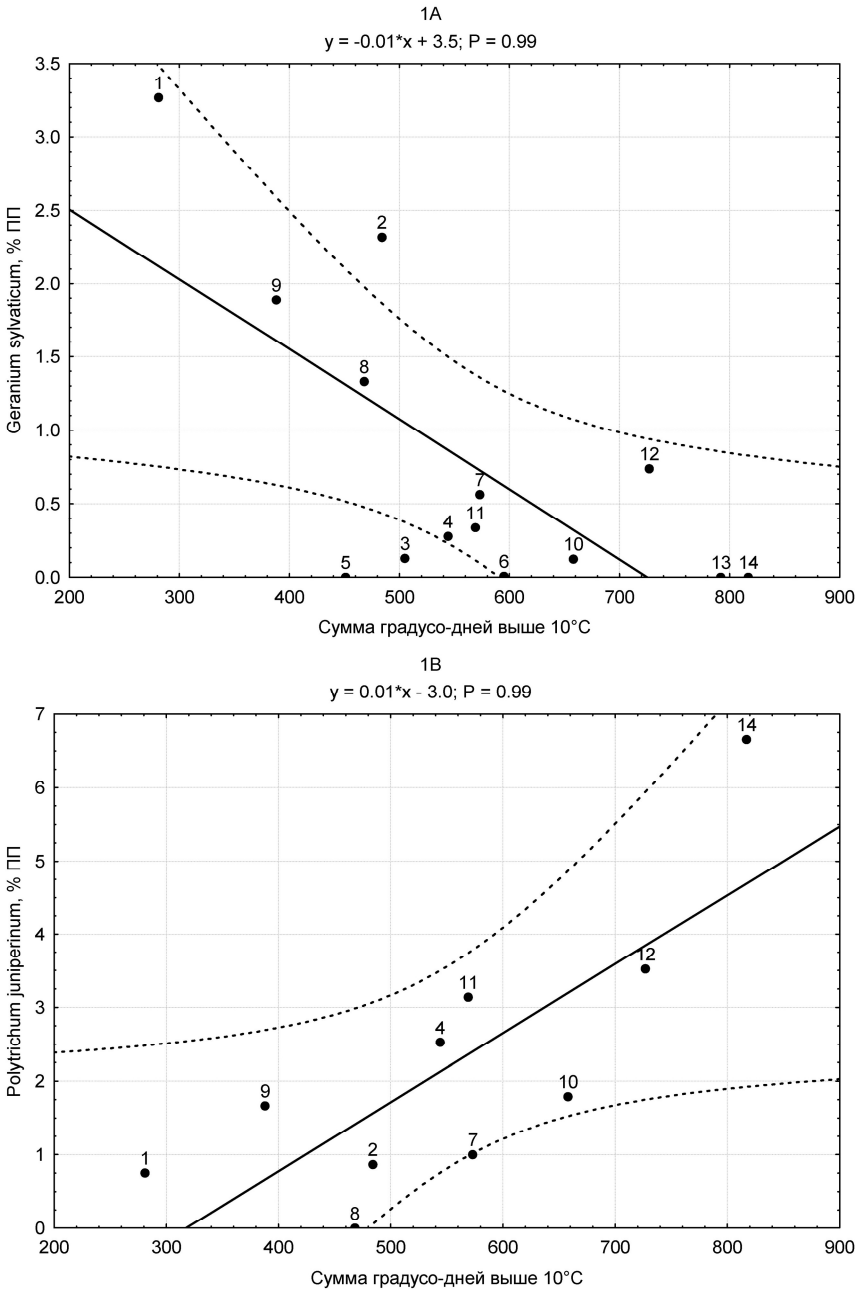

Рис. 1. Зависимость проективного покрытия (% ПП) от суммы градусо-дней выше 10 °С: А – бореального вида *Geranium sylvaticum* s. l. в общей выборке суходольных лугов и боровых пустошей (негативная), В – бореально-полизонального вида *Polytrichum juniperinum* на боровых пустошах (позитивная)

The dependence of projective cover (%) upon the sum of degree-days above 10 °C: A – *Geranium sylvaticum* s. l. (boreal species) in a total sample of upland meadows and dry grasslands (negative), B – *Polytrichum juniperinum* (boreal-multizonal species) in dry grasslands (positive)

На графиках: непрерывная прямая – линия регрессии; штриховые линии – границы доверительных интервалов. Точки соответствуют средним значениям ПП видов для изученных географических пунктов: 1 – южный берег губы Чупа, 2 – заповедник «Кивач», 3 – северная и 4 – южная части национального парка «Кенозерский», 5 – левобережные верховья р. Кулой, 6 – среднее течение р. Устьи, 7 – низовья р. Вычегды, 8 – Якшинский и 9 – Верхнепечорский участки Печоро-Илычского заповедника, 10 – долина р. Соминки, 11 – среднее течение р. Кемы, 12 – национальный парк «Валдайский», 13 – окрестности д. Назимово, 14 – долина р. Западной Двины при впадении р. Межи.

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

Слабые зависимости наблюдаются у *Succisa pratensis* (r^2 0.4), *Elytrigia repens, Amoria hybrida, Trifolium medium* и *Hieracium umbellatum* (r^2 0.3) в общей выборке

суходольных лугов, у *Briza media*, *Jasione montana*, *Cladonia cornuta* и (на уровне тенденций) *Scleranthus perennis* и *Thymus serpyllum* на боровых пустошах, у *Melampyrum nemorosum* на тонкополевицевых и щучковых лугах, у *Calamagrostis epigeios*, *Lysimachia vulgaris*, *Cirsium palustre*, *Thuidium recognitum* (всюду r^2 0.4) и *Potentilla erecta* (r^2 0.3) на щучковых. Как и в предыдущих случаях, в числе названных видов преобладают полизональные, входящие в «ядро» суходольно-луговой ценофлоры.

Позитивные зависимости ПП суходольно-луговых видов от радиационного баланса характеризуются в основном незначительной силой влияния фактора. Исключение представляют лишь ежево-луговоовсяницевые луга по залежи, где сильные (r^2 0.7-0.8) связи отмечены для *Briza media, Campanula glomerata* и *Tanacetum vulgare*, а корреляции умеренной силы (r^2 0.5-0.6) – для *Oberna behen, Pimpinella saxifraga, Clinopodium vulgare, Artemisia vulgaris, Centaurea scabiosa, Cirsium setosum,* на уровне тенденций также для *Trifolium medium, Heracleum sibiricum, Plantago major.* Практически все перечисленные виды, кроме неморальной *Clinopodium vulgare,* являются полизональными, и полученные данные выглядят правдоподобно. Однако, поскольку объем выборки невелик (n = 8), то при ее увеличении можно ожидать ослабления связей. Отметим также бореонеморальные *Centaurea phrygia* и *Hypericum maculatum* в растительном покрове щучковых лугов; для этих видов тоже прослежены связи умеренной силы (r^2 0.5). «Холодолюбивость» *H. maculatum* по данным шкал Э. Ландольта (Landolt, 1977; табл. 2) объясняется выраженной монтанностью данного вида в горных регионах умеренных широт, будь то Швейцарские Альпы, горы южной Норвегии (Kielland-Lund, 1981) или Средний Урал (Баландин, Ладыгин, 2002).

