НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Растительный мир Азиатской России, 2023, № 3, с. 191–216 **https://www.sibran.ru**

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

DOI: 10.15372/RMAR20230301

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОЗИЦИИ АРКТИЧЕСКИХ И АРКТОАЛЬПИЙСКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В СООБЩЕСТВАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

И.Б. Кучеров[1,*], А.А. Зверев[2, 3,*], С.В. Чиненко[1]

[1]*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,*
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, Россия; atragene@mail.ru[*], chinenko@binran.ru
[2]*Национальный исследовательский Томский государственный университет,*
634050, Томск, пр. Ленина, 36, Россия; ibiss@rambler.ru
[3]*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,*
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия

Анализируются ценотические позиции 21 арктоальпийского и арктического вида сосудистых растений в разных подзонах тайги в сравнении с тундровой зоной. В основе анализа лежит выборка из 2234 геоботанических описаний, выполненных в 1996–2007 гг. В таежной зоне Европейской России виды тяготеют к богатым (прежде всего карбонатным или сульфатным), но холодным почвам. Режим континентальности климата имеет на них меньшее влияние. Многие арктоальпийские виды проникают под полог светлохвойных лесов на известняках и гипсах, но на силикатах встречаются лишь в безлесных сообществах. Бóльшая часть арктических видов приурочена к засоленным почвам морских побережий. В составе арктической фракции в таежной зоне выделяются три флороэлемента – перигляциально-карстовый, в позднем плейстоцене составлявший "ядро" дриасовых флор, приморский и околоводно-болотный, каждый с рядом субэлементов. Выделение последних обусловлено экоценотическими различиями видов и историко-климатическими причинами, породившими разные волны их миграции. Субэлементы перигляциально-карстового элемента обусловлены тем, произрастает ли вид лишь на обнажениях известняков и гипсов (карстовый субэлемент) либо также на силикатных скалах, низкотравных лугах или в сосновых борах на песках (скальный, скально-пустошный и скально-боровой субэлементы). Преобладают арктоальпийские виды, мигрировавшие в среднем и/или верхнем дриасе и во времена переяславского похолодания. Субэлементы приморского элемента выделяются по тяготению видов к литоралям, супралиторалям или вороничникам, в первом случае также по океаничности/континентальности, обусловившей вектор их расселения. Преобладают арктические виды, мигрировавшие в среднем дриасе и затем в "малую ледниковую эпоху". Субэлементы околоводно-болотного элемента выделены по произрастанию видов на болотах разной степени трофности либо на отмелях и галечниках. Верхнепечорский околоводный субэлемент микулинского/ранневалдайского возраста объединяет арктических гигрофитов. Арктоальпийская *Eriophorum scheuchzeri* (отмельно-болотный субэлемент) расселяется и в наши дни.

Ключевые слова: *арктический флороэлемент, арктоальпийский флороэлемент, Европейская Россия, история флоры и растительности, таежные леса, южные тундры.*

Для цитирования: И.Б. Кучеров, А.А. Зверев, С.В. Чиненко. Ценотические позиции арктических и арктоальпийских видов растений в сообществах таежной зоны Европейской России. *Растительный мир Азиатской России.* 16(3):191-216. DOI 10.15372/RMAR20230301

ВВЕДЕНИЕ

Статья продолжает серию публикаций о географической изменчивости ценотических позиций сосудистых растений (Кучеров, Зверев, 2022; Кучеров и др., 2022) и посвящена арктическим и арктоальпийским видам в таежной зоне Европейской России.

Для арктических видов характерен "центр тяжести" их ареалов (ценоареал (Кучеров и др., 2022)) в пределах Арктической флористической области, включая Гипоарктику и (хотя бы частично) Высокую Арктику (Hultén, Fries, 1986). У арктоальпийских видов он охватывает также верхние высотные пояса гор, лежащих южнее. Эти виды, в свою очередь, подразделяются на метаарктические, населяющие горные системы, прилегающие к Арктике, и собственно арктоальпийские, более древние по времени возникновения, характерные также для горных систем, изолированных от Полярной области (Юрцев, 1966, 1968, 1974; Юрцев и др., 1978). Ниже, если не сказано иное, арктоальпийские виды понимаются расширительно, с учетом

© И.Б. Кучеров, А.А. Зверев, С.В. Чиненко, 2023

как собственно арктоальпийских, так и метаарктических.

Таежная зона вряд ли могла контактировать с Высокой Арктикой напрямую, без посредства промежуточных гипоарктических подзон. Последние же выступают барьером при расселении арктоальпийских и тем более арктических видов (Юрцев, 1966). Абсолютное большинство находок этих видов в современной тайге имеет реликтовую природу, отражая расселение тундровых растений к югу в составе "дриасовой флоры" во время гляциальных периодов позднего плейстоцена. Это расселение шло как вдоль края ледниковых щитов и в ходе зарастания морен, так и по берегам морей и приледниковых водоемов, обнажениям коренных пород вдоль рек, горным хребтам и другим открытым "холодным" ландшафтам. Некоторые виды арктической фракции получили импульс к вторичному расселению вдоль морских берегов в "малую ледниковую эпоху" XIV–XIX вв. н. э. (Юдин, 1963; Миняев, 1965, 1966; Толмачев, Юрцев, 1970; Хотинский, 1977; Раменская, 1983; Dahl, 1998; Елина и др., 2000; Шмидт, 2005).

Работа ставит своей целью описание ценотических позиций арктических и арктоальпийских видов в различных подзонах таежной зоны, оценку зависимостей этих позиций от климатических и топоэдафических факторов и группирование видов в эколого-ценотические и исторические свиты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельных избраны 4 арктических (*Carex glareosa*, *Caltha arctica*, *Cochlearia arctica*, *Oxytropis sordida*), 4 метаарктических (*Carex rariflora*, *Salix recurvigemmis*, *Dryas punctata*, *Hedysarum arcticum*) и 13 собственно арктоальпийских (*Poa alpina*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Tofieldia pusilla*, *Salix reticulata*, *Cerastium alpinum*, *Saxifraga cernua*, *S. cespitosa*, *S. nivalis*, *Potentilla kuznetzowii*, *Dryas octopetala*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctous alpina, Pinguicula alpina*) видов из числа отмеченных в геоботанических описаниях, всего 21 вид (табл. 1). Их ареалы заходят довольно далеко к югу, в океанических секторах проникая вглубь средней и даже южной тайги. Помимо них учитываются и другие виды арктической фракции флоры, например, арктический *Astragalus subpolaris*, арктоальпийские *Salix herbacea*, *S. polaris*, *Viscaria alpina* и др., сопряженные с модельными в своем распространении и ценотической приуроченности. Таксономическая принадлежность всех видов приводится в табл. 1.

В статье использованы региональные широтные геоэлементы (Юрцев, Камелин, 1991), отражающие зональное распространение видов в большей мере в пределах Европейской России (включая Урал), чем на всем протяжении их ареалов. Поэтому отнесение конкретных видов к тому или иному геоэлементу может отличаться от приведенного в "Арктической флоре СССР" (1966, 1980, 1984, и др.) и иных работах по флоре российской и тем более циркумполярной Арктики. Одновременно оно приближается к таковому в работах Н.А. Миняева (1965, 1966), О.В. Ребристой (1977, 2013), М.Л. Раменской (1983) и В.М. Шмидта (2005). В частности, известно, что в разных долготных секторах Голарктики ряд видов демонстрирует несхожее широтное распространение, проявляя себя то как арктоальпийские, то как гипоарктомонтанные (Арктическая флора…, 1966, 1980, 1984). В этих случаях учитывалось участие этих видов в миграционных потоках позднего плейстоцена севера и северо-запада Европейской России, а также их сопряженность с другими видами при формировании сообществ. Эта взаимная сопряженность сама отчасти является результатом совместного расселения видов и их последующего участия в первичных сукцессиях. Так, *Empetrum hermaphroditum* часто относят к арктоальпийским видам по ее широтному ареалу и по постоянству в кустарничково-лишайниковых тундрах, включая дриадовые. Но нами она отнесена к гипоарктическим видам в силу ее обычности и обилия в хвойных лесах северной, а в Печорском Предуралье и средней тайги, а также участия в тех же миграционных потоках, что и другие виды этой фракции (Миняев, 1966). Напротив, *Arctous alpina*, гипоарктический по общему простиранию ареала (Юрцев, 1966; Арктическая флора…, 1980), расселялся вместе с *Dryas octopetala* s.l. и другими видами "дриасовой флоры" (Миняев, 1966; Хотинский, 1977; Dahl, 1998) и участвует в сложении совместных с ними реликтовых сообществ. При этом на силикатных породах он выходит за южную границу крайнесеверной тайги лишь вдоль моря, как и другие арктоальпийцы. Поэтому, несмотря на сходство ценотических позиций с *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina* все же рассматривается нами как арктоальпийский вид.

В основу статьи положены 2234 описания растительности. Бóльшая их часть выполнена в ходе экспедиций 1996–2007 гг. (табл. 2, рисунок) и хранится в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Зверев, 2007). Из них 262 сделаны С.В. Чиненко в окрестностях пос. Дальние Зеленцы, 1263 – И.Б. Кучеровым на остальных территориях, кроме Малоземельской тундры (Дедов, 2006), окрестностей стационара "Сивая Маска" (Боч, Солоневич, 1972;

Таблица 1

Таксономическая принадлежность видов

Taxonomical affiliation of species

Вид	Семейство
1	2
Сосудистые растения	
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	Pinaceae
Larix sibirica Ledeb.	Pinaceae
Picea × *fennica* (Regel.) Kom.	Pinaceae
Picea obovata Ledeb.	Pinaceae
Pinus mugo Turra	Pinaceae
Pinus sylvestris L.	Pinaceae
Pinus sylvestris L. subsp. *engadinensis* (Heer) Asch. et Graebn.	Pinaceae
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	Poaceae
Festuca ovina L.	Poaceae
Leymus arenarius (L.) Hochst.	Poaceae
Poa alpina L.	Poaceae
Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.	Poaceae
Puccinellia pulvinata (Fries) Krecz.	Poaceae
Carex alba Scop.	Cyperaceae
Carex aquatilis Wahlenb.	Cyperaceae
Carex glareosa Wahlenb.	Cyperaceae
Carex humilis Leyss.	Cyperaceae
Carex mackenziei V.Krecz.	Cyperaceae
Carex ornithopoda Willd.	Cyperaceae
Carex rariflora (Wahlenb.) Smith	Cyperaceae
Carex rotundata Wahlenb.	Cyperaceae
Carex rupestris All.	Cyperaceae
Carex subspathacea Wormsk. ex Hornem.	Cyperaceae
Eriophorum scheuchzeri Hoppe	Cyperaceae
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.	Melanthiaceae
Polygonatum verticillatum (L.) All.	Convallariaceae
Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult.	Orchidaceae
Salix herbacea L.	Salicaceae
Salix polaris Wahlenb.	Salicaceae
Salix recurvigemmis A.Skvorts.	Salicaceae
Salix reticulata L.	Salicaceae
Betula czerepanovii Orlova	Betulaceae
Betula humilis Schrank.	Betulaceae
Betula nana L.	Betulaceae
Oxyria digyna (L.) Hill.	Polygonaceae
Cerastium alpinum L.	Caryophyllaceae
Dianthus repens Willd.	Caryophyllaceae
Gypsophila uralensis Less.	Caryophyllaceae
Gypsophila uralensis Less. subsp. *pinegensis* (Perf.) R.Kam.	Caryophyllaceae
Silene acaulis (L.) Jacq.	Caryophyllaceae
Silene paucifolia Ledeb.	Caryophyllaceae
Silene rupestris L.	Caryophyllaceae
Viscaria alpina L.	Caryophyllaceae
Caltha arctica R. Br. (=*C. radicans* T.F.Forst.)	Ranunculaceae
Caltha palustris L.	Ranunculaceae
Pulsatilla patens (L.) Mill.	Ranunculaceae
Ranunculus lanuginosiformis Selin	Ranunculaceae

Продолжение табл. 1

1	2
Ranunculus subborealis Tzvel.	Ranunculaceae
Thalictrum alpinum L.	Ranunculaceae
Cochlearia arctica Schlecht.	Brassicaceae
Draba cinerea Adams	Brassicaceae
Draba incana L.	Brassicaceae
Saxifraga aizoides L.	Saxifragaceae
Saxifraga cernua L.	Saxifragaceae
Saxifraga cespitosa L.	Saxifragaceae
Saxifraga nivalis L.	Saxifragaceae
Saxifraga oppositifolia L.	Saxifragaceae
Dryas octopetala L.	Rosaceae
Dryas punctata Juz.	Rosaceae
Dryas viscosa Juz.	Rosaceae
Potentilla crantzii (Crantz) G.Beck ex Fritsch.	Rosaceae
Potentilla kuznetzowii (Govor.) Juz.	Rosaceae
Sanguisorba officinalis L.	Rosaceae
Astragalus frigidus (L.) A.Gray	Fabaceae
Astragalus subpolaris Boriss. et Schischk.	Fabaceae
Hedysarum arcticum B.Fedtsch.	Fabaceae
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	Fabaceae
Empetrum hermaphroditum (Lange) Hagerup	Empetraceae
Pachypleurum alpinum Ledeb.	Apiaceae
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.	Cornaceae
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.	Ericaceae
Arctous alpina (L.) Niedenzu	Ericaceae
Calluna vulgaris (L.) Hull	Ericaceae
Ledum decumbens (Ait.) Lodd ex Steud.	Ericaceae
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	Ericaceae
Rhododendron hirsutum L.	Ericaceae
Vaccinium uliginosum L.	Ericaceae
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	Ericaceae
Vaccinium vitis-idaea L.	Ericaceae
Diapensia lapponica L.	Diapensiaceae
Androsace chamaejasme Wulfen	Primulaceae
Thymus talijevii Klok. et Shost.	Lamiaceae
Pedicularis oederi Vahl	Scrophulariaceae
Pedicularis verticillata L.	Scrophulariaceae
Pinguicula alpina L.	Lentibulariaceae
Valeriana capitata Pall. ex Link	Valerianaceae
Antennaria alpina (L.) Gaertn.	Asteraceae
Aster alpinus L.	Asteraceae
Scorzonera glabra Rupr.	Asteraceae
Мхи	
Sphagnum angustifolium (C.Jens. ex Russ.) C.Jens.	Sphagnaceae
Sphagnum girgensohnii Russ.	Sphagnaceae
Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid.	Grimmiaceae
Dicranum flexicaule Brid. (=*D. congestum* Brid.)	Dicranaceae
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	Ditrichaceae
Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al.	Hylocomiaceae
Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske	Calliergonaceae
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	Rhytidiaceae

Окончание табл. 1

1	2
Лишайники	
Cladonia amaurocraea (Floerke) Schaer.	Cladoniaceae
Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kaernefelt et A.Thell.	Parmeliaceae
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kaernefelt et A.Thell	Parmeliaceae
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	Physciaceae
Peltigera elisabethae Gyeln.	Peltigeraceae
Solorina crocea (L.) Ach.	Peltigeraceae

Примечание. Семейства сосудистых растений рассматриваются в их традиционном объеме и перечислены в порядке системы А. Энглера. Семейства мхов перечислены по системе В.Ф. Бротеруса с последующими уточнениями их объема, лишайников – по системе А. Цальбрукнера с аналогичными уточнениями (Кучеров, 2019). Роды и виды в пределах семейств приводятся по алфавиту.