Слабые зависимости в составе ценофлоры полевицевых лугов отмечены у *Chrysaspis aurea* и *Leucanthemum vulgare* s. l. На щучковых лугах аналогичная зависимость характерна для *Festuca pratensis* (всюду r^2 0.4). «Холодолюбивость» последнего вида в Центральной Европе (Ellenberg et al., 1992; табл. 2), видимо, также объясняется его монтанностью, не выраженной в пределах Восточноевропейской равнины. Для полизональных *Rumex acetosella, Cerastium holosteoides* и *Artemisia vulgaris* зависимость от радиационного баланса выявлена как в общей выборке, так и на тонкополевицевых лугах, для *Tanacetum vulgare* – также на щучковых (r^2 0.3-0.4). Для растений боровых пустошей отмечены лишь связи на уровне тенденций у *Verbascum nigrum* и *Dicranum polysetum* (r^2 0.3).

Следует отметить, что многие виды, позитивно реагирующие на возрастание значений радиационного баланса (*Oberna behen, Pimpinella saxifraga*, *Clinopodium vulgare*, *Campanula glomerata*, *Tanacetum vulgare*, *Artemisia vulgaris*, *Centaurea scabiosa*, *Cirsium setosum* и др.) не отзываются на изменение значений других рассматриваемых факторов теплообеспеченности.

Реакция луговых видов на изменения климатических параметров, как и в еловых лесах (Кучеров, 2015), может быть опосредована ландшафтными условиями. На рис. 1А, где отображена негативная зависимость ПП *Geranium sylvaticum* от суммы градусо-дней выше 10 °С в общей выборке суходольных лугов, выше ожидаемого оказывается покрытие вида на лугах заповедника «Кивач» (точка 2), формирующихся на богатых элементами минерального питания, но сравнительно холодных буроземах и подбурах, подстилаемых габбро-диабазами (Морозова, 1991). Ниже ожидаемого оказывается покрытие вида на лугах северной части национального парка «Кенозерский» (точка 3), развитых на более теплых (Larcher, 1976) карбонатных породах, а также в верховьях р. Кулой (точка 5; случайный эффект единственного описания).

Зависимость луговых растений от океаничности / континентальности климата

Для всех без исключения луговых видов, в отличие от многих лесных (Кучеров, 2013б; 2015), зависимости ПП от коэффициента континентальности В. Конрада (учитывающего годовую амплитуду среднемесячных температур воздуха и широту местности; Tukhanen, 1980; Назимова, 1995) и от годовой полуамплитуды температур на поверхности почвы оказались не дополняющими, но дублирующими друг друга. Все виды, достоверно отзывающиеся на изменения значений второго фактора, оказались еще более чувствительны к таковым первого (табл. 2). Поэтому ниже обсуждаются лишь связи ПП видов с коэффициентом Конрада.

3. **Субокеанические виды** с негативной зависимостью ПП от роста значений коэффициента Конрада на суходольных лугах характеризуются незначительным разнообразием и, как правило, малой силой влияния фактора (табл. 2). Комплекс этих видов достаточно однороден как флористически, так и экологически. Его формируют полизональные субмикротермные либо неморальные мезотермные мезофильные виды с юго-западным (западно- и/или центральноевропейским либо европейско-средиземноморским) «центром тяжести» ареала, чье расселение на север происходило в атлантический оптимум голоцена (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977). Субокеанические субгекистотермы и микротермы, сравнительно разнообразные как в сосняках (Кучеров, 2013б), так и в ельниках (Кучеров, 2015) средней и северной тайги, на суходольных лугах и боровых пустошах не представлены.

Лишь в 3 случаях выявлены зависимости умеренной силы: у *Trifolium pratense* на мелкоосоковых лугах (r^2 0.6), на уровне тенденций – также у *Agrostis tenuis* на белоусовых и у *Dactylis glomerata* на ежево-лугоовсяницевых лугах (всюду r^2 0.5). Слабые связи ($r^2 \leq 0.4$) отмечены у *Briza media* на полевицевых лугах (рис. 2А) и в общей выборке суходольных лугов, у *Cynosurus cristatus*, *Melampyrum nemorosum* и *Cirriphyllum piliferum* в общей выборке. На боровых пустошах и щучковых лугах субокеанические виды вообще не отмечены. Незначительная активность субокеанических видов на суходольных лугах Восточноевропейской равнины по сравнению с лесами объяснима намного большим диапазоном суточных и сезонных колебаний температуры и влажности воздуха на открытых экотопах (Geiger, 1957; Микроклимат СССР, 1967; Stoutjesdijk, Barkman, 1992).

Примечательно, что в числе субокеанических видов не оказались ни амфиатлантический *Nardus stricta*, ни *Carex nigra*, хотя формируемым этими видами ассоциациям белоусовых и мелкоосоковых лугов свойственно преимущественно «западное» распространение с достаточно резкой северо-восточной границей. Луга этих типов практически отсутствуют в Двино-Печорском регионе; лишь изредка белоусники вновь появляются в Предуралье. Но в пределах ареалов данных ассоциаций климатически обусловленные градиенты обилия их доминантов не выявляются.

Собственно океанические виды в средней и северной тайге Европейской России по определению не произрастают, поскольку их ареал не простирается восточнее атлантической части Европы (Ellenberg et al., 1992; Кучеров, 2015).

4. **Континентальные виды** с позитивной зависимостью покрытия от роста значений коэффициента Конрада намного более разнообразны (табл. 2) и играют более важную роль в сложении луговой растительности. В составе комплекса континентальных видов абсолютно преобладают бореальные и бореально-полизональные микротермы с протяженными голарктическими, евразиатскими, евросибирскими либо евросибирско-горнозападноазиатскими ареалами. В числе микротермов господствуют собственно луговые виды, в меньшей степени – растения пустошей (*Rumex acetosella, Antennaria dioica*), а также криволесно-горнолуговые, т. е. представители бетулярного флороценотического комплекса (*Galium boreale, Cirsium heterophyllum*; Клеопов, 1941; Камелин, 1998), и

таежно-лесные, выходящие на луга (*Equisetum pratense, Polytrichum commune*; Толмачев, 1954). Субмикротермы представлены лишь евросибирско-древнесредиземноморской бореонеморальной *Festuca pratensis.* Субгекистотермов среди континентальных луговых видов нет. В этом луговая растительность севера Европейской России также отличается от лесной (Кучеров, 2013б, 2015).

В отличие от субокеанических, у многих континентальных видов наблюдаются достаточно сильные зависимости ПП от коэффициента Конрада. Наиболее сильные связи ($r^2$0.8) отмечены на белоусовых лугах у *Festuca rubra* (голарктический арктонеморальный вид, Hultén, Fries, 1986) и *Polytrichum commune* (плюрирегиональный полизональный вид с арктобореальным «центром тяжести» ареала; Толмачев, 1954; Игнатов, Игнатова, 2003).

Достаточно сильные корреляции (r^2 0.7) выявлены также у *Rosa majalis* в общей выборке суходольных лугов, у *Deschampsia cespitosa* на мелкоосоковых лугах и у *Equisetum pratense* и *Leucanthemum vulgare* s. l. (рис. 2В) на щучковых. В Южной Карелии *Rosa majalis* выступает как преимущественно лесной вид, тяготеющий к соснякам костянично-вейникового типа (Кучеров и др., 2007). Однако по мере продвижения к югу и востоку возрастает его ценотическая роль на лугах – как пойменных (в Поволжье), так и суходольных, особенно на южных склонах (в Предуралье и предгорьях Северного Урала; наблюдения автора 1998-2015 гг.). *Leucanthemum vulgare* в Центральной Европе выступает в роли субокеанического вида (Ellenberg et al., 1992; табл. 2), но речь при этом идет о европейско-средиземноморском типовом подвиде с хромосомным числом 2n = 18, тогда как на Восточноевропейской равнине, равно как и в Сибири, намного более обычен континентальный подвид subsp. *ircutianum* (Turcz. ex DC.) Tzvel. с 2n = 36 (Цвелев, 1994).

На ежево-лугоовсяницевых лугах в качестве континентальных видов, демонстрирующих зависимости аналогичной силы, выступают евразиатский полизональный *Rumex longifolius,* а также один из доминантов – *Festuca pratensis.* Вероятно, по мере континентализации климата доминирующая роль в сообществах данного типа смещается от *Dactylis glomerata* к *Festuca pratensis*, при сохранении значимого покрытия обоих видов, равно как и третьего субдоминанта – *Phleum pratense*. На боровых пустошах столь же сильная зависимость от коэффициента Конрада отмечена у *Antennaria dioica,* евразиатского бореального ксеромезофита из преимущественно монтанного рода с центрами видового разнообразия в горах континентальных регионов умеренных широт Евразии (Петровский, 1987).

Связи умеренной силы (r^2 0.5-0.6) отмечены у *Galium boreale* в общей выборке суходольных лугов, у *Equisetum pratense* также на тонкополевицевых лугах, у *Cirsium heterophyllum* – только на них, у *Rumex acetosella*, *R. longifolius*, *Solidago virgaurea* s. l. (incl. *S. lapponica*) – на щучковых. Слабые связи ($r^2 \leq 0.4$) прослеживаются у *Galium boreale* и *Hieracium umbellatum* на щучковых лугах, у *Veronica longifolia* – также в общей выборке суходольных лугов и у *Plantago major* (широко распространенный вид, преимущественно адвентивный в Европейской России, но с урало-сибирско-западноазиатским «центром тяжести» аборигенного ареала) на полевицевых лугах.

Зависимость видов от режима океаничности/континентальности климата также может быть опосредована ландшафтно-топоэдафическими факторами. Несколько сниженное покрытие *Leucanthemum vulgare* s. l. на щучковых лугах в долине нижней Вычегды и ее притоков (рис. 2В, точка 7) можно объяснить преобладанием песчаных почв, в то время как нивяник – мезоэвтрофный вид, достигающий

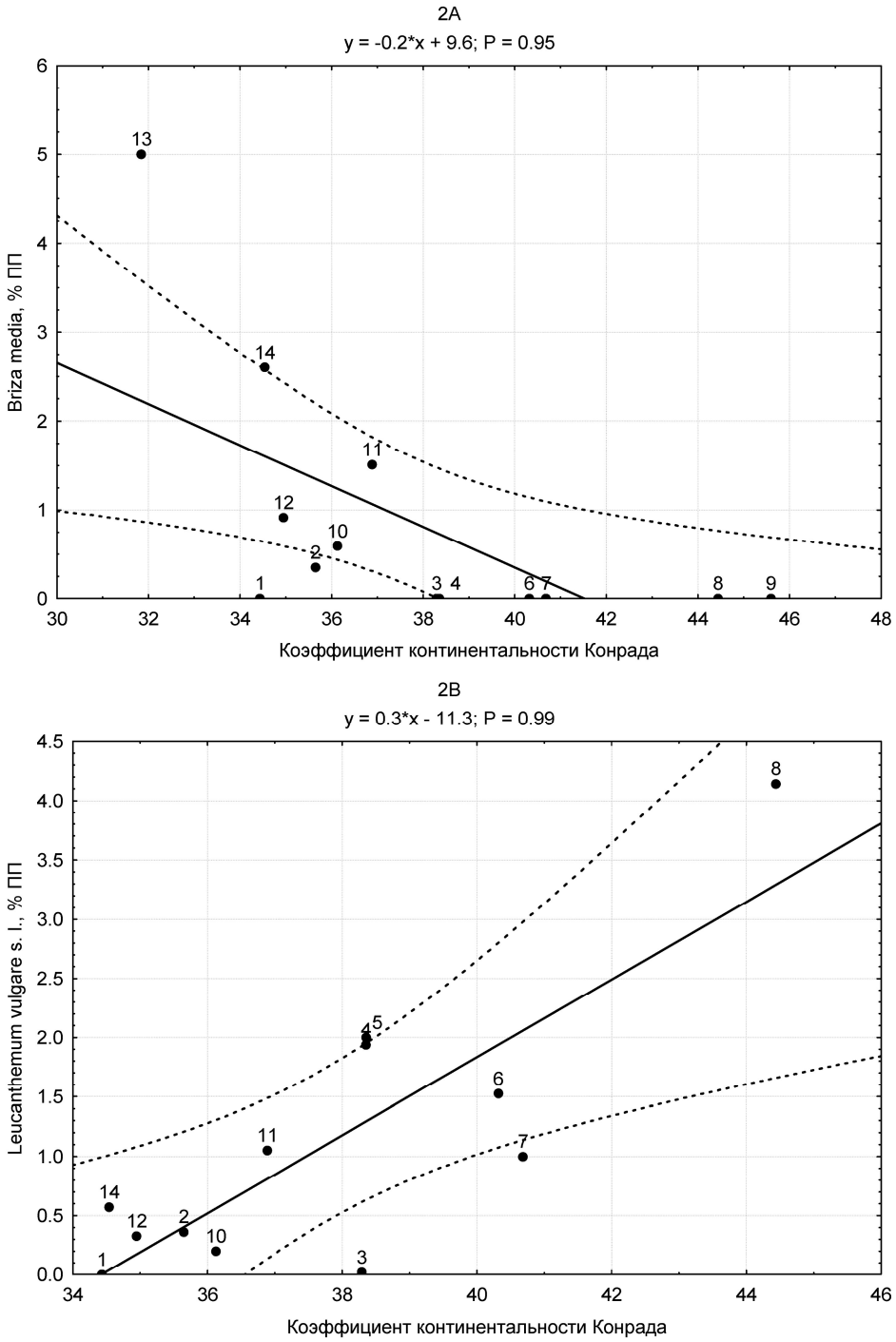

Рис. 2. Зависимость проективного покрытия видов от коэффициента континентальности В. Конрада: А – условно субокеанического вида *Briza media* на тонкополевицевых и душистоколосковых лугах (негативная), В – субконтинентального вида *Leucanthemum vulgare* s. l. (incl. subsp. *ircutianum*) на щучковых лугах (позитивная)

Обозначения как на рис. 1.

The dependence of species projective cover (%) upon the V. Konrad continentality coefficient: A – *Briza media* (weakly oceanic plant) in common bentgrass and vernal grass meadows (negative), B – *Leucanthemum vulgare* s. l. (incl. subsp. *ircutianum*; sub-continental plant) in tufted hair grass meadows (positive)

большего обилия на почвах тяжелого гранулометрического состава (Раменский и др., 1956; Landolt, 1977). Однако полное отсутствие *L. vulgare* на лугах аналогичного типа в северной части национального парка «Кенозерский» (точка 3) скорее объясняет-

ся сниженным, приозерным (хотя и внепойменным) положением соответствующих луговых участков, при этом гранулометрический состав почв последних может быть различен. В то же время отсутствие *Briza media* на полевицевых лугах в районе южного берега губы Чупа на Белом море (рис. 2А, точка 1) должно быть объяснено крайней редкостью этого вида, в данном регионе находящегося на северной границе ареала и встреченного лишь однажды на белоусовом лугу. Покрытие же *B. media* выше ожидаемого в окрестностях д. Назимово в Псковской обл. (точка 13), как и в случае *Geranium sylvaticum* на Кулое (рис. 1А; см. выше), случайно и порождено единственностью первичного описания.