Notes. Families of vascular plants are accepted in their traditional volumes and listed according to the system of A. Engler. Families of mosses and lichens are listed following the systems of W.F. Brotherus and A. Zahlbruckner, respectively, with later emendations of familiar volumes in both cases (Kucherov, 2019). Genera and species within the families are given in the alphabetical order.

Катенин, 1972) и бассейна Цилемской Печоры (Юдин, 1948; Тетерюк и др., 2009). Описания И.Б. Кучерова производились лично либо вместе с товарищами по экспедициям: С.А. Кутенковым (ИБ КарНЦ РАН), А.Г. Безгодовым (АО "КамНИИКИГС"), В.В. Чепиногой (ИГУ). Все описания выполнены в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных участков. Описания тундр производились на площади не менее 25 м^2, лесов – 400 м^2 при малонарушенном древостое глазомерно не моложе V–VI класса возраста. В деталях методика опубликована ранее (Кучеров, 2019). Еще 236 описаний из Пинежского заповедника предоставлены авторам С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова), 4 описания с островов Белого моря – Д.Е. Гимельбрантом (БИН РАН). 469 описаний взяты из литературы (Самбук, 1932; Андреев, 1935; Благовещенский, 1936; Некрасова, 1938; Дылис, 1940; Юдин, 1948; Боч, Солоневич, 1972; Катенин, 1972; Дедов, 2006; Морозова и др., 2008; Тетерюк и др., 2009; Пучнина, 2011; Шевченко, 2015). Описания, выполненные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, приведены к шкале ПП (Кучеров, 2019).

При объединении описаний в ценофлоры в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация, восходящая к работам В.Н. Сукачева (1928) для лесов и Б.Н. Городкова (1935) для тундр, с рядом уточнений (Катенин, 1972; Дедов, 2006; Кучеров, 2019).

Выделены следующие укрупненные типы сообществ, для которых характерны арктические и арктоальпийские виды:

I – тундры и (на Белом море) скальные лесотундры: I.1 – дриадовые, I.2 – гипоарктокустарничковые лишайниковые, I.3–I.4 – ерниковые (с ярусом *Betula nana*): I.3 – зеленомошные, I.4 – сфагновые;

II – приморские (с *Empetrum hermaphroditum* или *Chamaepericlymenum suecicum*), приозерные (лапландские, с *Vaccinium uliginosum*) и боровые (с *Calluna vulgaris*) пустоши;

III – болота: III.1–III.2 – сфагновые (на торфяных буграх в тундре также политриховые и зеленомошные): III.1 – бугры и гряды, III.2 – ковры и мочажины; III.3 – ключевые и прочие гипновые; III.4 – заболачивающиеся лесные дороги;

IV – прибрежные водноосочники (с *Carex aquatilis*);

V – растительность скал и осыпей (всех нелесных типов);

VI – сосняки (из *Pinus sylvestris*) и лиственничники (из *Larix sibirica*) на силикатных породах: VI.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные; VI.2 – мезотрофные (со *Sphagnum girgensohnii*) и олиготрофные (со *S. angustifolium*) сфагновые;

VII – хвойные леса травяно-зеленомошных типов на обнажениях известняков, доломитов и гипсов: VII.1 – сосняки и ельники (из *Picea obovata* или *P.* × *fennica*; зимнезеленые); VII.2 – лиственничники (с опадающей хвоей, что существенно влияет на световой режим ранневесенней вегетации (Толмачев, 1958));

VIII – супралиторальные луговины из *Leymus arenarius* на песках и *Carex glareosa* на сырых почвах тяжелого состава.

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 2.

Таблица 2

Постоянство и покрытие арктических и арктоальпийских видов сосудистых растений в различных типах сообществ тундровой и таежной зон Европейской России

Constancy and cover of arctic and arctic-alpine vascular plant species in different types of communities of tundra and taiga zones in European Russia

Вид	Типы сообществ															
	I.1	I.2	I.3	I.4	II	III.1	III.2	III.3	III.4	IV	V	VI.1	VI.2	VII.1	VII.2	VIII
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Район пос. Дальние Зеленцы, подзона южных тундр; 69° N, 36° E; *GDD* = 70; *K* = 12.9																
Poa alpina	–	–	6^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Carex glareosa	–	–	6^{+}	–	9^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	26^{5}
C. rariflora	–	–	10^{+}	42^{5}	3^{+}	82^{3}	58^{2}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Eriophorum scheuchzeri	–	–	2^{+}	–	–	–	4^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Tofieldia pusilla	–	–	–	–	–	18^{+}	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Salix reticulata	–	–	4^{+}	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Cerastium alpinum	–	–	2^{+}	–	15^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	39^{+}
Caltha arctica	–	–	4^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cochlearia arctica	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4^{+}
Dryas octopetala	–	4^{+}	–	–		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oxytropis sordida	–	30^{+}	–	–	22^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Loiseleuria procumbens	–	72^{3}	23^{+}	25^{+}	5^{+}	41^{+}	4^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Arctous alpina	–	70^{4}	10^{+}	8^{+}	24^{2}	12^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
n (Σ = 262)	0	53	52	12	78	17	26	1	0	0	0	0	0	0	0	23
2. Малоземельская тундра, подзона южных тундр; 68° N, 52–55° E; *GDD* = 262; *K* = 37.7																
Poa alpina	+	9^{+}	–	–	17^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Carex rariflora	–	–	–	80^{3}	–	19^{+}	40^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Eriophorum scheuchzeri	–	–	–	–	–	6^{+}	20^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Salix reticulata	1	–	33^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Saxifraga cespitosa	–	9^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Dryas octopetala	**25**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oxytropis sordida	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hedysarum arcticum	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Loiseleuria procumbens	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14^{+}	–	–	–	–
Arctous alpina	+	$\mathbf{91^{10}}$	100^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	57^{3}	–	–	–	–
n (Σ = 108)	1	22	31	15	6	16	10	0	0	0	0	7	0	0	0	0
3. Лапландский заповедник, полоса крайнесеверной тайги; 68° N, 31° E; *GDD* = 208; *K* = 32.2																
Carex rariflora	–	–	–	–	–	16^{2}	9^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Eriophorum scheuchzeri	–	–	–	–	–	–	2^{+}	4^{1}	$\mathbf{100^{16}}$	–	–	–	–	–	–	–
Tofieldia pusilla	–	2^{+}	12^{+}	14^{+}	42^{+}	12^{+}	4^{+}	–	–	–	–	2^{+}	16^{+}	–	–	–
Dryas octopetala	**20**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oxytropis sordida	–	2^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Loiseleuria procumbens	–	43^{+}	12^{+}	14^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Arctous alpina	–	91^{3}	32^{+}	–	17^{+}	–	–	–	–	–	–	30^{2}	5^{+}	–	–	–
n (Σ = 313)	1	46	25	7	12	51	53	26	6	7	0	42	37	0	0	0
4. Стационар "Сивая Маска", полоса крайнесеверной тайги; 67° N, 63° E; *GDD* = 245; *K* = 45.9																
Eriophorum scheuchzeri	–	–	–	–	–	2^{+}	2^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Arctous alpina	–	$\mathbf{100^{9}}$	48^{1}	7^{+}	–	7^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
n (Σ = 274)	0	10	40	130	0	41	51	0	0	2	0	0	0	0	0	0
5. Южный берег губы Чупа, полоса "типичной" северной тайги; 66° N, 33° E; *GDD* = 281; *K* = 34.4																
Poa alpina	–	–	–	–	3^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Carex glareosa	–	10^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17^{1}

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
C. rariflora	–	–	–	–	25^{+}	6^{+}	3^{1}	7^{1}	–	–	–	–	4^{+}	–	–	17^{1}
Eriophorum scheuchzeri	–	–	–	–	–	2^{+}	–	–	**83^{14}**	–	–	–	–	–	–	–
Tofieldia pusilla	–	–	–	–	–	14^{+}	3^{+}	13^{+}	–	–	–	–	1^{+}	–	–	–
Cochlearia arctica	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11^{+}
Saxifraga cernua	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6^{+}	–	–	–	–	–
Loiseleuria procumbens	–	10^{+}	–	–	3^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Arctous alpina	–	10^{4}	–	2^{1}	19^{2}	–	–	–	–	–	–	18^{1}	–	–	–	–
n (Σ = 379)	0	10	0	2	32	49	38	55	6	3	18	56	75	0	0	35
6. Заповедник “Пинежский” и его окрестности, “типичная” северная тайга; 64° N, 43° E; *GDD* = 451; *K* = 38.4																
Poa alpina	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Salix recurvigemmis	1^{+}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	18^{+}	44^{+}	–
S. reticulata	**1^{8}**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2^{+}	–
Dryas octopetala	**2^{25}**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7^{+}	2^{+}	–
D. punctata	1^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14^{+}	2^{+}	–
Oxytropis sordida	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14^{+}	–	–	–	–	–
Hedysarum arcticum	1^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7^{+}	–
Arctous alpina	**2^{18}**	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14^{2}	18^{3}	–
Pinguicula alpina	2^{1}	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4^{+}	9^{+}	–
n (Σ = 340)	2	0	0	0	1	60	92	28	0	1	7	48	28	28	45	0
7. Бассейн Цилемской Печоры, полоса крайнесеверной тайги; 65° N, 51° E; *GDD* = 356; *K* = 40.3																
Salix recurvigemmis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	33^{+}	–	–	2^{1}	–	–
S. reticulata	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	42^{+}	–	–	1^{+}	–	–
Saxifraga cespitosa	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17^{+}	–	–	–	–	–
Dryas octopetala	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	50^{1}	–	–	1^{1}	–	–
Arctous alpina	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	25^{1}	–	–	**1^{6}**	1	–
Pinguicula alpina	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	33^{+}	–	–	–	–	–
n (Σ = 16)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	3	1	0
8. Средний Тиман в районе г. Сосногорска и район пос. Нижний Одес, полоса “типичной” северной тайги; 64° N, 54–55° E; *GDD* = 356; *K* = 40.3																
Potentilla kuznetzowii	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8^{+}	–
n (Σ = 138)	0	0	0	0	0	8	24	0	0	0	0	13	79	2	12	0
9. Заповедник “Кивач”, подзона средней тайги; 62° N, 33° E; *GDD* = 484; *K* = 35.6																
Cerastium alpinum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9+	–	–	–	–	–
Caltha arctica × *palustris*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5+	–	–	–	–	–
Saxifraga nivalis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5+	–	–	–	–	–
Oxytropis sordida	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5+	–	–	–	–
n (Σ = 245)	0	0	0	0	8	31	29	9	5	0	22	37	80	24	0	0
10. Заповедник “Печоро-Илычский”, Верхнепечорское лесничество, подзона средней тайги; 62° N, 58° E; *GDD* = 388; *K* = 45.6																
Poa alpina	–	–	–	–	2^{+}	–	–	–	–	–	5^{+}	–	–	18^{+}	–	–
Caltha arctica	–	–	–	–	–	–	–	–	–	50^{4}	–	–	–	–	–	–
Saxifraga cernua	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7^{+}	–	–	–	–	–
S. cespitosa	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6^{+}	–	–
S. nivalis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12^{+}	–	–	–	–	–
Potentilla kuznetzowii	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2^{+}	–	–	–	–	–
n (Σ = 159)	0	0	0	0	2	11	12	33	2	6	58	10	4	17	4	0

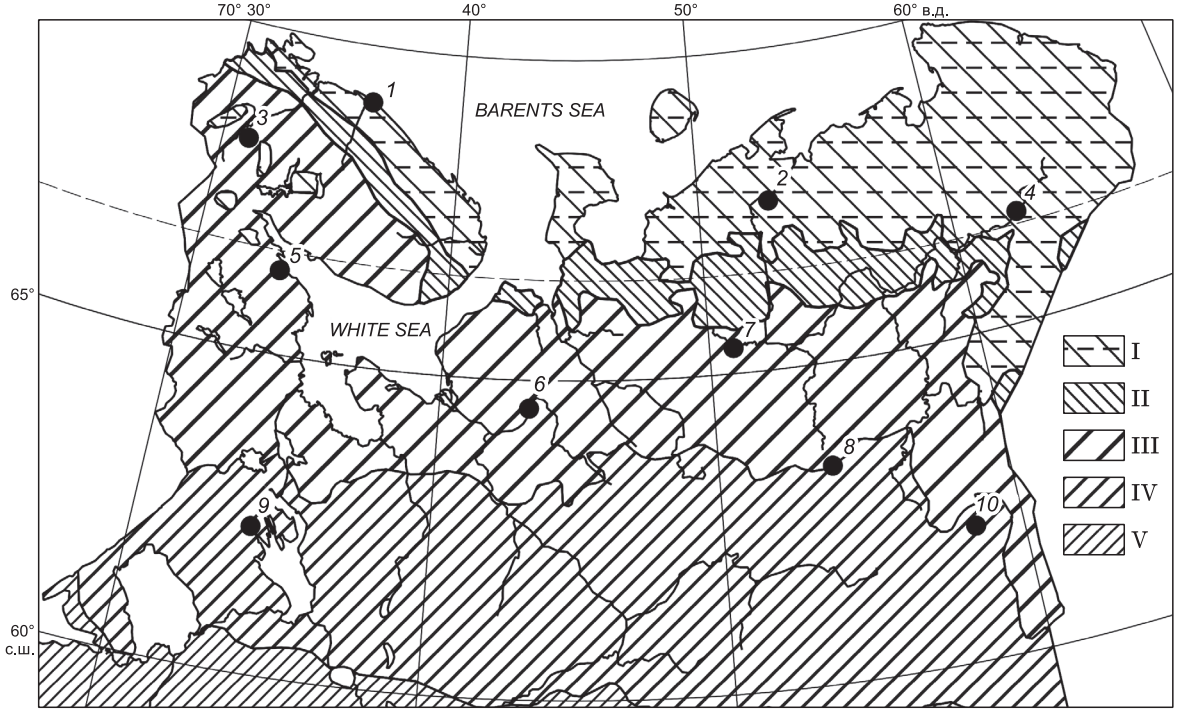
Примечание. Типы сообществ: I – тундры, скальные лесотундры: I.1 – дриадовые, I.2 – гипоарктокустарничковые лишайниковые, I.3–I.4 – ерниковые: I.3 – зеленомошные, I.4 – сфагновые. II – приморские, приозерные и боровые пустоши. III – болота: III.1–III.2 – сфагновые: III.1 – бугры и гряды, III.2 – ковры и мочажины; III.3 – ключевые; III.4 – заболачи-

вающиеся лесные дороги. IV – водноосочники. V – растительность скал и осыпей. VI – сосняки и лиственничники на силикатах: VI.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные, VI.2 – сфагновые. VII – хвойные леса на известняках и гипсах: VII.1 – сосняки и ельники, VII.2 – лиственничники. VIII – супралиторальные луговины.