Зависимость луговых растений от влажности воздуха

Реакция покрытия видов на изменения относительной влажности воздуха связана с их (видов) зависимостями одновременно от теплообеспеченности и от океаничности/континентальности климата. В то же время влажность воздуха как климатический параметр в значительной мере независима как от температурных факторов, характеризующих теплообеспеченность периода вегетации, так и от амплитудных, характеризующих континентальность. Поэтому влияние относительной влажности воздуха на проективное покрытие растений представляет особый интерес.

5. **Виды с позитивной зависимостью ПП от увеличения влажности воздуха**, как правило, одновременно характеризуются негативной реакцией на увеличение значений факторов теплообеспеченности. На лугах это в основном бореальные лесные и лугово-лесные, а также арктобореальные болотно-лесные микротермы. Среди них связи существенной либо умеренной силы отмечены для подроста *Picea abies* s. l., *Geranium sylvaticum* s. l., *Melampyrum pratense* s. l. (r^2 0.7-0.8) и (на уровне тенденций) *Aulacomnium palustre* (r^2 0.5-0.6) на белоусовых лугах. Слабые зависимости ($r^2 \leq 0.4$) прослеживаются у подроста *Picea abies* и *Betula pubescens*, *Avenella flexuosa* s. l., *Geranium sylvaticum*, *Aulacomnium palustre* и *Hylocomium splendens* в общей выборке суходольных лугов, у *Pleurozium schreberi* также на щучковых лугах, у *Climacium dendroides* – только на щучковых.

К пустошно-луговым субгекистотермам относится субокеанический (Böcher, 1954; Юрцев, 1966) *Nardus stricta* в общей выборке суходольных лугов, для которого, однако, отмечается лишь слабая зависимость (r^2 0.3).

Луговые микротермы с аркто- либо гипоаркто-неморальным ареалом представлены *Festuca rubra* (в узком понимании, без учета континентальных гипоарктомонтанных и арктоальпийских рас – с тяготением к субокеаническому распространению; Hultén, Fries, 1986; Ellenberg et al., 1992) на полевицевых лугах (рис. 3А) и *Amoria repens* на полевицевых, щучковых и в общей суходольно-луговой выборке. Единственным видом представлены бетулярные микротермы: это *Trollius europaeus* на полевицевых лугах (всюду r^2 0.4). Здесь же отмечены и бореонеморальные субмикротермы, *Brachythecium albicans* (r^2 0.5) и *Prunella vulgaris* (r^2 0.4). Последний вид в Центральной Европе выступает как субокеанический (Ellenberg et al., 1992).

Позитивные связи проективного покрытия с влажностью воздуха могут в силу своей экологии проявлять и некоторые гигромезофильные и гигрофильные виды безотносительно их океаничности либо континентальности. Это справедливо для *Calamagrostis neglecta* s. l. и *Caltha palustris*, демонстрирующих сильные (r^2 0.7-0.9) зависимости на мелкоосоковых лугах, на уровне тенденций также для *Carex nigra* и *Viola epipsila* на щучковых (r^2 0.3).

Для многих видов, в том числе негигрофильных, но зависимых от влажности воздуха, в ландшафте характерно тяготение к берегам водоемов. Кроме того, у этих растений может наблюдаться смена ценотической ниши, связанная с изменениями атмосферной влажности. Так, у *Molinia coerulea*, растения, наиболее активного в условиях атлантического климата, наблюдается максимальное

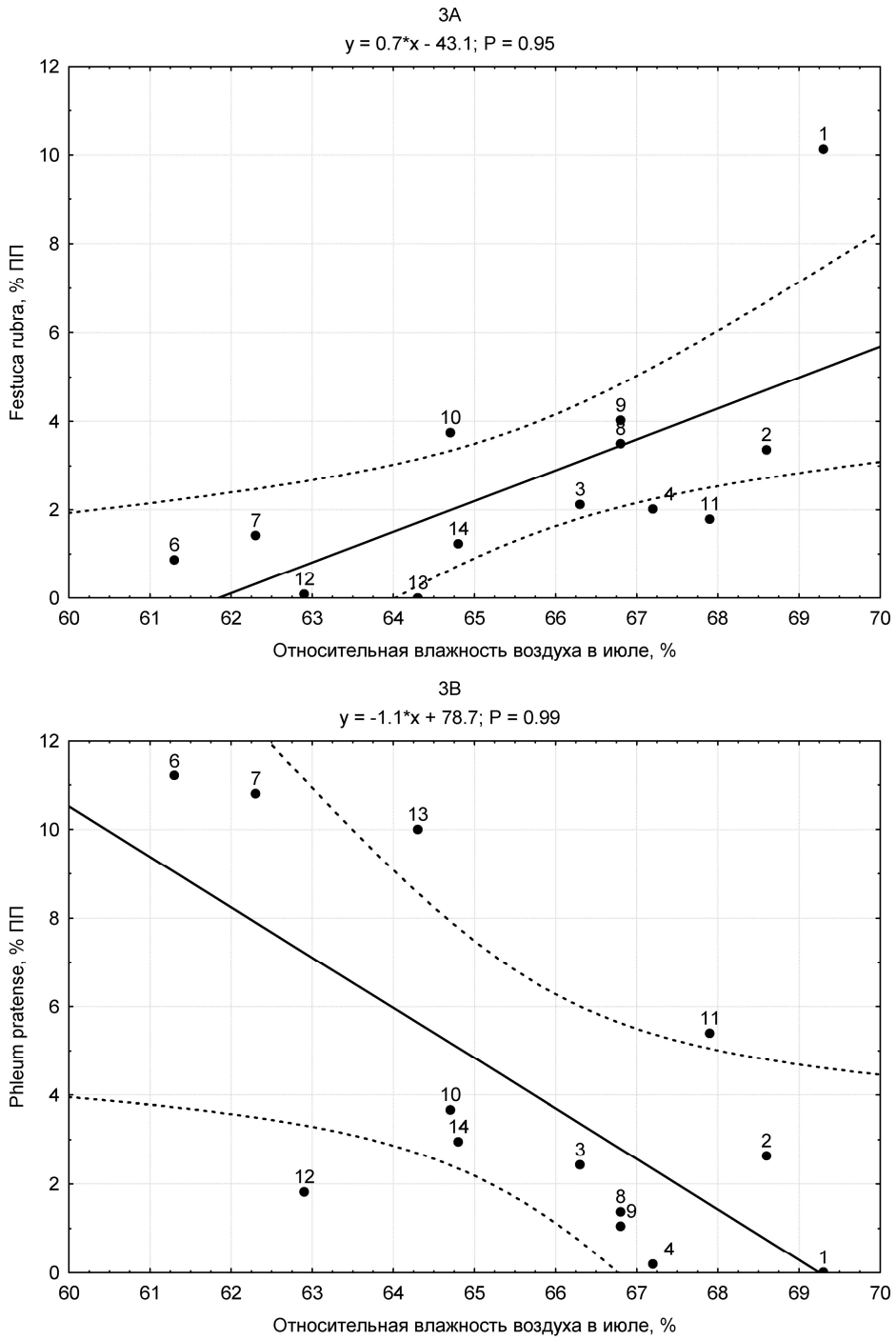

Рис. 3. Зависимость проективного покрытия видов от относительной влажности воздуха июля на тонкополевицевых лугах: A – *Festuca rubra* (негативная), B – *Phleum pratense* (позитивная)
Обозначения как на рис. 1.

The dependence of species projective cover (%) in common bentgrass meadows upon the mean July relative air humidity: A – *Festuca rubra* (negative), B – *Phleum pratense* (positive)

разнообразие экоценотических ниш в Западной и Центральной Европе, в том числе на незаболоченных экотопах (Ellenberg et al., 1992; Ellenberg, 1996). Однако в Мурманской обл. и Северной Карелии молиния произрастает почти исключительно в заболоченных сосняках по краю аапа-болот (Кучеров, Кутенков, 2011), а также в мочажинах последних. В сообществах молиниевых сосняков молиния демонстрирует позитивную зависимость ПП от влажности воздуха и негативную связь с коэффициентом Конрада (в обоих случаях $r^2 = 0.6$; Кучеров, 2013б). В Ленинградской

обл. этот вид также тяготеет к окраинам болот, облесенных сосной и березой, и на лугах встречается лишь на западе области. В то же время по высоким берегам р. Западной Двины молиния нередко обильна на щучковых лугах (наблюдения автора 2000-2015 гг.). На западе Архангельской обл., на северо-восточной границе ареала (Шмидт, 2005), молиния выходит на луга лишь по берегам крупных озер (Разумовская и др., 2012), где влажность воздуха максимальна.

Другим примером может послужить *Empetrum nigrum*, обильная по берегам Балтийского моря как под пологом сосновых боров, так и на безлесных пустошах (Heinken, Zippel, 1999; Василевич, 2005; Василевич, Бибикова, 2011). Во флоре Северо-Запада европейской части СССР *E. nigrum* была отнесена к неморальному атлантическому элементу (Миняев, 1966). Вдали от моря этот вид встречается значительно реже, преимущественно на грядах верховых болот и в олиготрофных кустарничково-сфагновых сосняках (Кучеров и др., 2009; Кучеров, Кутенков, 2012). Зависимость от влажности воздуха, однако, в меньшей степени характерна для гипоарктической *Empetrum hermaphroditum*. Для нее соответствующие значения r^2 в сосняках (в общей выборке) и ельниках (черничной группы ассоциаций) составляют лишь 0.3. Доминирование *E. hermaphroditum* в составе тундроподобных сообществ по берегам Баренцева и Белого морей, а также Ладожского и Онежского озер (Бреслина, 1971; Раменская, 1983; Василевич, 2005; Dierßen, 1996; Головина, Баранова, 2006; и др.) в значительной степени объясняется охлаждающим воздействием крупных водоемов, а также историческими причинами (Кучеров и др. 2005; Кучеров, 2010). В северной и особенно крайнесеверной тайге Европейского Севера *E. hermaphroditum* обильна под пологом хвойных лесов зеленомошной группы ассоциаций и маркирует характерные широтные воронично-черничные типы незаболоченных сосновых и еловых лесов, которые обычны в том числе и вдали от моря либо крупных озер (Cajander, 1921; Цинзерлинг, 1932; Яковлев, Воронова, 1959; Кучеров, 2013а). В этих условиях покрытие шикши, прежде всего, негативно связано с факторами теплообеспеченности, в первую очередь, с суммой градусо-дней выше 10 °С (r^2 0.7; Кучеров, 2013б, 2015).

В растительном покрове боровых пустошей и ежево-луговоовсяницевых лугов по залежи виды с позитивной реакцией ПП на рост относительной влажности воздуха не отмечены.

6. **Виды с негативной зависимостью ПП от увеличения влажности воздуха** на лугах, как правило, оказываются мезофильными растениями с некоторым уклоном к ксеромезофильности (ступень M1; Раменский и др., 1956). Это луговые, пустошно-луговые и луговo-степные полизональные виды, чей ареал простирается к югу и (нередко) юго-востоку от обследуемой территории, нередко проявляющие себя в качестве субконтинентальных.

Наиболее сильные (r^2 0.7-0.8) негативные связи ПП с влажностью воздуха отмечены на белоусовых лугах у *Leucanthemum vulgare* и *Phleum pratense*. Последний вид в Центральной Европе тяготеет к субконтинентальному распространению (Ellenberg et al., 1992; табл. 2). На тонкополевицевых лугах для него же выявляется аналогичная зависимость умеренной силы (r^2 0.6; рис. 3В), однако в общей выборке суходольных лугов – лишь слабая (r^2 0.3).

Связи умеренной силы (r^2 0.5-0.6) на полевицевых лугах, а также в общей выборке демонстрирует и *Festuca pratensis,* тоже проявляющая себя как субконтинентальный вид в выборке ежево-луговоовсяницевых лугов (см. выше). Сопоставимые по силе зависимости отмечены и у ряда видов, произрастающих на боровых пустошах. В их числе пустошно-луговые *Oberna behen* и *Erigeron acris* и собственно мезофильно-луговые *Dactylis glomerata* и *Centaurea jacea.*

Слабые корреляции ПП с влажностью воздуха ($r^2 \leq 0.4$) прослеживаются у подроста *Betula pendula*, *Potentilla argentea, Veronica officinalis*, *Plantago lanceolata* и *Erigeron acris*

на полевицевых лугах. На щучковых лугах такая же зависимость характерна для *Trifolium medium* – теплолюбивого (Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1992) вида, диагностического для растительности прогреваемых мезофильных лесных опушек широколиственно-лесной зоны (союз Trifolion medii Th.Müller 1961 и порядок Origanetalia Th.Müller 1961 класса Trifolio-Geranietea sanguinei Th.Müller 1961; Müller, 1961; Pott, 1995; Ellenberg, 1996). На уровне тенденций сходная корреляция отмечена у *Tanacetum vulgare* на боровых пустошах.

На мелкоосоковых лугах (самых влажных среди всех суходольно-луговых типов) виды с негативной зависимостью от влажности воздуха не отмечены, что, вероятно, обусловлено несовпадением их требований к среде и экологических режимов местобитаний.

Зависимости покрытия видов от относительной влажности воздуха опосредованы внутриландшафтным положением соответствующих экотопов, а также свойствами самих ландшафтов, видимо, безотносительно богатства почв и химического состава почвообразующих горных пород. На графике зависимости ПП *Festuca rubra* от относительной влажности воздуха на тонкополевицевых лугах (рис. 3A) покрытие вида существенно превышает ожидаемое на лугах южного берега губы Чупа (точка 1) в силу их непосредственной близости к морю. Незначительное превышение верхней границы доверительного интервала в районе долины р. Соминки (точка 10) также отражает близость луговых участков к реке. В то же время покрытие вида ниже ожидаемого в среднем течении р. Кемы (точка 11) и близ д. Назимово (точка 13) соответствует существенной (измеряемой километрами) удаленности луговых участков от каких-либо водоемов. Напротив, покрытие *Phleum pratense* (рис. 3B) в аналогичных точках выше ожидаемого вследствие той же самой причины. Соответственно, в Валдайском национальном парке (точка 12), где описанные участки полевицевых лугов приурочены к береговым склонам оз. Ужин, покрытие *P. pratense* «выходит» за нижнюю границу доверительного интервала.

Нейтральные виды растений суходольных лугов

Для нейтральных видов, находящихся вблизи от своего экологического оптимума (не приводятся в табл. 2), по определению не выявлено достоверных корреляционных зависимостей ни от одного из учтенных климатических факторов. На подобные виды приходится более половины списочного состава суходольно-луговых и пустошно-боровых ценофлор сосудистых растений, которые по своему видовому богатству значительно превышают лесные. Сказанное в меньшей степени справедливо для ценофлор мхов, поскольку по числу видов луговые брioценофлоры намного беднее лесных.