Для видов даны постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). При числе описаний менее 5 постоянство выражено как число регистраций. Для единственного описания даются только покрытия. Значения постоянства и ПП доминантов и субдоминантов выделены полужирным шрифтом. ПП менее 0.5 % отмечены знаком "+". Прочерк "–" обозначает отсутствие вида; *n* – число описаний. *GDD* – сумма градусо-дней выше 10 °C; *K* – коэффициент континентальности Конрада. Нумерация географических пунктов соответствует рисунку.

Notes. Community types: I – tundras and rocky forest-tundras: I.1 – dryad, I.2 – hypoarctic-dwarfshrub lichen, I.3–I.4 – dwarf-birch: I.3 – feathermoss, I.4 – peatmoss. II – maritime, lakeshore, and dry-grass heaths. III – mires: III.1 – mounds and ridges of peatmoss bogs, III.2 – carpets and hollows (of the same), III.3 – fens, III.4 – paludified forest drives. IV – riverine *Carex aquatilis* thickets. V – rock and scree vegetation. VI – Scots pine and Siberian larch forests on silicate bedrock: VI.1 – lichen and lichen-feathermoss, VI.2 – peatmoss. VII – coniferous herb-feathermoss forests on limestone or gypsum: VII.1 –pine and Norway spruce, VII.2 – larch. VIII – supra-littoral meadows.

Constancy (%) and average cover (% in superscripts) are given for species. Constancy values are represented as registration numbers for community types with less than 5 relevés, and only cover values are listed for a single relevé. Cover and constancy values are shown in bold for dominants and subdominants. Average species cover less than 0.5 % is given as "+"; missed species are marked with "–"; *n* is number of relevés. *GDD* is a sum of growing degree-days above 10°C, and *K* is Conrad continentality index. Enumeration of geographical points coresponds to that in the figure.



Местоположение обследованных территорий.

Заповедники: *3* – "Лапландский", *6* – "Пинежский" и его окрестности, *9* – "Кивач", *10* – "Печоро-Илычский", Верхнепечорское лесничество. *1* – район пос. Дальние Зеленцы; *2* – Малоземельская тундра; *4* – стационар "Сивая Маска"; *5* – южный берег губы Чупа; *7* – бассейн Цилемской Печоры; *8* – Средний Тиман близ г. Сосногорска и район пос. Нижний Одес. Зоны и подзоны (Исаченко, Лавренко, 1980): I – тундры; II – предтундровые редколесья; III–VI – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная.

Location of the study areas.

Biosphere and strict nature reserves: *3* – Lapland, *6* – Pinega (together with its vicinities), *9* – Kivach, *10* – Pechora-Ilych, Upper-Pechora Forestry. *1* – Dalniye Zelentsy Stlmnt vicinities; *2* – Malozemelskaya Tundra; *4* – Sivaya Maska Permanent Study Area; *5* – Chupa Bay southern shore; *7* – Pechora River basin, Tsilma area; *8* – Central Timan Ridge near Sosnogorsk Town with Nizhniy Odes Stlmnt vicinities. Zones and subzones (Isachenko, Lavrenko, 1980): I – tundras; II – open subarctic woodlands; III–VI – taiga: III – northern, IV – middle, and V – southern.

Дизъюнктивный характер распространения и редкость видов арктической фракции в таежной зоне препятствуют построению широтных рядов сообществ для оценки влияния зональности на ценотические позиции. Это и бессмысленно, учитывая реликтовую природу многих видов, чьи встречаемость и обилие обусловлены иными факторами, чем современный климат. Строить ряды корректно лишь для немногих видов.

1. Ряд на бедных песчаных и щебнистых почвах (кустарничковые лишайниковые тундры – сосняки арктоусово-воронично-лишайниковые в крайнесеверной тайге – воронично-лишайниковые в "типичной" северной – лишайниковые в средней) для *Arctous alpina* и не идущей под полог леса *Loiseleuria procumbens*.

2. Плакорный ряд от ерниковых зеленомошных тундр к ельникам воронично-черничным и черничным для этих же видов.

3. Ряды на заболоченных кислых почвах с мелкой торфяной залежью от ерниковых сфагновых тундр к мезотрофным и олиготрофным сфагновым лесам (отдельно для сосняков и ельников) для этих же видов и *Carex rariflora*.

4. Ряд на торфяных грядах и буграх олиго- и мезотрофных болот для *C. rariflora* и *Tofieldia pusilla*.

5. Ряд на коврах и в мочажинах этих же болот для двух последних видов и *Eriophorum scheuchzeri*.

6. Ряд на ключевых болотах для *Tofieldia pusilla*.

Для оценки значимости изменений ПП в каждом из рядов с помощью программы Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_S) (Spearman, 1904) между средним ПП видов и значениями метеопараметров (см. табл. 2). Выбор коэффициента Спирмена обусловлен неравным объемом выборок описаний. Для оценки теплообеспеченности климата, как и ранее (Кучеров и др., 2022), избрана среднегодовая сумма среднесуточных превышений температур над пороговой в 10 °C (см. табл. 2) по данным среднемноголетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки (NASA…, 2018). Для оценки континентальности климата на основе данных из базы рассчитан коэффициент континентальности Конрада (*K*) (Tuhkanen, 1980). Значения r_S, подтвержденные на уровне значимости $\alpha = 0.05$, приводятся в тексте.

При выделении эколого-ценотических и исторических свит видов арктической фракции привлечены данные о флоре и растительности более обширных территорий, включая Центральную Европу (Dahl, 1998; Leuschner, Ellenberg, 2017), Урал (Горчаковский, 1969, 1975) и Сибирскую (включая Берингийскую) Арктику (Юрцев, 1968, 1974). Периодизация голоцена принята по Н.А. Хотинскому (1977).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Фитоценотические позиции арктических и арктоальпийских видов в различных регионах и зонально-климатических выделах

1.1. Зональный оптимум арктических и арктоальпийских видов наблюдается в арктических и северных гипоарктических (типичных) тундрах. Здесь они формируют или как минимум населяют сообщества большей части типов. При этом доминирующие виды арктической фракции проявляют тенденцию к эвритопности.

В южных тундрах вследствие преобладания гипоарктических видов эта тенденция ослабевает. Здесь многие арктоальпийские виды сопутствуют доминантам кустарничково-лишайниковых тундр, подобно *Arctous alpina* и *Loiseleuria procumbens* (здесь и далее см. табл. 2). Эти же виды встречаются и в приморских вороничниках из *Empetrum hermaphroditum*. Другие виды сохраняют доминирование в условиях, характерных для более северных подзон (Толмачев, 1939), – на сухих обдуваемых элементах рельефа или вокруг снежников при основании склонов, но не на промежуточных экотопах. Для ряда видов типичны обе стратегии – и олиго-, и макрохионофильная. Так, *Dryas octopetala* и *Arctous alpina* обильны и в сухих щебнистых кустарничково-лишайниковых, и в более влажных кустарничково-моховых тундрах, но под пологом *Betula nana* в зональных ерниковых тундрах встречаются лишь иногда и в малом обилии. Сходное распределение этих видов отмечено и в горных тундрах Скандинавии (Nordhagen, 1927–1928; Fremstad, 1998). *Oxytropis sordida* и *Hedysarum arcticum* всюду сопутствуют *Dryas octopetala.*

Salix reticulata в качестве вида-спутника тоже присутствует в дриадовых и арктоусовых тундрах. Но она еще более характерна для луговинных тундр и приснежниковых луговин, где может формировать 2-й ярус под пологом более высокого травостоя (Юрцев, 1974; Fremstad, 1998). В ядрах снежников при этом формируются ивковые моховые тундры с амфиатлантической *S. herbacea* (Елина и др., 2000).

В Гипоарктике арктические и арктоальпийские виды не менее свойственны интразональным экотопам – обнажениям карбонатных пород, береговым обрывам, галечникам, выходам ключей (Юрцев, 1966). Так, *Astragalus subpolaris* в равной мере обычен на галечниках, нивальных луговинах и в моховых и кустарничковых тундрах. *Saxifraga cespitosa* и *S. nivalis* встречаются на нивальных

луговинах, более редки в пятнистых дриадовых тундрах, но характерны для сырых скал и щебнистых осыпей. Именно скальная, а не тундровая, ниша представляется в Гипоарктике основной для этих видов, тогда как в Высокой Арктике это, безусловно, тундровые растения. К скалам и осыпям тяготеет и *Poa alpina,* а также *Draba cinerea.* В то же время *Saxifraga cernua* равно характерна для скальных и тундровых сообществ, в последнем случае населяя и влажные каменистые, и нивальные моховые, и заболоченные осоково-моховые тундры. Несколько уже ценоспектр у *Pinguicula alpina,* нетипичной для заболоченных тундр. *Tofieldia pusilla* тоже встречается в сырых кустарничково-моховых тундрах, на низкотравных луговинах и моховых коврах меж камней. Но в Гренландии и на п-ове Лабрадор она растет на скалах (Богдановская-Гиенэф, 1946).

На склоновых лугах по крутым берегам рек в подзонах южных и типичных тундр встречаются *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga nivalis*, *Potentilla kuznetzowii*, *Dryas octopetala*, *Oxytropis sordida*, *Astragalus subpolaris.* Повсеместное растение заболоченных осоково-моховых тундр, мочажин и моховых ковров осоково-сфагновых и осоково-гипновых тундровых болот – *Carex rariflora*. Но она может подниматься и на кочки, и торфяные гряды. Ее обилие выраженно снижается с севера на юг, как и у *Eriophorum scheuchzeri.* Последняя обычна по сырым песчаным и илистым берегам рек, на конусах выноса, в арктической моховой тундре. *Caltha arctica* свойственна берегам ручьев и замоховелым галечникам, но отмечается и по берегу Баренцева моря. По морским берегам и щебнистым склонам изредка встречается и *Cerastium alpinum*. Наконец, для супралиторали и литорали характерны галофильные арктические *Carex glareosa*, *C. mackenziei*, *C. subspathacea*, *Puccinellia phryganodes*, *Cochlearia arctica*. Последний вид встречается и по берегам крупных рек, а также у подножия глинистых склонов (Ребристая, 1977; Сергиенко, 1986).

В горных тундрах Урала от Полярного до Северного распределение видов арктической фракции флоры близко к таковому в зональных тундрах Русской равнины. *Dryas octopetala* господствует в дриадовых каменистых, дриадово-воронично-ракомитриевых и дриадово-копеечниково-ритидиевых тундрах. *Arctous alpina* встречается в тундрах этих же типов, вдобавок доминирует в арктоусово-лишайниковых тундрах. Дриаду и арктоус сопровождают *Salix reticulata*, *Oxytropis sordida*, *Hedysarum arcticum* (иногда обильный), *Astragalus subpolaris*, *Gypsophila uralensis*, *Silene paucifolia*, *Pachypleurum alpinum* и др. *Loiseleuria procumbens* и *Diapensia lapponica* в малом обилии встречаются в тундрах более влажных и ацидофильных осоково-моховых, типов. Большинство названных растений произрастает также на пироксенитовых и габбровых скалах. Виды *Saxifraga* (*S. cespitosa*, *S. cernua*, *S. nivalis*) и *Pinguicula alpina* тоже обычны в расселинах скал с сочащейся водой, на каменистых россыпях, нивальных луговинах, по берегам ручьев, но лишь иногда наблюдаются в горных тундрах. Напротив, *Poa alpina,* в отличие от зональных тундр, здесь скорее тундровый, нежели скальный вид. *Carex rariflora* и *Eriophorum scheuchzeri* отмечены в сырых тундрах, первый вид иногда также на подгольцовых лугах, но не на болотах. *Cochlearia arctica* изредка растет на сырых скалах у верхней границы леса на Полярном Урале (Горчаковский, 1975).

В отличие от Урала, в высокогорьях Альп *Eriophorum scheuchzeri* окаймляет горные озера и вместе с *Warnstorfia exannulata* служит торфообразователем на болотах альпийского пояса. *Dryas octopetala* выступает одним из пионеров обрастания обнаженных карбонатных скал, стабилизирует подвижные щебнистые осыпи и зарастает галечники в старых руслах. И те, и другие могут быть как из карбонатного, так и из силикатного обломочного материала. На альпийских лугах дриада и *Loiseleuria procumbens* выдерживают конкуренцию с травами, но не доминируют. *Salix reticulata* характерна для ядер снежников на известняках, а также заселяет сравнительно сухие участки ледниковых морен и скальные трещины (Leuschner, Ellenberg, 2017).

1.2. В качестве коридоров для расселения арктических и арктоальпийских видов на юг выступают дриадовые тундры и нивальные луговины (Ребристая, 1977). В плейстоцене и древнем голоцене этой же цели служили перигляциальные тундры и тундростепи (Юдин, 1963; Миняев, 1965, 1966; Хотинский, 1977; Елина и др., 2000). К этому списку следует добавить приморские луга и кустарничковые пустоши (Миняев, 1965, 1966), низинные и переходные болота. Верховые болота – рефугиумы гипоарктических видов, обеспечивающие простирание их ареалов вплоть до южной тайги, – за редкими исключениями не способствуют расселению арктоальпийцев.

Нивальные луговины способствуют продвижению видов арктической фракции лишь до северной границы лесотундры. Даже разреженный древостой настолько усиливает снегонакопление, что это препятствует перераспределению снега в ландшафте и формированию снежников (Ребристая, 1977). Лишь в предгорьях Северного Урала нами отмечены небольшие снежники вокруг входов

в карстовые пещеры на северных склонах, с моховыми коврами на шлейфах книзу от пещер. Именно на этих коврах в Печоро-Илычском заповеднике был встречен *Ranunculus lanuginosiformis*, характерный для нивальных луговин Большеземельской тундры и Ямала, где он ранее не разделялся с близкородственным бореальным видом *R. subborealis* (Ребристая, 2013).

В то же время по дриадовым и экологически близким к ним арктоусовым тундрам на возвышенных элементах рельефа эвтрофные светолюбивые виды арктической фракции достигают северной границы тайги. Их дальнейшее расселение затруднено из-за затенения и кислой реакции подстилки под пологом хвойного леса и происходит в основном (хотя и не исключительно) по безлесным местообитаниям.

1.3. Как уже сказано выше, коридором для миграций арктических и арктоальпийских видов в позднем плейстоцене выступали перигляциальные экотопы. Реликтовые сообщества перигляциального генезиса с арктоальпийским "ядром" ценофлоры сохранились на карстовых обнажениях карбоновых известняков и пермских гипсов по берегам Пинеги, Сояны, Мылы, Белой Кедвы, Сойвы, Щугора и других рек Двино-Печорского региона. Впоследствии, в разные периоды голоцена, они были обогащены видами иных миграционных волн и, соответственно, геоэлементов. Растительность обнажений достаточно хорошо изучена (Юдин, 1963; Тетерюк и др., 2009; Пучнина, 2011). На безлесных северных склонах и щебнистых осыпях развиты экстразональные простратнокустарничковые тундры с господством *Dryas octopetala* и *Arctous alpina*. Их сопровождают *Salix reticulata*, *Pinguicula alpina* (см. табл. 2), *Hedysarum arcticum*, гипоарктические *Thymus talievii* и *Astragalus frigidus*, а также *Carex alba*, *C. ornithopoda*, *Epipactis atrorubens*, *Pulsatilla patens* и иные бореальные, неморальные и лесостепные виды. Реже встречаются *Oxytropis sordida*, *Astragalus subpolaris*, *Potentilla kuznetzowii*, *Gypsophila uralensis* s.l., *Saxifraga aizoides*, *Tofieldia pusilla*, *Valeriana capitata* и неотмеченные на Беломорско-Кулойском плато (Шмидт, 2005) *Saxifraga cespitosa* и *S. nivalis*. В напочвенном ярусе *Hylocomium splendens* сочетается с *Ditrichum flexicaule*, *Rhytidium rugosum*, *Flavocetraria cucullata*, *Peltigera elisabethae*, *Solorina crocea* и другими арктоальпийскими и гипоарктическими видами мхов и лишайников.

В верхней части береговых обнажений формируются и сосновые редколесья с доминированием *Dryas octopetala* и(или) *Thymus talievii*. Для них характерны также *Dryas punctata*, *Arctous alpina*, *Poa alpina*, *Potentilla kuznetzowii*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia amaurocraea* (Юдин, 1963; Сабуров, 1972). На вершинах и склонах гипсовых останцов в среднем течении Пинеги описаны высокоствольные лишайниково-зеленомошные сосняки ассоциации ***Astragalo danici–Arctostaphylo-Pinetum***. Под их пологом *Dryas octopetala*, *D. punctata* и *Arctous alpina* сочетаются с господствующими *Arctostaphylos uva-ursi* и *Carex alba* (см. табл. 2). Книзу от пояса сосняков с дриадой представлены лиственничники костянично-брусничные, где в сложении подлеска вместе с гипоарктической *Salix arbuscula* участвует метаарктическая *S. recurvigemmis* (Кучеров, 2019; Kucherov, 2021). На р. Сотке в Пинежском заповеднике есть и толокнянковые лиственничники с дриадой (Пучнина, 1986).

В условиях большей океаничности, на известняках южных склонов в Северной Норвегии развиты сосняки с *Betula pubescens* s.l. ассоциации ***Epipacto atrorubentis–Betuletum*** Bjørnd. 1980. В их травяно-кустарничковом ярусе согосподствуют *Arctostaphylos uva-ursi*, *Carex rupestris*, *Saxifraga oppositifolia*. Присутствуют *Dryas octopetala*, *Saxifraga aizoides*, *Antennaria alpina* вместе с неморальной *Polygonatum verticillatum* (Bjørndalen, 1980). В чабрецово-толокнянковых сосняках (***Thymo-Arctostaphylo-Pinetum***) и на доломитовых скалах в Заонежской Карелии отмечены *Cerastium alpinum* (см. табл. 2), *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis*, *Rhytidium rugosum*, *Ditrichum flexicaule*, *Peltigera elisabethae*, *Physconia muscigena* (Елина и др., 2000; Кучеров, 2019; Kucherov, 2021).

В Швейцарских Альпах на известняках близ верхней границы леса *Dryas octopetala* и *Arctous alpina* постоянны в кустарниковых сосняках из *Pinus mugo* с *Rhododendron hirsutum* (***Rhododendro hirsuti–Pinetum mugo*** Zöttl 1951). Как сопутствующий вид на этом же профиле дриада отмечена в стланиковых сосняках из *Pinus mugo* с *Erica carnea* (***Erico carneae–Pinetum prostratae*** Zöttl 1951) и в высокоствольных из *Pinus sylvestris* subsp. *engadinensis* с *Carex humilis* (***Carici humilis–Pinetum engadinensis*** Br.-Bl. 1946) (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Напротив, в условиях большей континентальности, на известняках по рекам Мыле (на Тиманском кряже) и Большой Сыне (в районе гряды Чернышева в Полярном Предуралье) встречаются уже ельники с господством *Dryas octopetala*, *Arctous alpina* и *Rhytidium rugosum* и постоянной *Saxifraga cespitosa* (см. табл. 2), на Мыле с *Betula humilis*. На более влажных осыпях западных экспозиций на Тимане развиты сосняки с подлеском из *Betula humilis* и пятнистым травяно-кустарничковым яру-

сом из *Dryas octopetala*, *Saxifraga cespitosa*, *Salix reticulata* и *Vaccinium uliginosum* по ковру *Rhytidium rugosum* и таежных перистых мхов (Юдин, 1963).

В ельниках на известняках арктоальпийские виды отмечены и в предгорьях Северного Урала, как, например, *Salix reticulata* в ельниках костянично-брусничных зеленомошных по р. Илыч (Дегтева, Дубровский, 2014) и *Saxifraga cespitosa* в аналогичных сообществах на Верхней Печоре (см. табл. 2). Здесь же по трещинам отвесных известняковых скал встречаются *Draba cinerea* (Лавренко и др., 1995), *Potentilla kuznetzowii*, *Poa alpina, Saxifraga nivalis* и многие виды арктоальпийских кальцефильных мхов, а *S. cernua* обильна у входа в гроты при основании скальных останцов. Верхнепечорские популяции перечисленных видов, весьма вероятно, имеют не поздневалдайский, а более ранний, среднеплейстоценовый возраст (Толмачев в: Юдин, 1963; Лавренко и др., 1995). *Saxifraga cernua* и *S. cespitosa* отмечены и в сырых расселинах известняковых скал по рекам на Среднем Урале (Горчаковский, 1969).

На Русской равнине сообщества с арктоальпийскими видами на карбонатном карсте представлены как в крайнесеверной, так и в "типичной" северной, а в предгорьях Урала – и в средней тайге. По мере приближения к Атлантическому океану арктоальпийские виды, как собственно океанические, так и континентальные, продвигаются по карбонатным экотопам все более к югу. На юге Норвегии в районе Осло-фьорда, где докембрийские породы перекрыты известняками силура, наряду с *Saxifraga cespitosa* и *S. nivalis* вновь появляется *Dryas octopetala*. На Британских островах, изобилующих выходами карбонатов и в горах, и на равнине, *D. octopetala*, *Salix reticulata*, *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis* и *Poa alpina* встречаются на таких выходах вплоть до 52° с.ш. (Dahl, 1998; Online atlas…, 2022). Находка *Pinguicula alpina* в Северной Эстонии тоже приурочена к известняковым альварам (Миняев, 1965).

Сообщества арктоальпийцев на сульфатном карсте известны в основном из северной тайги, но наблюдаются и в подтайге. Так, *Dryas punctata* и *D. octopetala* отмечены на сыром гипсе с подтоком на северных склонах в низовьях р. Чусовой и на р. Каме в пределах памятника природы "Лунежские горы" в Пермском крае. Часто такие склоны порастают елью (Горчаковский, 1969; Овеснов, Ефимик, 2013).

Находки *D. octopetala*, *D. punctata*, *Salix reticulata*, *Arctous alpina* и иных подобных видов в горных тундрах Южного Урала тоже имеют перигляциальный генезис. Они совпадают с южной границей максимального плейстоценового оледенения, во время которого виды проникли по хребту с севера. На осыпях эти виды здесь не встречаются (Горчаковский, 1969) в отличие, скажем, от Большеземельской тундры (Ребристая, 1977).

1.4. Не менее важными для выживания арктоальпийских видов в таежной зоне являются экотопы влажных расщелин, трещин и карнизов силикатных скал. К ним тяготеют как собственно петрофиты, так и тундровые виды на южном пределе ареала.

По всей Карелии от Кандалакшского залива до Заонежья и Приладожья на скалах и каменистых морских и речных берегах встречаются *Saxifraga nivalis*, *S. cespitosa* и *Potentilla crantzii*. К кристаллическим породам приурочены и находки арктоальпийцев по северному берегу Финского залива, в частности, *Viscaria alpina* близ г. Выборга и *Silene rupestris* на гранитах-рапакиви юга Финляндии. В равнинных местностях юга Скандинавии *Viscaria alpina*, *Cerastium alpinum*, *Pinguicula alpina*, *Saxifraga cespitosa* и *S. nivalis* также тяготеют к скальному комплексу (Миняев, 1965; Раменская, 1983). Последние два вида типичны и для флористически обедненных, с трудом поддающихся выветриванию девонских известняков Среднего Тимана и глинистых сланцев по р. Цильме (Юдин, 1963).

Saxifraga cernua отмечена в трещинах гранитогнейсовых скал на о. Черемшиха в мористой части Керетского архипелага, на высоте около 30 м над ур. м. Исходя из скорости гляциоизостатического поднятия беломорских островов, вид выступает здесь реликтом конца бореального периода голоцена (Кучеров и др., 2005).

Arctous alpina характерен для силикатных скал по всему побережью Норвежского моря (Fremstad, 1998) и по Карельскому берегу Белого моря. Здесь наряду с ним местами встречаются *Poa alpina* и *Pinguicula alpina.* К вершинам сельг беломорского архипелага Кузова приурочены реликтовые находки *Diapensia lapponica* и *Loiseleuria procumbens* (Кравченко, Тимофеева, 2002 в: Кучеров и др., 2005) – ацидофильных горнотундровых видов, отсутствующих на известняках и не отнесенных Ю.П. Юдиным (1963) к перигляциальной ценофлоре. *L. procumbens* отмечена и на возвышенной части о. Муксалма в Соловецком архипелаге (Киселева и др., 1997 в: Кучеров и др., 2005).

В горах Шотландии единственная реликтовая популяция *Diapensia lapponica* произрастает на кварцитах. *Loiseleuria procumbens* и *Arctous alpina* встречаются более широко, но тоже лишь на силикатных породах (Online atlas…, 2022). Таким образом, экологические предпочтения *A. alpina* меняются: на Британских островах он предстает каль-

цефобным видом, а на Беломорско-Кулойском плато и Тиманском кряже – как минимум кальций-толерантным. В Альпах и *A. alpina*, и *Loiseleuria procumbens* обычны в сообществах горных кустарничковых пустошей на известняках. Но считается, что и здесь эти виды индифферентны к составу породы (Leuschner, Ellenberg, 2017).

1.5. В Фенноскандии *Arctous alpina* примечателен и тем, что это один из немногих арктоальпийских видов, проникающих под полог леса на силикатных породах. В подгольцовом поясе и предтундровой полосе он характерен для березовых криволесий (из *Betula czerepanovii*) лишайниковых и океанических вороничных типов (Nordhagen, 1927–1928; Hämet-Ahti, 1963) и редкостойных горных зеленомошно-лишайниковых сосняков ассоциации ***Barbilophozio–Pinetum lapponicae*** Br.-Bl. et Siss. 1939 em. K.-Lund 1967 (Kielland-Lund, 1981; Fremstad, 1998). Южнее *Arctous alpina* вместе с *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum hermaphroditum* согосподствует в кустарничковом ярусе лишайниковых сосняков и ельников на песках в крайнесеверной тайге от Лапландии до бассейна р. Усы (Кучеров, 2019) и в сосняках на приморских скалах в "типичной" северной тайге Беломорья (см. табл. 2).

Независимо от *Arctous alpina* под пологом северокарельских сухих сосняков на песках и озах спорадически встречаются низкоарктические виды, спутники *Dryas octopetala* в типичных и южных тундрах и на обнажениях – *Oxytropis sordida* и (реже) *Astragalus subpolaris*. Второй вид более характерен для галечников по берегам озер (Раменская, 1983). Через Северную и Среднюю Карелию виды достигают озов юго-востока Финляндии (Jalas, 1950) и проникают в бассейны Онежского и Ладожского озер (Миняев, 1965). Близ заповедника "Кивач" в средней тайге Карелии *Oxytropis sordida* произрастает на месте срытого в XX в. песчаного оза, ранее покрытого сосняком брусничным (см. табл. 2). При этом он доминирует на откосах ближайшего карьера. В средней тайге Архангельской обл. этот же вид изолированно встречается на р. Онеге (Шмидт, 2005). На северо-востоке Карельского перешейка находки *O. sordida* и *Astragalus subpolaris* тоже приурочены к соснякам брусничным на камах и озах.