В число нейтральных видов попадает большинство доминантов травяного покрова в тех луговых ассоциациях, в которых они господствуют (см. выше), а также многие сопутствующие им виды трав, мхов и лишайников. Таковы *Pilosella officinarum*, подрост *Pinus sylvestris, Peltigera rufescens* и кустистые лишайники из рода *Cladina* на боровых пустошах, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex pallescens, Luzula multiflora* и *Brachythecium salebrosum* на тонкополевицевых лугах, *Deschampsia cespitosa*, *Ranunculus auricomus* s. l. и *Carex leporina* на щучковых лугах, *C. nigra* на мелкоосоковых и т. д.

Нейтральность большей части представителей луговых ценофлор обусловлена протяженностью ареалов соответствующих луговых ассоциаций и высокой степенью однородности экологических условий в их пределах. Последнее, в свою очередь, объясняется как открытым характером экотопов, так и однотипностью антропогенного воздействия. Нейтральность характерна также для преимущественно синантропных видов типа *Taraxacum officinale* s. l., чье обилие непосредственно зависит от степени пастбищной либо рекреационной дигрессии.

Различия зависимостей видов от климатических факторов в разных типах луговых ценозов и на лугах сравнительно с хвойными лесами

Как и в хвойных лесах (Кучеров, 2013б, 2015), зависимости многих видов растений от одних и тех же факторов характеризуются различной силой влияния последних в разных луговых ассоциациях. К примеру, *Prunella vulgaris* позитивно реагирует на рост относительной влажности воздуха на тонкополевицевых лугах (достаточно сухих), но нейтральна по отношению к данному фактору на щучковых (несколько более влажных). Аналогично, *Deschampsia cespitosa* проявляет негативную зависимость от радиационного баланса на полевицевых лугах, где является ассектатором, и нейтральна по отношению к нему на щучковых, где доминирует и находится в условиях, близких к оптимальным.

Как только виды переходят на позиции сопутствующих, их зависимость от климатических факторов возрастает (Кучеров, 2015). В то же время нельзя привести ни одного примера наличия у одного и того же вида зависимостей, противоположных по знаку, в луговых сообществах различных типов, как это имеет место, например, у *Calluna vulgaris* в сосняках (Кучеров, 2013б). Это можно объяснить уже упомянутой высокой степенью сходства экологических условий суходольно-луговых местообитаний в пределах значительной части ареала соответствующих ассоциаций. Однако такие случаи вполне ожидаемы по мере расширения охвата изучаемой территории, особенно если учесть упомянутые выше противоречия между климатическими зависимостями одних и тех же видов на Восточноевропейской равнине и в горах Центральной Европы (Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1992).

Выявляется, однако, большая группа видов, покрытие которых единообразно реагирует на изменения значений климатических факторов в луговых ассоциациях различных типов. Это распространяющиеся с юга на север полизональные виды, граница ценоареала которых примерно совпадает с таковой между подзонами средней и южной тайги. К югу от этой границы виды играют все большую роль в сложении луговых сообществ, тогда как к северу от нее малообильны и тяготеют к нарушенным микроэкотопам. Таковы, например, *Plantago lanceolata* и *Tanacetum vulgare* (табл. 2).

Различия климатических зависимостей видов на лугах и в лесах наглядно видны на примере подроста *Picea abies* s. l. На кочках в заболоченных ельниках хвощовых и вахтовых сфагновых подрост ели позитивно реагирует на рост значений факторов теплообеспеченности лета, а в незаболоченных типах леса – нейтрален по отношению к данным факторам (Кучеров, 2015). В то же время на суходольных лугах, где инсоляция существенно превышает таковую под пологом ельника, покрытие подроста *P. abies* снижается с ростом теплообеспеченности (табл. 2), подобно таковому у субгекистотермов. В то же время некоторые виды единообразно реагируют на изменения факторов теплообеспеченности на лугах и в лесах. В особенности это касается субгекистотермов, например, *Vaccinium uliginosum*, а также близких к ним микротермов с северотаежным «центром тяжести» ареала, например, *Hylocomium splendens*, за вычетом ельников черничной группы типов, где этот вид нейтрален.

Выводы

1. На суходольных лугах и боровых пустошах севера и северо-запада Европейской России проективное покрытие значительной части видов растений достоверно изменяется по градиентам факторов макроклимата. В этом луговые сообщества сходны с лесными, производными от которых они являются.

2. В отличие от хвойных лесов, негативные зависимости покрытия от факторов теплообеспеченности лета на лугах наблюдаются у бореальных микротермов; роль субгекистотермов при этом намного менее значима. Позитивные зависимости покрытия от аналогичных факторов свойственны бореонеморальным и полизональным субмикротермам, а также неморальным мезотермам.

3. В качестве субокеанических в луговых сообществах проявляют себя немногие бореонеморальные и неморальные виды с европейским «центром тяжести» ареала. Континентальные виды более разнообразны и характеризуются протяженными полизональными ареалами.

4. Зависимость покрытия луговых растений от факторов макроклимата более выражена у сопутствующих видов, нежели у доминантов. В условиях экологического оптимума, особенно при доминировании, большинство видов луговых растений нейтрально в отношении климатических факторов. В этом луговые растения сходны с лесными.

5. Вследствие открытого характера луговых экотопов, экологические условия в пределах ареалов луговых ассоциаций более однородны, чем в пределах таковых лесных. В силу этого на лугах больше нейтральных видов, чем в лесах; также наблюдается меньшее число сильных зависимостей видов от климатических факторов.

6. Зависимость покрытия видов растений от факторов теплообеспеченности может быть опосредована химическим составом почвообразующих пород и/или кислотностью и богатством почв, а от факторов океаничности/континентальности климата и от относительной влажности воздуха – внутриландшафтной приуроченностью и водным режимом сообществ.

7. Зависимость покрытия видов растений от климатических факторов также опосредована ценотическими позициями видов в конкретных географических регионах.

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) и д.б.н., проф. Д.И. Назимовой (ИЛ СО РАН) за ценные замечания при проведении корреляционного анализа. 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.

Баландин С.В., Ладыгин И.В. Флора и растительность хребта Басеги (Средний Урал). Пермь: Изд. Богатырев П. Г., 2002, 191 с.

Бреслина И.П. Приморские вороничники – особые тундрообразные экстразональные ценозы. *Природа и хозяйство Севера*. Апатиты, 1971, вып. 3, с. 89-91.

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

Василевич В.И. Боровые пустоши северо-запада Европейской России. *Бот. журн.*, 2008, т. 93, № 10, с. 1556-1564.

Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций. *Бот. журн.*, 1995, т. 80, № 6, с. 28-39.

Василевич В.И. Приморская растительность Северо-Запада России. *Бот. журн.*, 2005, т. 90, № 6, с. 825-839.

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

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

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Вороничные сосняки (Empetro nigri-Pinetum) на Северо-Западе Европей-

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)

Balandin S.V., Ladygin I.V. Flora and vegetation of Basegi Ridge (Middle Ural). Perm: Bogatyrev P.G., 2002, 191 p. (in Russian)

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

Breslina I.P. Coastal crowberry heath, a special type of extrazonal tundra-like coenoses. *Nature and economy of the North*. Apatity, 1971, v. 3, pp. 89-91. (in Russian)

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.