В резко континентальном климате Средней и Восточной Сибири *A. subpolaris* и *Oxytropis sordida* характерны для тундр, но не проникают в боровые сообщества. В то же время *Arctous alpina* широко распространен в северо- и среднетаежных кустарничковых (с *Vaccinium vitis-idaea* и гипоарктическими *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* и *Ledum decumbens*) лиственничниках из *Larix gmelinii* на мерзлотных почвах (Шумилова, 1962; Юрцев, 1966). На юге Восточной Сибири лиственничники выступают и рефугиумами альпигенных арктоальпийских видов *Saxifraga* и *Pedicularis*. Их произрастание здесь обусловлено интенсивной весенней инсоляцией в то время, когда снег уже стаивает, но на лиственницах еще не распустилась хвоя (Толмачев, 1958; Юрцев, 1974).

В ельнике травяно-сфагновом с ключевым подтоком в верхней части горно-лесного пояса в Лапландском заповеднике была найдена *Salix reticulata* (см. табл. 2).

1.6. В прибеломорских вороничниках отмечены *Loiseleuria procumbens* и *Arctous alpina* (см. табл. 2), по берегам Баренцева моря в условиях повышенной нивальности – также *Salix herbacea*. На побережьях Северного моря *Dryas octopetala*, *Arctous alpina* и *Salix reticulata* участвуют в зарастании песчаных дюн (Fremstad, 1998).

Супралиторальные луговины в устьях ручьев на Белом море, как и на Баренцевом, формируют *Carex glareosa* (доминирует), *C. mackenziei*, *Puccinellia pulvinata* и другие галофиты. На верхней литорали встречаются луговины из *Carex subspathacea*.

1.7. На горных залуговелых пустошах с *Festuca ovina* в Норвегии *Dryas octopetala* может выступать субдоминантом, особенно на богатых почвах (Fremstad, 1998). На низкотравных суходольных лугах по всей Архангельской обл. обычен *Poa alpina,* на севере области – также *Potentilla crantzii* (Шмидт, 2005). Второй из этих видов отмечен нами и среди *Leymus arenarius* по западному берегу Ладожского озера.

В осочниках и на галечниках по берегам Верхней Печоры обильна *Caltha arctica* (см. табл. 2), часто разделяющая господство с *Carex aquatilis*. В прибрежном водноосочнике выше пос. Якша найдена и эоарктическая (по А.И. Толмачеву (1962)) *Arctophila fulva* (Лавренко и др., 1995), в тундровой зоне доминирующая при зарастании мелководных озер и на приозерных лугах. В горах выше по реке этот вид не отмечен.

1.8. В крайнесеверной тайге, как и в тундре, на моховых коврах и в мочажинах, реже на грядах осоково-сфагновых и осоково-гипновых болот встречается *Carex rariflora*. Иногда она произрастает и в западинах сфагновых сосняков. По топяным болотам вдоль Карельского берега Белого моря вид проникает и в "типичную" северную тайгу (см. табл. 2) на юг до пос. Сумпосад (Раменская, 1983; Елина и др., 2000). В Керетской Карелии *C. rariflora* обычна на коврах и низких кочках мезотрофных болот (где в межкочьях обилен и арктоальпийский лишайник *Cetrariella delisei*) и отмечается даже в приморских заболоченных мезотрофных березняках, где растет вместе с *Sangui-*

sorba officinalis. Тяготение вида к приморским болотам характерно и для Норвегии (Fremstad, 1998), и для притихоокеанского сектора Евразии, где он спускается на юг до Камчатки и Северного Сахалина (Толмачев, Юрцев, 1970; Юрцев, 1974). Однако на Британских островах он более характерен для горных болот (Online atlas…, 2022). В северной тайге Архангельской обл. *Carex rariflora* проникает на болота западной части Беломорско-Кулойского плато и долины Мезени до пос. Лешуконское (Шмидт, 2005). На Северном Урале известен самый южный в континентальной Европе изолят *C. rariflora* на лесном болоте в горной части Печоро-Илычского заповедника (Лавренко и др., 1995).

К низким кочкам и моховым коврам лапландских и беломорских болот приурочены и находки *Tofieldia pusilla* (см. табл. 2). Последняя в Карелии по выходам ключей проникает на юг до Заонежья (Раменская, 1983), но в Архангельской обл. сопряжена уже с перигляциальной ценофлорой обнажений. На ключевых болотах Скандинавии и Британских островов она тоже может произрастать вместе с *Pinguicula alpina* и (в горах) *Salix reticulata*. Здесь же на кочках горных омбротрофных болот встречается и *Arctous alpina*, в Атлантической Европе проявляющий себя типичным кальцефобом (Fremstad, 1998; Online atlas…, 2022). Однако в северной тайге Архангельской обл. к северу от Соловецких островов, устья р. Пинеги и р. Печорской Пижмы обычны его находки и на верховых болотах, и в сосняках сфагновых, и на выходах известняков (Шмидт, 2005).

И в Лапландии, и в Прибеломорье сырые лесные дороги зарастают обильной *Eriophorum scheuchzeri*, чье ПП достигает 20 % (см. табл. 2). В крайнесеверной и приморской северной тайге, как и в тундре, этот вид характерен для песчаных береговых отмелей, реже для ключевых болот (Раменская, 1983; Fremstad, 1998). Известен изолят в средней тайге юга Архангельской обл. у д. Коноша. Однако указания этого эвтрофного светолюбивого вида для заболоченных хвойных лесов на севере области (Шмидт, 2005) и в горной части Печоро-Илычского заповедника (Лавренко и др., 1995) требуют проверки.

Обобщив изложенные факты, видно, что арктоальпийские и (отчасти) арктические виды успешно проникают под полог светлохвойных лесов на карбонатных и сульфатных породах. Но на силикатах, за вычетом немногих видов, они тяготеют лишь к безлесным сообществам. При этом характер приуроченности одного и того же вида к тому или иному типу пород может меняться в зависимости от зональной и секторальной локализации региона. Это является следствием эвритопности видов в тундровой зоне, но, возможно, в ряде случаев указывает и на наличие криптовидов.

2. Влияние климатических и топоэдафических факторов на позиции видов

2.1. Общеизвестно, что арктические и арктоальпийские растения являются криофитами. Они довольствуются малым количеством тепла в течение короткого вегетационного сезона, адаптированы к перенесению морозов и не выносят жары. Это соответствует простиранию их ареалов, основная часть которых приходится на Арктику и(или) высокогорья (Толмачев, 1939, 1962; Юрцев, 1968; Юрцев и др., 1978).

Модельные арктоальпийские виды, известные из Центральной Европы, характеризуются баллами 2 (холодолюбивый) или 3 (умеренно холодолюбивый: *Poa alpina*, *Pinguicula alpina*) по шкале теплообеспеченности (Ellenberg et al., 1992). В Северной Европе ареалы *Salix herbacea*, *S. reticulata*, *Silene acaulis* и *Diapensia lapponica* ограничены максимальными изотермами температур воздуха самого теплого месяца 25 °C, у *Oxyria digyna* и *Thalictrum alpinum* – 27 °C. Лишь *Tofieldia pusilla* отнесена не к альпийскому, но к североевропейскому бореальному субэлементу. Ее ареал лимитирован изотермами средних температур самого холодного месяца от −2 до −6 °C (Dahl, 1998).

В Европейской России негативная зависимость ПП *Arctous alpina* от *GDD* наиболее выражена в ряду на песках (r_S = −0.8) и несколько слабее в плакорном ряду (r_S = −0.7) и в рядах заболоченных сосняков и ельников (r_S = −0.5). Для аналогичных зависимостей у *Loiseleuria procumbens* во всех упомянутых рядах r_S = −0.6. Сходные величины для ПП *Eriophorum scheuchzeri* в мочажинах верховых и переходных болот, *Tofieldia pusilla* на грядах верховых болот и на ключевых болотах и *Carex rariflora* как в заболоченных сосняках, так и на грядах и в мочажинах тоже составляют −0.6.

Однако в таежной зоне прочие модельные виды предстают нейтральными по отношению к *GDD*, т. е. к теплообеспеченности вегетации. Тому есть несколько причин. Прежде всего, виды представлены реликтовыми местонахождениями, чье современное существование обусловлено климатом минувших эпох. В первую очередь это касается местонахождений на карсте, отчасти также приморских экотопов. Во-вторых, многие пространные кустарнички, в их числе *Dryas octopetala* и *Loiseleuria procumbens*, формируют особый микроклимат в слое своей густой листвы. По температурному режиму он существенно отличается даже от вышележащего приземного слоя воздуха (Leu-

schner, Ellenberg, 2017). Наконец, преобладающее влияние на режим вегетации подобных видов оказывают температуры не воздуха, но почвы и почвенных вод.

2.2. Температурный режим почв карстовых ландшафтов весьма специфичен. Карбонатные и сульфатные породы эродируются сильнее, чем силикатные, поэтому почвы богаче мелкоземом, что ведет к ускорению биокруговорота. И почвы, и сами породы трещиноваты, лучше аэрируются и (из-за отсутствия или прерывистого развития водоупоров) дренируются. Поэтому они лучше структурированы и прогреваются потенциально сильнее (Gigon, 1971; Larcher, 1976; Кучеров, 2019), что, в частности, способствует продвижению неморальных видов на север в таежной зоне (Кучеров, Зверев, 2022). На фоне потепления климата покрытие альпийской растительности снижается на силикатных вершинах гор, но существенно возрастает на карбонатных (Nicklas et al., 2021). Однако итоговый тепловой режим сильно зависит от экспозиции и влажности склонов, не говоря о географической широте. На южных склонах на обнажениях известняков наблюдаются более сильные колебания температур, чем на северных, где колебания выровнены (Юдин, 1963). В Альпах карбонатные почвы луговых склонов прогреваются лучше силикатных, но под густыми травостоями почва в итоге холоднее (Gigon, 1971).

На выходах известняков в низовьях р. Пинеги *Dryas punctata, Arctous alpina* и *Pinguicula alpina* приурочены к левому берегу, более влажному, затененному и не столь прогреваемому, тогда как лесостепные *Aster alpinus* и *Scorzonera glabra* – к правому, более освещенному и сухому и потому прогреваемому сильнее. Северным склонам свойственны низкие (до 10 °С) температуры воздуха и почвы; значительна ее влажность. Обычны холодные ручьи с температурой воды около 2 °С и холодные воздушные течения в поперечных береговых долинах (Юдин, 1963). В глубоко врезанных логах нередки поздневесенние и летние заморозки (Шварцман, Болотов, 2008).

Гипсы и ангидриты быстрее выветриваются и, как правило, более обводнены сравнительно с известняками и доломитами. При этом температура почвенных и в целом подземных вод еще более понижена, на Пинеге варьируя в пределах 1–5.5 °С. Охлаждению способствуют активная горизонтальная и вертикальная циркуляция влаги, развитая система поноров и пещер, насыщенность подземного воздуха интенсивно конденсирующимся водяным паром, наличие подземного льда (Малков и др., 2001).

Альбедо известняков и гипсов (0.50–0.65) в 2–3 раза выше, чем у гранитов и кварцитов (0.16–0.25), песков (0.30–0.35) и обнаженной почвы (0.16–0.30). Чем выше альбедо, тем меньше субстрат нагревается днем. В результате теплообмен массива карстующихся пород в целом замедлен (Шварцман, Болотов, 2008).

Температура почв под приморскими воронич-никами тоже снижена, на Соловецких островах в июле составляя 6–9 °С на глубине 20 см. Средняя температура воздуха июля по берегам этих островов и Онежского п-ова не превышает 12 °С, а в низовьях Мезени и на юге Кольского п-ова – 10–11 °С (Шварцман, Болотов, 2008; NASA…, 2018).

2.3. Существенными факторами выживания арктических и арктоальпийских видов на известняках и гипсах выступают также реакция и минеральное богатство почв.

Арктические почвы даже на силикатах являются нейтральными или слабощелочными, эвтрофными, хорошо аэрируемыми. В арктической тундре это способствует господству эвтрофных трав и летнезеленых шпалерных кустарничков. Уже в Гипоарктике настоящие арктические и арктоальпийские виды тяготеют не к зональным экотопам, но к известнякам, поймам, береговым обрывам и выходам ключей, требуя насыщенности почвенного раствора соединениями азота и фосфора (Юрцев, 1966).

В тундрах на карбонатах расширяется экологическая амплитуда кальцефитов типа *Salix reticulata*. Здесь они встречаются на обдуваемых склонах и вершинах, а на силикатах приурочены к заснеженным ложбинам стока и шлейфам. На некарбонатных породах, умеренно обогащенных кальцием (габбро, андезитовые туфы), кальцефиты с широкой экологической амплитудой тяготеют к жестководному подтоку (Юрцев, 1974).

Внеарктические почвы на известняках и гипсах также богаче элементами питания, чем на силикатах. В них преобладает нитратный азот, тогда как на силикатах – аммиачный. Содержание обменного кальция выше в 10–20, магния – в 5–10 раз при сходной доступности фосфора. Показатель pH водной вытяжки приближается к нейтральному и даже слабощелочному: 6.8–7.5 против 4.5–5.6 и менее на силикатах (Larcher, 1976; Работнов, 1985; Pignatti E., Pignatti S., 2013; Leuschner, Ellenberg, 2017; Кучеров, Зверев, 2022). Все это способствует выживанию видов арктической фракции в бореальном окружении.

Дополнительным фактором, способствующим сохранению арктоальпийских реликтов на карбонатных и сульфатных породах, служит разнообра-

зие микроэкотопов, постоянно поддерживаемое эрозией. При этом поверхность береговых обнажений известняков карстуется достаточно медленно, чтобы обеспечить выживание реликтов, и в то же время с достаточной скоростью, чтобы препятствовать вселению бореальных видов кустарничков и смыканию мохового ковра. В то же время нельзя согласиться с тем, что выживанию реликтов на обнажениях способствует снижение конкуренции между ними, а также с бореальными видами (Юдин, 1963). По сравнению с ацидофитами кальцефиты более способны к мобилизации труднодоступных форм железа и фосфора. В результате влияние напряженности конкуренции в ризосфере на состав и структуру растительности на карбонатах выше, чем на силикатах (Leuschner, Ellenberg, 2017; Кучеров, Зверев, 2022).

2.4. Соотношение океанических и континентальных видов принципиально при делении Арктики на флористические провинции и округа. Океанические виды повсюду более характерны для олиготрофных кустарничковых тундр с лишайниковым или моховым ярусом. Континентальные виды населяют щебнистые дриадовые и редкотравные тундры, осыпи, галечники, играют важную роль на основных и карбонатных породах, в океаническом климате тяготеют к более прогреваемым участкам. Большинство видов с протяженными циркумполярными или евразиатскими ареалами нейтрально в отношении фактора континентальности. На сухих экотопах возрастает роль и континентальных, и (в меньшей степени) океанических видов, на переувлажненных – нейтральных (Bö cher, 1954; Юрцев, 1968, 1974; Юрцев и др., 1978).

Появление арктических и арктоальпийских видов на северо-западе России в раннем и среднем дриасе связано с периодами океанического климата. При этом пути расселения многих видов лежали вдоль берегов морей (Миняев, 1965). Выше уже обсуждалось максимальное проникновение *Carex rariflora* к югу в прибеломорском и притихоокеанском секторах. Постоянные туманы и росы в карстовых логах тоже благоприятствуют океаническим видам, так как способствуют охлаждению поверхности и поддержанию постоянно высокой влажности воздуха (Шварцман, Болотов, 2008). Однако в современном растительном покрове региона зависимости от *K* подтверждены только для *Tofieldia pusilla* на ключевых болотах и грядах верховых болот и для *Loiseleuria procumbens* во всех лесных рядах. Во всех случаях $r_S = -0.6$. Субокеаническая природа распространения *L. procumbens* и *Potentilla crantzii* в Центральной Европе подтверждается и шкалой континентальности Г. Элленберга. Для обоих видов индекс континентальности равен 3 (Ellenberg et al., 1992). В континентальных районах с морозами ниже −40 °C *Loiseleuria procumbens* тяготеет к снежникам или вовсе отсутствует, что подтверждает океаническую природу вида (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Arctous alpina, нередкий в приморских вороничниках, тоже продвигается к югу вдоль беломорских побережий подобно субокеаническим видам (Юрцев, 1966). Однако Н.А. Миняев (1966) считает его субконтинентальным для этой же территории. Ни та, ни другая зависимость от *K* для ПП этого вида не подтвердилась. Все прочие модельные виды (возможно, за вычетом супралиторальных) в изучаемом регионе тоже предстают нейтральными в отношении фактора континентальности. В их числе и континентальные (при оценке простирания их общего ареала) *Hedysarum arcticum* и *Dryas punctata* (Юрцев, 1968), и субконтинентальная в Центральной Европе *D. octopetala* (Ellenberg et al., 1992), и океанические *Cerastium alpinum, Potentilla crantzii, Viscaria alpina* (Миняев, 1965). Реликтовый характер находок объясняет эту закономерность лишь отчасти. Более очевидной причиной является географическая локализация обнажений.

2.5. В таежной зоне сохраняется зависимость арктоальпийских и арктических видов от мощности снежного покрова. В сосняки на карсте продвигаются морозоустойчивые доминанты олигохионных дриадовых и арктоусовых тундр. Многие участки таких сосняков развиты в верхней части крутых склонов, из-за чего снег в них не накапливается. *Salix reticulata*, также иногда присутствующая в этих сообществах, на карбонатах характерна и для олигохионных местообитаний (см. выше). Виды мезо- и макрохионных экотопов обнаружены нами или в расселинах скал, как *Saxifraga* spp. и *Pinguicula alpina*, или на болотах, как *Tofieldia pusilla*, или на лугах, как *Poa alpina*. На супралиторалях произрастают хионофиты, подобные *Carex glareosa*, и виды с широкой амплитудой по градиенту нивальности.

В целом видно, что в тайге Европейской России арктические и арктоальпийские виды тяготеют к богатым (прежде всего карбонатным или сульфатным), но холодным почвам. Режим континентальности для них менее значим. Этим виды арктической фракции отличаются от гипоарктических, в основном океанических или субокеанических.

3. Распределение арктических и арктоальпийских видов по ценогенетическим элементам в таежной зоне

Различные флоро- и ценоэлементы арктических и арктоальпийских видов в таежной зоне из-

учены в разной степени. Одни из них исследовались весьма подробно, представителями разных научных дисциплин – и ботаниками, и геологами. Другие, не столь богатые видами, остались "в тени". В первую очередь это касается растений тундровых болот, чье ценотическое поведение к югу от тундровой зоны не привлекало внимания. Наша задача – привести знания в систему и по возможности дополнить ее.

Заметим, что ряд арктоальпийских видов оказывается принадлежащим более чем к одному ценоэлементу, что опять-таки можно считать следствием эвритопности этих видов в тундровой зоне, т. е. их широкой экоценотической амплитуды.

3.1. **Перигляциально-карстовый (дриадовый) флороэлемент, свита Dryas octopetala.** Хорошо известная свита перигляциальной растительности, давшая название холодному климатическому периоду в конце позднего плейстоцена. Ее объем четко очерчен в работах Ю.П. Юдина (1963) и Н.А. Миняева (1965), хотя внутреннее подразделение еще может быть уточнено. Свиту составляют и арктоальпийские, и арктические виды. В современной тундре они встречаются на обдуваемых возвышенностях, где снег не задерживается, либо в нивальных понижениях, где он залеживается (Толмачев, Юрцев, 1970), т. е. в наиболее характерных для Арктики местообитаниях (Толмачев, 1939). В числе этих видов – первичные компоненты перигляциальной флоры (Юдин, 1963), включая условно-континентальные гольцовые (*Dryas punctata*, *Salix reticulata*, *Thalictrum alpinum*, *Pachypleurum alpinum* и др.) и подгольцовые (*Salix recurvigemmis*) виды ангаридского генезиса, расселившиеся на запад вдоль внешнего края равнинных и горных ледников в криоаридные интервалы плейстоцена (Юрцев, 1968). *Dryas octopetala*, *Salix polaris* и *S. herbacea* известны в арктической фазе Исландии порядка 3 млн лет назад (Юрцев и др., 1978). В плейстоцене Русской равнины виды появляются с первого межледниковья, т. е. ранее они были распространены севернее (Богдановская-Гиенэф, 1946).

При периодических наступлениях и отступлениях ледника ареалы перигляциальных видов неоднократно испытывали осцилляции. В позднеледниковье виды дриасовой флоры известны, в частности, из отложений в Вологодской обл. (Юдин, 1963). В синхронных отложениях Зауралья тоже отмечены *Dryas octopetala*, *Salix herbacea*, *S. polaris*, а на Северных Увалах – и *Arctous alpina* (Горчаковский, 1969).

На северо-западе бывшего СССР первая по мере регрессии поздневалдайского ледникового щита волна расселения видов перигляциальной флоры возникла в нижнем дриасе 16.9–14.6 тыс. лет назад. В это время *Dryas octopetala* и виды ее свиты, включая *Pinguicula alpina* и *Potentilla crantzii*, мигрировали в регион с юго-запада из атлантических рефугиумов. Ему соответствуют находки *Dryas octopetala*, *Salix reticulata* и *S. polaris* в Прибалтике и отложения с *Dryas octopetala* южнее г. Великие Луки.

Впоследствии при похолодании в среднем дриасе 12 000–11 800 лет назад произошла миграция арктоальпийских видов на юг по хребту Маанселькя и на юго-запад от Белого моря через беломорско-балтийский водораздел к берегам Онежского и Ладожского озер. С ней коррелируют отложения дриасовой флоры на высотах, превышающих уровень 1-го Балтийского ледникового озера: 31–32 м над ур. м. на территории современного г. Всеволожска, 48–49 м над ур. м. на Токсовских высотах (Миняев, 1965, 1966).

В позднем плейстоцене Дальних Зеленцов пыльца *Dryas octopetala* s.l. отмечена в перигляциальных сообществах по берегам водоемов начиная с верхнего дриаса 10 500 ± 200 лет назад. С этого же времени вид известен в Керетском Беломорье и в Южной Карелии. В последнем случае он отмечен для п-ова Заонежье (в тундростепях на островах приледникового водоема, вместе с *Astragalus* sp. (Елина и др., 2000)) и для заказника "Толвоярви" (вместе с *Thalictrum alpinum* (Филимонова, 2014)). Однако на юге Финляндии и Карельском перешейке дриада в это время отсутствует (Миняев, 1965).

Очередной импульс к расселению перигляциальные виды получили при переяславском похолодании 10 000–9500 лет назад во второй половине пребореального периода голоцена. В это время арктоальпийские виды, включая и *Dryas octopetala*, вновь достигли Приневской низменности (Миняев, 1965, 1966). В пребореальных слоях Шуваловского болота под Петербургом сохранились остатки дриады и тундровых ив на фоне господства березы и сосны (Хотинский, 1977). В заповеднике "Пасвик" на западе Кольского п-ова *Dryas octopetala* присутствует в кустарничковых зеленомошных тундрах на вершинах сопок с начала пребореала 10 200–10 000 лет назад (Елина и др., 2000).

В голоцене перигляциальные виды интегрировались в тундровые сообщества, а в бореальном окружении сохранились на обнажениях известняков и гипсов и в иных сообществах карстовых ландшафтов (см. выше). По характеру приуроченности к различным типам современных сообществ можно выделить ряд субэлементов.

3.1.1. К собственно **карстовому субэлементу** относятся нейтральные (*Salix reticulata*, *Dryas octopetala*) или океанические (*Saxifraga aizoides*, *Po-*

tentilla kuznetzowii) арктоальпийские и континентальные метаарктические (*Salix recurvigemmis*, *Silene paucifolia*, *Dryas punctata*, *Hedysarum arcticum*) виды, помимо зональных и горных тундр характерные для карстовых ландшафтов таежной зоны. "Безусловные" компоненты ценофлоры обнажений (Юдин, 1963), они могут произрастать на голом известняке или гипсе, в составе экстразональных тундровых сообществ или в разреженных сосняках и (ближе к Уралу) ельниках на карсте, но не на силикатных породах. В современную эпоху они не достигают Южной Карелии и Прибалтики.

К этому же субэлементу принадлежат *Gypsophila uralensis* subsp. *pinegensis*, эндемик карстовых обнажений Двино-Печорского региона, и, возможно, *Dianthus repens*, *Androsace chamaejasme* s.l., *Pedicularis oederi* и *P. verticillata*, отмеченные на Урале.

Находки *Dryas punctata* в сосняках на карсте отчасти обусловлены преадаптацией, возникшей при формировании этого вида. Считается, что он произошел от *D. viscosa*, растущей в горных борах на известняках юга Восточной Сибири (Юрцев, 1968). Но на Чукотке *D. punctata* типична для силикатов, включая и кислые, а на карбонатах океанического сектора уступает место другим видам рода (Юрцев, 1974). То же наблюдается на севере и востоке Анабарского плато (Чиненко, устн. сообщ.).

3.1.2. **Скальный субэлемент** объединяет арктоальпийские виды, произрастающие не только на карстовых обнажениях в зоне тайги, но и на силикатных скалах, осыпях и каменистых берегах как в тайге, так и в тундре. Это *Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *S. nivalis*, *Pinguicula alpina* (нейтральные в отношении континентальности), *Cerastium alpinum*, *Viscaria alpina* (амфиатлантические и европейские океанические), *Gypsophila uralensis* (уральский континентальный). Как уже было сказано, в Гипоарктике и в горных тундрах Урала скальные экотопы для них первичны, а собственно тундровые – вторичны. На это указывает и А.И. Толмачев (1962) для *Draba cinerea* и *Saxifraga* spp.

На известняках в крайнесеверной тайге, в том числе и под пологом леса, виды могут достигать значимых обилий, несвойственных им в тундре, как, например, *S. cespitosa* в ельниках на тиманском карсте (см. выше). На силикатных скалах обилия гораздо меньше (см. табл. 2), но именно по ним в Карелии виды достигают южных пределов средней тайги, а в Финляндии проникают и в южную (Миняев, 1965).

В числе нейтральных сочетаются циркумполярные виды ангаридского (*Saxifraga cernua*, *S. nivalis*) и североамериканского (*S. cespitosa*) генезиса (Юрцев, 1968). В Северо-Западный регион они проникли с севера по горным системам от Скандинавского хребта до Урала ("тип Saxifraga cespitosa"). Океанические виды мигрировали на юг и по Скандинавскому полуострову, и по беломорско-балтийскому водоразделу ("тип Viscaria alpina"). Виды обеих групп активно расселялись в верхнем дриасе по территории, освободившейся от вод 2-го Балтийского ледникового озера. В это время *Saxifraga nivalis* и *S. cespitosa* достигли Северного Приладожья и юго-востока Финляндии. Во время переяславского похолодания *Cerastium alpinum* и *Pinguicula alpina* распространились вплоть до Северной Эстонии, а *Viscaria alpina* – до о. Гогланд и побережья Финского залива близ г. Выборга, где произрастает на высотных отметках, близких к уровню моря (Миняев, 1965, 1966). Но в «малую ледниковую эпоху» эти виды, судя по всему, не расселялись.

3.1.3. **Скально-пустошный субэлемент** близок к предыдущему и включает арктоальпийские виды, встречающиеся не только на скалах разного состава, но и на боровых пустошах и сухих низкотравных лугах таежной зоны. Таковы *Potentilla crantzii* на севере Архангельской и западе Ленинградской областей, *Poa alpina* в Архангельской обл. и в предгорьях Северного Урала. Оба вида можно считать океаническими. У *Potentilla crantzii* амфиатлантический тип ареала. *Poa alpina* имеет атлантический генезис, но в течение плейстоцена расселился на восток до Тихого океана (Толмачев, Юрцев, 1970). В результате миграций в верхнем дриасе со стороны Белого моря, а затем в переяславское время виды достигли эстонских альваров (Миняев, 1965).