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

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 mo-

ской России. *Бот. журн.*, 2011, т. 96, № 9, с. 1153-1161.

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Щучковые и лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России. *Бот. журн.*, 2007а, т. 92, № 1, с. 29-41.

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Полевицевые, гребенниковые и трясунковые луга Северо-Запада Европейской России. *Бот. журн.*, 2007б, т. 92, № 6, с. 840-858.

Головина Е.О., Баранова Е.В. Флора островов Керетского архипелага Белого моря. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2006. 154 с.

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

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1: *Sphagnaceae–Hedwigiaceae*. М.: КМК, 2003, с. 1-608. (*Arctoa*, т. 11, прилож. 1) – Т. 2: *Fontinalaceae–Amblystegiaceae*. М.: КМК, 2004, с. 609-944 (*Arctoa*, т. 11, прилож. 2)

Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та, 1998, 240 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. Линейная зависимость состава и обилия растений от климатических факторов в ельниках средней и северной тайги Европейской России. *Фиторазнообразие Восточной Европы*, 2015, т. IX, № 3, с. 6-26.

Кучеров И.Б. Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России. *Комаровские чтения*. Владивосток: Дальнаука, 2013а, вып. 61, с. 159-217.

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*, 2013б, № 6, с. 38-51.

Кучеров И.Б. О подразделении типов ареалов полизональных и плюрирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников. *Комаровские чтения*. Владивосток: Дальнаука, 2016. (в печати)

Кучеров И.Б. Проблема консерватизма видового состава растительных сообществ. *Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр.*, 2010, вып. 10, с. 3-15.

Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепинога В.В. Материалы по истории флоры Керетского архипелага. *Вестник СПбГУ*, 2005, сер. 3, вып. 3, № 3, с. 32-45.

Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепинога В.В., Гимельбрант Д.Е., Максимов А.И., Максимова Т.А. Сосно-

dernen Pflanzensoziologie. Wien: A. Holzhausen, 1921, 267 S.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1996, 1095 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.

Felföldy L. Szociológial viszgálatok a pannóniai flóraterület gyomvegetációján. *Acta Geobot. Hung.*, 1942, v. 5, p. 87-140.

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

Gimingham C.H. Ecology of heathlands. L.: Chapman & Hall, 1972, 266 p.

Golovina E.O., Baranova E.V. Flora of the Keret Archipelago islands in the White Sea. St.Petersburg: St.Petersb. Univ. Publ., 2006, 154 p. (in Russian)

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. L.; N.Y.: Wiley, 1979, 222 p.

Heinken T., Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (Dicrano-Pinion) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtlische und geographische Gliederung. *Tuexenia*, 1999, T. 19, S. 55-106.

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.

Ignatov M.S., Ignatova E.A. Moss flora of Central Europaean Russia. V. 1: *Sphagnaceae–Hedwigiaceae*. Moscow: KMK Publ., 2003, pp. 1-608 (*Arctoa*, v. 11, suppl. 1) – V. 2: *Fontinalaceae–Amblystegiaceae*. Moscow: KMK Publ., 2004, pp. 609-944 (*Arctoa*, v. 11, suppl. 2). (in Russian)

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

Khotinsky N.A. Holocene of North Eurasia. Moscow: Nauka Publ., 1977, 200 p. (in Russian)

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. *Phytocoenologia*, 1981, v. 9, no. 1-2, S. 53-250.

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. Lichen-feathermoss and lichen Scots pine forests in northern- and middle-boreal-subzones of European Russia. *Readings from V.L. Komarov*. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2013a, v. 61, pp. 159-217. (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. *Proceedings of Karelian Sci. Center of RAS. Series Ecol. Research*, 2013b, no. 6, pp. 38-51. (in Russian)

Kucherov I.B. Linear response of plant composition and abundance to climatic factors in northern- and middle-boreal spruce forests of Europaean Russia. *Phytodiver-*

вые леса и редколесья Карельского берега Белого моря (Республика Карелия). *Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр.*, 2009, № 4, с. 30-52.

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., 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., Максимов А.И., Максимова Т.А., Гимельбрант Д.Е. Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия). *Бот. журн.*, 2007, т. 92, № 10, с. 1515-1535.

Кучеров И.Б., Науменко Н.И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии. *Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы*: Материалы V раб. совещания по сравнительной флористике. Ижевск, 1998. СПб.: БИН РАН, 2000, с. 37-62.

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.

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

Микроклимат СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1967, 286 с.

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

Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991, 184 с.

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.

Ниценко А.А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР. *Бот. журн.*, 1969, т. 54, № 1, с. 3-13.

Петровский В.В. Род *Antennaria* Gaertn. – Кошачья лапка. *Арктическая флора СССР*, 1987, т. 10, с. 84-96.

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

Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981, 276 с.

Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984, 320 с.

Работнов Т.А. Экология луговых трав. М.: Изд-во МОИП, 1985, 175 с.

Разумовская А.В., Кучеров И.Б., Пучнина Л.В. Сосудистые растения национального парка «Кенозерсity of Eastern Europe*, 2015, v. IX, no. 3, pp. 6-26 (in Russian)

Kucherov I.B. On the subdivision of distribution types of multizonal and multiregional species for the purposes of adjoint analysis of vascular, bryophyte, and lichen floras. *Readings from V.L. Komarov*. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2016. (In print; in Russian)

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

Kucherov I.B. The problem of the conservatism of floristic composition of plant communities. *Proceedings of Karelian Sci. Center of RAS. Series Biogeogr.*, 2010, no. 10, pp. 3-15. (in Russian)

Kucherov I.B., Golovina E.O., Chepinoga V.V. Materials on the history of flora of the Keret Archipelago. *Proceedings of St.Petersb. Univ.*, 2005, series 3, v. 3, no. 3, pp. 32-45. (in Russian)

Kucherov I.B., Golovina E.O., Chepinoga V.V., Gimelbrant D.E., Maksimov A.I., Maksimova T.A. Pine forests and open woodlands of the Karelian Coast of the White Sea (Republic of Karelia). *Proceedings of Karelian Sci. Center of RAS. Series Biogeogr.*, 2009, no. 4, pp. 30-52. (in Russian)

Kucherov I.B., Kutenkov S.A. Grass-peatmoss dwarfshrub Scots pine forests in northern- and middle-boreal-subzones of European Russia. *Botanical Journ.*, 2011, v. 96, no. 6, pp. 733-763. (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. *Proceedings of Karelian Sci. Center of RAS. Series Biogeogr.*, 2012, no. 1, pp. 16-32. (in Russian)

Kucherov I.B., Kutenkov S.A., Maksimov A.I., Maksimova T.A., Gimelbrant D.E. Upland Scots pine forests of the Kivach Nature Reserve (Karelia). *Botanical Journ.*, 2007, v. 92, no. 10, pp. 1515-1535. (in Russian)

Kucherov I.B., Naumenko N.I. System of regional latitudinal elements for the analysis of boreal floras of East Fennoscandia. *Comparative florology at the turn of the III millenium*: *progress, problems, and prospects*: Proceedings Vth Workshop on comparative florology, Izhevsk, 1998. St.Petersburg: BIN RAS, 2000, pp. 37-62. (in Russian)

Kuchko A.A. Snow cover in Kivach Reserve forests and its influence upon soil frost penetration and thawing. *Proceedings of 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)

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. der ETH*, Stift. Rübel in Zürich, 1977, Hf 64, S. 1-208.