3.1.4. **Скально-боровой субэлемент** включает виды, помимо карстовых обнажений и скал, произрастающие в сосняках на силикатах. В первую очередь это *Arctous alpina*, характерный для лишайниковых боров на песках крайнесеверной тайги, а по берегам Белого моря – и для скальных сосняков "типичной" северной тайги (см. табл. 2; см. выше). Расселение этого вида к югу и юго-западу от Белого моря шло при похолодании в среднем дриасе. Арктические *Oxytropis sordida* и *Astragalus subpolaris* тоже известны в сосняках брусничных на озах и камах в Южной Карелии и на северо-востоке Карельского перешейка. Во втором случае находки приурочены к высотам не менее 60–80 м над ур. м. ("тип Oxytropis sordida"), что маркирует максимальную высоту стояния вод 1-го Балтийского ледникового озера (Gl III) опять же в среднем дриасе (Миняев, 1965). *Astragalus subpolaris* найден и в борах к югу от Ладоги. Оба вида встречаются также на озах Юго-Восточной Финляндии (Jalas, 1950), в том числе на высотах, дати-

руемых верхним дриасом. Более северное распространение *Oxytropis sordida*, *Saxifraga nivalis* и *Dryas octopetala* на высотах свыше 250 м над ур. м. на севере и 200 м над ур. м. на юге хребта Маанселькя, а также 100 м над ур. м. на грядах Южные Салпаусселькя соответствует уровню стояния вод 2-го Балтийского ледникового озера в аллерёде 11.8–11 тыс. лет назад (Миняев, 1965, 1966).

С точки зрения направления и времени миграций с *Oxytropis sordida* и *Astragalus subpolaris* сходна и арктическая *Draba cinerea*. Однако последняя по своей ценотической приуроченности в Карелии (Раменская, 1983) относится к скальному субэлементу.

К скально-боровому субэлементу близок и *Dicranum flexicaule*, в Южной Карелии характерный для сосняков брусничных на песках. Южнее этот вид встречается лишь на приствольных повышениях, как и ряд других арктоальпийских видов мхов. Считать ли *D. flexicaule* реликтом среднего дриаса, должны показать тщательные хорологические исследования с учетом субстратной приуроченности вида.

Участие *Arctous alpina* делает скально-боровой субэлемент близким к гипоарктической пустошно-боровой свите Empetrum hermaphroditum, представители которой, включая имяобразующий таксон, тоже растут в незаболоченных хвойных лесах.

3.1.5. К **нивальному субэлементу** мы можем отнести лишь *Ranunculus lanuginosiformis* в предгорьях Урала. Ранее к нему принадлежали арктоальпийские ивы *Salix herbacea* и *S. polaris*, в настоящее время вымершие в таежной зоне Европейской России, но, в случае *S. herbacea*, сохранившиеся в горных тундрах Фенноскандии.

3.2. **Приморский арктический флороэлемент** был намечен Н.А. Миняевым (1965) в качестве единого ("тип Draba incana"). Но, как и предыдущий, он тоже распадается на ряд субэлементов.

3.2.1. **Океанический супралиторальный арктический субэлемент, свита Carex glareosa.** Объединяет арктических галофитов, свойственных супралиторальным луговинам (*Puccinellia pulvinata*, *Carex glareosa*, *C. mackenziei*, *Cochlearia arctica*). В среднем дриасе эти виды распространились вдоль побережий Белого (Раменская, 1983; Шмидт, 2005), Северного и (отчасти) Балтийского морей одновременно с *Leymus arenarius* и другими приморскими гипоарктическими видами его свиты. *Carex glareosa* и *C. mackenziei*, проникшие с запада из рефугиумов по берегам Северного моря вплоть до Восточной Прибалтики, известны и по северному берегу Финского залива. В Скандинавии они заходят на юг далее прочих видов арктической фракции. Последняя, недавно завершившаяся, волна миграции арктических галофитов связана с похолоданием в "малую ледниковую эпоху". В своем распространении с приморскими осоками связана амфиатлантическая скально-береговая *Draba incana*, расселявшаяся одновременно с ними, а в западной волне расселения видов в Прибалтике – также *Oxytropis sordida*, *Cerastium alpinum*, *Saxifraga cespitosa* и *S. nivalis* (Миняев, 1965).

3.2.2. **Континентальный литоральный субэлемент, свита Carex subspathacea.** Помимо вида, дающего название свите и спорадически доминирующего на литоралях по беломорскому и мурманскому побережьям, к элементу относится *Puccinellia phryganodes*, отмеченная вдоль берегов Кольского п-ова и в Кандалакшском заливе (Раменская, 1983; Королева и др., 2011). Восточнее оба вида характерны для побережий Баренцева моря вплоть до Урала (Ребристая, 1977). В беломорский регион эти виды мигрировали тоже в среднем дриасе, но с северо-востока, вдоль берегов бывшего Карельского моря (Миняев, 1965). Вопрос об их повторном расселении в "малую ледниковую эпоху" не выяснен. На Балтике они отсутствуют. Однако вдоль тихоокеанского побережья *Carex subspathacea* достигает о-ва Хоккайдо (Юрцев, 1974).

3.2.3. **Пустошный (вороничниковый) субэлемент** объединяет океанические и субокеанические арктоальпийские ацидофильные кустарнички, сопряженные в своем распространении и ценотической приуроченности с гипоарктической свитой Empetrum hermaphroditum. Прежде всего, это *Loiseleuria procumbens,* чьи находки в приморских вороничниках на островах Керетского и Соловецкого архипелагов на высотах менее 10 м над ур. м. связаны с "малой ледниковой эпохой" (Кучеров и др., 2005). Однако находки этого вида на о. Муксалма и *Diapensia lapponica* на архипелаге Кузова (см. выше) на бóльших абсолютных высотах должны датироваться более ранним, видимо, раннеголоценовым временем. *Loiseleuria procumbens* могла расти в кустарничковых сообществах с лишайниковым или моховым покровом по побережьям Полярного бассейна еще в ранние фазы обезлесения Арктики (Юрцев, 1968). Возможно, сам генезис этого вида связан не с горными системами, а с дюнами палеогеновой Арктики (Юрцев, 1966). Еще одна мыслимая альтернатива – протяженный позднетретичный лесной ареал вида – противоречит его выраженному светолюбию.

Беломорским, а еще более баренцевоморским вороничникам свойствен и *Arctous alpina* (см. табл. 2), а на Баренцевом море в условиях повышенной нивальности – также *Salix herbacea*. В беломорско-балтийском регионе последний вид вымер. Но в среднем дриасе он проникал в него с

запада из межледниковых рефугиумов по юго-восточному берегу Северного моря вместе с *Draba incana*, *Carex glareosa* и *C. mackenziei* (Миняев, 1965).

3.3. **Околоводно-болотный арктический элемент.** В отличие от двух предыдущих, практически не рассматривался классиками северной флорогенетики.

3.3.1. **Мезотрофно-болотный субэлемент, свита Carex rariflora**. Объединяет метаарктические (*Carex rariflora*) и арктоальпийские (*Tofieldia pusilla*) виды, растущие на сфагновых коврах и низких кочках мезотрофных болот и на холодноводных ключевых болотах. Оба вида спускаются на юг по топяным болотам вдоль беломорского побережья. При этом *Carex rariflora* не выходит за пределы северной тайги. К *C. rariflora* по ценотическим позициям и характеру распространения на южном пределе ареала близка *C. rotundata*, отнесенная нами к гипоарктическим видам. Оба вида осок – наиболее молодые и продвинутые в своих секциях (Егорова, 1999).

Tofieldia pusilla по ключевым болотам проникает и в среднюю тайгу. Это вид с широкой эколого-ценотической амплитудой, отмеченный также на карсте и силикатных скалах (см. выше).

Вероятно, и *Carex rariflora,* и *Tofieldia pusilla,* как и другие арктоальпийские виды, продвинулись на юг в среднем дриасе одновременно с видами дриадовой свиты. Судя по находкам в Заонежье (Раменская, 1983) и близ г. Яренска (Шмидт, 2005), *T. pusilla* могла мигрировать и во время переяславского похолодания. В то же время для *Carex rariflora* характерны находки в прибеломорских сообществах на высотах менее 10 м над ур. м., что говорит о ее расселении в "малую ледниковую эпоху".

3.3.2. **Омбротрофно-болотный субэлемент** не обладает уникальной флорой, включая виды иных элементов с широкими ценоспектрами. Прежде всего, это вновь *Arctous alpina*, нередкий в сосняках сфагновых и на верховых болотах по всей крайнесеверной тайге от Карелии до Урала (Раменская, 1983; Шмидт, 2005). На кустарничковом сфагновом болоте произрастала и единственная на Британских о-вах популяция *Pinguicula alpina*, исчезнувшая в 1919 г. (Online atlas…, 2022).

3.3.3. **Отмельно-болотный субэлемент** включает единственный арктоальпийский вид – *Eriophorum scheuchzeri*, – характерный как для зональных и горных эвтрофных тундровых болот, так и для наилков по берегам рек и озер, в том числе и в северной тайге. Однако в Лапландии и Беломорье им активно зарастают сырые заброшенные лесные дороги, на что указывала и М.Л. Раменская (1983). Это говорит о новейшей природе расселения вида, которое продолжается и в наши дни.

3.3.4. **Околоводный субэлемент** представлен мезоэвтрофными арктическими *Caltha arctica* и *Arctophila fulva* на отмелях и мелководьях р. Печоры в Предуралье и (для *Caltha arctica*) предгорьях Урала. Евразиатско-западноамериканская *C. arctica* – ангаридский вид (Юрцев, 1968), результат эволюции неморального рода, пошедшего путем криофилизации (Толмачев, 1958). Циркумполярная *Arctophila fulva* исходно была растением болот и заболоченных лугов в безлесных поймах, сформировавшихся еще до обезлесения Арктики. Она способно расселяться и вне пойм (Толмачев, 1962). Оба вида на Верхней Печоре представляются достаточно древними, имеющими здесь довалдайский возраст. Горное происхождение этих находок маловероятно как минимум в случае *A. fulva.* Возможно, местонахождения обоих видов обусловлены Бореальной трансгрессией эпохи микулинского (казанцевского) межледниковья. Южная граница сплошного распространения ее вод зафиксирована на Усинской Печоре (Ребристая, 1977). Но по фьорду, образованному долиной Печоры, морские воды могли доходить и до предгорий Северного Урала (Ребристая, устн. сообщ.). Еще более вероятно, однако, что оба вида являются реликтами ранневалдайского (зырянского) ледниковья 70–20 тыс. лет назад, когда в бассейне Печоры преобладали арктические и типичные тундры (Миняев, 1966). На отмелях оз. Сундозеро в Заонежье отмечены гибриды *Caltha arctica* × *C. palustris* (см. табл. 2), безусловно, более позднего, раннеголоценового возраста.

А.Н. Сенников (2001) в своей обработке рода *Caltha* для "Флоры Восточной Европы" синонимизирует *C. arctica* с морфологически близкой *C. radicans*, известной также из Прибалтики и Северо-Западного региона России. Если принять эту точку зрения, то данные находки *C. radicans*, видимо, тоже стоит датировать средним дриасом (см. выше). Однако предварительно стоит проверить как минимум соответствие хромосомных чисел у обоих таксонов. У *C. radicans* известны полиплоидные расы с $2n = 48, 60, 64$, в том числе с п-ова Таймыр и из Восточно-Сибирской Арктики. У *C. arctica* кроме $2n = 52, 56, 58–60, 60, 72, 80$ отмечена и предковая тетраплоидная раса с $2n = 32$, притом не только из Сибири, но и из бассейна р. Кожим на западном макросклоне Приполярного Урала (Числа хромосом…, 1993; IPCN…, 2023). Хромосомные числа *C. radicans* из Ленинградской обл. и Прибалтики пока не определялись.

Обобщая раздел, мы видим, что деление видов арктической фракции в таежной зоне на элементы и субэлементы обусловлено как различиями в их наблюдаемой экологической и ценотической приуроченности, так и историко-климатическими причинами, обусловившими различные волны расселения этих видов.

ВЫВОДЫ

1. В таежной зоне Европейской России арктические и арктоальпийские (включая метаарктические) виды тяготеют к богатым, прежде всего карбонатным или сульфатным, но холодным почвам. Режим континентальности климата имеет на них меньшее прямое влияние. Но сам характер приуроченности видов к конкретным типам пород может меняться в разных долготных секторах.

2. В зависимости от географической широты и экспозиции склонов обнажения карбонатных пород в зоне тайги могут способствовать продвижению не только неморальных и лесостепных видов на север, но и арктоальпийских видов на юг.

3. Арктоальпийские и некоторые тундровые арктические виды проникают под полог светлохвойных лесов на карбонатных и сульфатных породах, но на силикатах за вычетом немногих видов встречаются лишь в безлесных сообществах. Бóльшая часть арктических видов всюду приурочена к засоленным почвам морских побережий.

4. В составе арктической фракции флоры в таежной зоне выделяются три флороэлемента – перигляциально-карстовый, в позднем плейстоцене составлявший "ядро" дриасовых флор, приморский и околоводно-болотный, каждый с рядом субэлементов. Выделение последних обусловлено экоценотическими различиями видов и историко-климатическими причинами, породившими разные волны их расселения.

5. Субэлементы перигляциально-карстового элемента выделяются в зависимости от того, произрастает ли вид только на обнажениях известняков и гипсов (карстовый субэлемент) либо также на силикатных скалах, низкотравных лугах или в сосновых борах на песках (соответственно скальный, скально-пустошный и скально-боровой субэлементы). Преобладают арктоальпийские виды, расселявшиеся в среднем и/или верхнем дриасе, а затем во время переяславского похолодания.

6. Субэлементы приморского элемента выделяются по тяготению видов к литоралям, супралиторалям или приморским вороничникам, в первом случае также по степени континентальности, обусловившей векторы их расселения. Преобладают арктические виды, расселявшиеся в среднем дриасе и затем в "малую ледниковую эпоху".

7. Субэлементы околоводно-болотного элемента выделены по произрастанию видов на болотах различной степени трофности либо на отмелях и галечниках. Верхнепечорский околоводный субэлемент объединяет арктических гигрофитов и, видимо, имеет наибольший (микулинский или ранневалдайский) возраст. Арктоальпийская *Eriophorum scheuchzeri* (отмельно-болотный субэлемент) активно расселяется и в наши дни.