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)

ский» (Аннотированный список видов). Северодвинск: ЗАО «Партнер НП», 2012, 162 с.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983, 203 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956, 472 с

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

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

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

Тюлина Л.В. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала. *Изв. ГО СССР*, 1931, т. 63, вып. 5-6, с. 453-499.

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

Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978, 302 с.

Цвелев Н.Н. Род *Deschampsia* Beauv. – Луговик, щучка. *Арктическая флора СССР*, 1964, т. 2, с. 72-92.

Цвелев Н.Н. Род *Leucanthemum* Lam. – Нивяник. *Флора европейской части СССР*, 1994, т. 7, с. 96-99.

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.

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

Шашко Д.И. Агроклиматическое районирование СССР. М.: Колос, 1967, 335 с.

Шенников А.П. Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941, 509 с.

Шенников А.П., Кондратьева Е.А. Пастбища Холмогорского района. *Тр. БИН АН СССР*. Сер. 3: Геоботаника, 1934, вып. 1, с. 99-178.

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

Шмидт В.М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005, 346 с.

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 Fo-*

Minyaev N.A. History of formation of the flora of the northwest of the Europaean part of the USSR from the end of the Pleistocene. Abstract of diss. Dr. biol. sci. Leningrad, 1966, 38 p. (in Russian)

Morozova R.M. Forest soils of Karelia. Leningrad: Nauka Publ., 1991, 184 p. (in Russian)

Müller Th. Ergebnisse pflanzensoziologischger Untersuchungen in Südwestdeutschland. *Beitr. naturk. Forsch. Südwest-Deutschl.*, 1961, Bd 20, Hf 2, S. 11-122.

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)

Nitsenko A.A. A contribution to the history of formation of recent types of parvifoliate forests in the North-West of the european part of the USSR. *Botanical Journ.*, 1969, v. 54, no. 1, pp. 3-13. (in Russian)

Petrovsky V.V. Genus *Antennaria* Gaertn. – Cat's-foot. *Arctic flora of the USSR*, 1987, v. 10, pp. 84-96. (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)

Pott R. Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1995, 622 S.

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

Rabotnov T.A. Ecology of meadow herbs. Moscow: MOIP Publ., 1985, 175 p. (in Russian)

Rabotnov T.A. Meadow science. Moscow: Moscow Univ. Publ., 1984, 320 p. (in Russian)

Ramenskaya M.L. Analysis of flora of Murmansk region and Karelia. Leningrad: Nauka Publ., 1983, 203 p. (in Russian)

Ramensky L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. Ecological evaluation of foraging sites by their vegetatuion cover. Moscow: Sel'khozgiz Publ., 1956, 472 p. (in Russian)

Razumovskaya A.V., Kucherov I.B., Puchnina L.V. Vascular plants of the «Kenozersky» National Park. (An annotated checklist.) Severodvinsk: «Partner NP» CJSC, 2012, 162 p. (in Russian)

Schmidt V.M. Flora of the Arkhangelsk region. St.Petersburg: St.Petersb. Univ. Publ., 2005, 346 p. (in Russian)

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

Shashko D.I. Agricultural-climatic subdivision of the USSR. Moscow: Kolos Publ., 1967, 335 p. (in Russian)

Shennikov A.P. Meadow science. Leningrad: Leningr. Univ. Publ., 1941, 509 p. (in Russian)

Shennikov A.P., Kondrat'eva E.A. Pastures of the Kholmogory region. *Proceedings of BIN AS USSR*. Series 3: Geobotany, 1934, v. 1, pp. 99-178. (in Russian)

rest. 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. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1996, 1095 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.

Felföldy L. Szociológial viszgálatok a pannóniai flóraterület gyomvegetációján. *Acta Geobot. Hung.*, 1942, v. 5, p. 87-140.

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

Gimingham C.H. Ecology of heathlands. L.: Chapman & Hall, 1972, 266 p.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. L.; N.Y.: Wiley, 1979, 222 p.

Heinken T., Zippel E. Die Sand-Kieferwälder (Dicrano-Pinion) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtlische und geographische Gliederung. *Tuexenia*, 1999, T. 19, S. 55-106.

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.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. *Phytocoenologia*, 1981, v. 9, no. 1-2, S. 53-250.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. der ETH*, Stift. Rübel in Zürich, 1977, Hf 64, S. 1-208.

Müller Th. Ergebnisse pflanzensoziologischger Untersuchungen in Südwestdeutschland. *Beitr. naturk. Forsch. Südwest-Deutschl.*, 1961, Bd 20, Hf 2, S. 11-122.

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

Pott R. Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1995, 622 S.

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.

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.

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.

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)

Tsatsenkin I.A., Savchenko I.V., Dmitrieva S.I. Methodological instructions on the ecological evaluation of the foraging land in the tundra and taiga zones of Siberia and the Far East by its vegetation cover. Moscow: V.R. Williams Feed Inst., 1978, 302 p. (in Russian)

Tsvelev N.N. Genus *Deschampsia* Beauv. – Lime grass. *Arctic flora of the USSR*, 1964, v. 2, pp. 72-92. (in Russian)

Tsvelev N.N. Genus *Leucanthemum* Lam. – Daisy. *Flora partis europaeae URSS*, 1994, v. 7, pp. 96-99. (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.

Tulina L.V. Materials on alpine vegetation of the Southern Ural. *Proceedings of Geogr. Soc. USSR*, 1931, v. 63, no. 5-6, pp. 453-499. (in Russian)

Vasilevich V.I. Coastal vegetation of the North-Western Russia. *Botanical Journ.*, 2005, v. 90, no. 6, pp. 825-839. (in Russian)

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

Vasilevich V.I. Dry grassland communities in the North-Western European Russia. *Botanical Journ.*, 2008, v. 93, no. 10, pp. 1556-1564. (in Russian)

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

Vasilevich V.I., Bibikova T.V. Crowberry pine forests (Empetro nigri-Pinetum) in the North-West of European Russia. *Botanical Journ.*, 2011, v. 96, no. 9, pp. 1153-1161. (in Russian)

Vasilevich V.I., Bibikova T.V. Lime grass and common foxtail meadows in the North-Western European Russia. *Botanical Journ.*, 2007a, v. 92, no. 1, pp. 29-41. (in Russian)

Vasilevich V.I., Bibikova T.V. Fine bent grass, dog's-tail grass, and quaking grass meadows in the North-West of European Russia. *Botanical Journ.*, 2007b, v. 92, no. 6, p. 840-858. (in Russian)

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

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

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

Whittaker R.H. Communities and ecosystems. 2nd ed. N.Y.: Macmillan, 1975, 385 p.

Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 1967, v. 42, p. 207-264.

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.

Whittaker R.H. Communities and ecosystems. 2nd ed. N.Y.: Macmillan, 1975, 385 p.

Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 1967, v. 42, p. 207-264.

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. Hypoarctic phytogeographical belt and the origin of its flora. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 1966, 94 p. (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 UPLAND MEADOWS OF NORTH AND NORTH-WEST OF EUROPAEAN RUSSIA

Kucherov Ilya Borisovich

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

Key words
upland meadows
dry grasslands
climatic factors
correlation analysis
latitudinal zonation
continentality
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 analyzed for secondary vegetation of upland meadows and dry grasslands of Northern and North-Western European Russia. The main laws of plant cover dependence upon summer heat supply, climate oceanicity/continentality, and atmospheric relative humidity are discussed together with the differences in species climatic response in different meadow types as well as in upland meadows compared to pine / spruce forests which represent the primary vegetation of the meadow sites.

Received for publication 05.10.2015