Благодарности. *Авторы признательны к.б.н. С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова) и Д.Е. Гимельбранту (БИН РАН) за предоставление неопубликованных описаний, д.б.н. В.Ю. Нешатаевой и д.б.н. С.С. Холоду (БИН РАН) за ценные консультации. Работа И.Б. Кучерова и С.В. Чиненко выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А.А. Зверева – согласно действующему госзаданию ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Андреев В.Н. 1935. Лесная растительность южного Тимана. В: Труды Полярной комиссии СОПС АН СССР. Вып. 24. Под ред. А.И. Толмачева. 7-64. [Andreyev V.N. 1935. Forest vegetation of Southern Timan. In: A.I. Tolmachev (Ed.). Proceedings of Polar Commission of the Council for Studies of the Productive Forces of the USSR Academy of Sciences. Iss. 24. 7-64. (in Russian)]

Арктическая флора СССР. 1966, 1980, 1984. Под ред. А.И. Толмачева, Б.А. Юрцева. 1966. Вып. 3. М., Л. 175 с.; 1980. Вып. 8, Т. 1. Л. 334 с.; 1984. Вып. 9, Т. 2. Л. 334 с. [A.I. Tolmachev, B.A. Yurtsev (Eds.). Arctic flora of the USSR. 1966. Vol. 3. Moscow, Leningrad. 175 p. – 1980. Vol. 8, Pt. 1. Leningrad. 334 p.; 1984. Vol. 9, Pt. 2. Leningrad. 334 p. (in Russian)]

Благовещенский Г.А. 1936. Эволюция растительного покрова болотного массива "1007 км" у ст. Лоухи (Карелия). В: Труды Ботанического института АН СССР. Серия 3: Геоботаника. Вып. 3. Под ред. Ю.Д. Цинзерлинга. 141-232. [Blagoveshchenskiy G.A. 1936. Plant cover evolution of the "1007th km" mire massif near Loukhi station (Karelia). In: Yu.D. Zinserling (Ed.). Proceedings of the Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany. Iss. 3. 141-232. (in Russian)]

Богдановская-Гиенэф И.Д. 1946. О происхождении флоры бореальных болот Евразии. В: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. Под ред. В.Л. Комарова. М., Л. 425-468. [Bogdanowskaya-Guihéneuf Y.D. 1946. On the origin of the Eurasian swamp and bog flora. In: V.L. Komarov (Ed.). Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR. Iss. 2. Moscow, Leningrad. 425-468. (in Russian)]

Боч М.С., Солоневич Н.Е. 1972. Болота и заболоченные редколесья и тундры. В: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Под ред. Б.Н. Норина. Л. 280-324. [Boch M.S., Solonevich N.E. 1972. Mires and bogged open woodlands and tundras. In: B.N. Norin (Ed.). Soils and vegetation of the East-European forest-tundra. Leningrad. 280-324. (in Russian)]

Городков Б.Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР. М., Л. 142 с. [Gorodkov B.N. 1935. Vegetation of the tundra zone of the USSR. Moscow, Leningrad. 142 p. (in Russian)]

Горчаковский П.Л. 1969. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. В: Труды Института экологии растений и животных УФАН СССР. Вып. 66. Под ред. С.А. Мамаева. Свердловск. 1-286. [Gorchakovskiy P.L. 1969. Main problems of historical biogeography of the Urals. In: S.A. Mamaev (Ed.). Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Uralian Branch of the USSR Academy of Sciences. Iss. 66. Sverdlovsk. 1-286. (in Russian)]

Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М. 283 с. [Gorchakovskiy P.L. 1975. Plant world of the Highland Urals. Moscow. 283 p. (in Russian)]

Дегтева С.В., Дубровский Ю.А. 2014. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб. 291 с. [Degteva S.V., Dubrovskiy Yu.A. 2014. Forest vegetation of the Ilych R. basin within the Pechora-Ilych Nature Reserve. St. Petersburg. 291 p. (in Russian)]

Дедов А.А. 2006. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар. 159 с. [Dedov A.A. 2006. Vegetation of Malozemelskaya and Timanskaya Tundras. Syktyvkar. 159 p. (in Russian)]

Дылис Н.В. 1940. Типы лиственничных лесов южного Тимана. В: Труды Ботанического института АН СССР. Серия 3: Геоботаника. Вып. 4. Под ред. Е.М. Лавренко, А.И. Лескова. 339-371. [Dylis N.V. 1940. Types of larch forests of Southern Timan. In: E.M. Lavrenko, A.I. Leskov (Eds.). Proceedings of the Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany. Iss. 4. 339-371. (in Russian)]

Егорова Т.В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. Сент-Луис. 772 с. [Egorova T.V. 1999. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St. Petersburg. Saint Louis. 772 p. (in Russian and English)]

Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К. 2000. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск. 242 с. [Elina G.A., Lukashev A.D., Yurkovskaya T.K. 2000. Late Glacial and Holocene of East Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography). Petrozavodsk. 242 p. (in Russian)]

Зверев А.А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск. 304 с. [Zverev A.A. 2007. Information technologies in studies of vegetation. Tomsk. 304 p. (in Russian)]

Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование. В: Растительность европейской части СССР. Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л. 10-22. [Isachenko T.I., Lavrenko E.M. 1980. Phytogeographical subdivision. In: S.A. Gribova, T.A. Isachenko, E.M. Lavrenko (Eds.). Vegetation of the European Part of the USSR. Leningrad. 10-22. (in Russian)]

Катенин А.Е. 1972. Растительность лесотундрового стационара. В: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Под ред. Б.Н. Норина. Л. 118-259. [Katenin A.E. 1972. Vegetation of the forest-tundra research station. In: B.N. Norin (Ed.). Soils and vegetation of the East-European forest-tundra. Leningrad. 118-259. (in Russian)]

Королева Н.Е., Чиненко С.В., Сортланд Э.Б. 2011. Сообщества маршей, пляжей и приморского пойменного эфемеретума Мурманского, Терского и востока Кандалакшского берега (Мурманская область). *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 9:26-62. [Koroleva N.V., Chinenko S.E., Sortland E.B. 2011. Marches, beaches, and brackish water vegetation of Murmanskiy, Terskiy and east of Kandalakshkiy bereg. *Fitoraznoobraziye Vostochnoy Evropy = Phytodiversity of Eastern Europe*. 9:26-62. (in Russian)]

Кучеров И.Б. 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. 568 с. [Kucherov I.B. 2019. Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia. St. Petersburg. 568 p. (in Russian)]

Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепинога В.В. 2005. Материалы по истории флоры Керетского архипелага. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3: Биология*. 3(3):32-45. [Kucherov I.B., Golovina E.O., Chepinoga V.V. 2005. Materials on the history of flora of the Keret Archipelago. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya 3: Biologiya = Bulletin of the Saint-Petersburg State University. Series 3: Biology*. 3(3):32-45. (in Russian)]

Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2022. Ценотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны. *Turczaninowia*. 25(3):129-152. DOI 10.14258/turczaninowia.25.3.13 [Kucherov I.B., Zverev A.A. 2022. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninowia*. 25(3):129-152. DOI 10.14258/turczaninowia.25.3.13 (in Russian)]

Кучеров И.Б., Новикова Л.А., Сенатор С.А. 2022. Ценотические позиции полизональных луговых

видов растений в луговых степях. *Растительный мир Азиатской России*. 1:35-58. DOI 10.15372/RMAR20220103 [Kucherov I.B., Novikova L.A., Senator S.A. 2022. Phytocoenotic behaviour of multizonal meadow plant species in meadow steppes. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia.* 1:35-58. DOI 10.15372/RMAR20220103 [in Russian])

Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. 1995. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб. 256 с. [Lavrenko A.N., Ulle Z.G., Serditov N.P. 1995. Flora of the Pechora-Ilych Biosphere Reserve. St. Petersburg. 256 p. (in Russian)]

Малков В.Н., Гуркало Е.И., Монахова Л.Б., Шаврина Е.В., Гуркало В.А., Франц Н.А. 2001. Карст и пещеры Пинежья. М. 208 с. [Malkov V.N., Gurkalo E.I., Monakhova L.B, Shavrina E.V., Gurkalo V.A., Franz N.A. 2001. Karst and potholes of the Pinega River area. Moscow. 208 p. (in Russian)]

Миняев Н.А. 1965. Арктические и арктоальпийские элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. В: Ареалы растений флоры СССР. Вып. 1. Под ред. А.И. Толмачева. Л. 9-49. [Minyaev N.A. 1965. Arctic and arctic-alpine elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR. In: A.I. Tolmachev (Ed.). Areas of plants of the USSR flora. Iss. 1. Leningrad. 9-49. (in Russian)]

Миняев Н.А. 1966. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 38 с. [Minyaev N.A. 1966. History of the flora formation of the North-West of the Europaean part of the USSR since the end of the Pleistocene: Abstr. Doct. Sci. Thesis. Leningrad. 38 p. (in Russian)]

Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А. 2008. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса. *Растительность России*. 13:61-82. [Morozova O.V., Zaugolnova L.B., Isayeva L.V., Kostina V.A. 2008. Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitel'nost' Rossii = Vegetation of Russia.* 13:61-82. (in Russian)]

Некрасова Т.П. 1938. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры. В: Труды Лапландского государственного заповедника. Вып. 1. Под ред. О.И. Семенова-Тян-Шанского. М. 7-176. [Nekrasova T.P. 1938. Vegetation of the alpine and subalpine belts of the Chuna-Tundra. In: O.I. Semyonov-Tyan-Shanskiy (Ed.). Proceedings of Lapland State Nature Reserve. Iss. 1. Moscow. 7-176. (in Russian)]

Овеснов С.А., Ефимик Е.Г. 2013. Флора и растительность ООПТ "Лунежские горы" и "Камская долина" (Пермский край). *Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле.* 4:25-32. [Ovyosnov S.A., Efimik E.G. 2013. Flora and vegetation of protected areas "Lunezhskie Gory" and "Kamskaya Dolina" (Perm Region). *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle = Bulletin of the Udmurt State University. Series Biology. Earth Sciences.* 4:25-36. (in Russian)]

Пучнина Л.В. 1986. К характеристике лиственничных лесов Пинежского заповедника. В: Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Под ред. А.М. Амирханова. М. 138-148. [Puchnina L.V. 1986. On the characterization of larch forests of Pinega Nature Reserve. In: A.M. Amirkhanov (Ed.). Ecosystems with extreme environmental conditions in nature reserves of the RSFSR. Moscow. 138-148. (in Russian)]

Пучнина Л.В. 2011. Редкие растительные сообщества с *Gypsophila uralensis* Less. subsp. *pinegensis* (Perf.) Kamelin и их охрана в Архангельской области. В: Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Т. 1. СПб. 203-207. [Puchnina L.V. 2011. Rare plant communities with *Gypsophila uralensis* Less. subsp. *pinegensis* (Perf.) Kamelin and their protection in the Arkhangelsk Region. In: National geobotany: the main milestones and prospects: Abstracts of the All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation. Vol. 1. St. Petersburg. 203-207. (in Russian)]

Работнов Т.А. 1985. Экология луговых трав. М. 176 с. [Rabotnov T.A. 1985. Ecology of meadow herbs. Moscow. 176 p. (in Russian)]

Раменская М.Л. 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. 203 с. [Ramenskaya M.L. 1983. Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia. Leningrad. 203 p. (in Russian)]

Ребристая О.В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л. 334 с. [Rebristaya O.V. 1977. Flora of the East of the Bolshezemelskaya Tundra. Leningrad. 334 p. (in Russian)]

Ребристая О.В. 2013. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. 312 с. [Rebristaya O.V. 2013. Flora of the Yamal Peninsula: current state and history of formation. St. Petersburg. 312 p. (in Russian)]

Сабуров Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Л. 173 с. [Saburov D.N. 1972. Forests of Pinega R. basin. Leningrad. 173 p. (in Russian)]

Самбук Ф.В. 1932. Печорские леса. В: Труды Ботанического музея АН СССР. Вып. 24. Под ред. Н.А. Буша. 63-245. [Sambuk F.V. 1932. Forests of the Pechora River reaches. In: N.A. Bush (Ed.). Proceedings of the Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences. Iss. 24. 63-245. (in Russian)]

Сенников А.Н. 2001. Род Калужница – *Caltha* L. В: Флора Восточной Европы. Т. 10. Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. 43-45. [Sennikov A.N. 2001. Genus Marsh Marigold – *Caltha* L. In: N.N. Tzvelev (Ed.). Flora Europae Orientalis. Vol. 10. St. Petersburg. 43-45. (in Russian)]

Сергиенко В.Г. 1986. Флора полуострова Канин. Л. 147 с. [Sergienko V.G. 1986. Flora of the Kanin Peninsula. Leningrad. 147 p. (in Russian)]

Сукачев В.Н. 1928. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.; М. 232 с. [Sukachev V.N. 1928. Plant communities (Introduction to phytosociology). 4th ed. Leningrad, Moscow. 232 p. (in Russian)]

Тетерюк Л.В., Плотникова И.А., Орловская Н.В. 2009. Биология и экология редких растений Республики Коми. Вып. 2. Екатеринбург. 1-184. [Teteryuk L.V., Plotnikova I.A., Orlovskaya N.V. 2009. Biology and ecology of rare plant species in Komi Republic. Iss. 2. Ekaterinburg. 1-184. (in Russian)]

Толмачев А.И. 1939. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике. *Ботанический журнал*. 24(5-6):504-517. [Tolmachev A.I. 1939. On some regularities of plant community distribution in the Arctic. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 24(5-6):504-517. (in Russian)]

Толмачев А.И. 1958. О происхождении основных элементов высокогорных флор Северного полушария. В: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. Под ред. В.Н. Сукачева. М., Л. 316-360. [Tolmachev A.I. 1958. On the origin of the main elements of highland floras in the Northern hemisphere. In: V.N. Sukachev (Ed.). Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR. Iss. 3. Moscow, Leningrad. 316-360. (in Russian)]

Толмачев А.И. 1962. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии. В: Проблемы ботаники. Вып. 6. Под ред. В.Н. Сукачева. М., Л. 55-65. [Tolmachev A.I. 1962. Autochtonous core of the Arctic flora and its connections with the highland floras of Northern and Central Asia. In: V.N. Sukachev (Ed.). Problems of botany. Iss. 6. Moscow, Leningrad. 55-65. (in Russian)]

Толмачев А.И., Юрцев Б.А. 1970. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана. В: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Под ред. А.И. Толмачева. Л. 87-100. [Tolmachev A.I., Yurtsev B.A. 1970. History of the Arctic flora in its connections with the Arctic Ocean history. In: A.I. Tolmachev (Ed.). Arctic Ocean and its shores in the Cenozoic. Leningrad. 87-100. (in Russian)]

Филимонова Л.В. 2014. История растительности в позднеледниковье и голоцене на территории заказника "Толвоярви" (Карелия). *Труды Карельского научного центра РАН. Серия Биогеография.* 2:3-13.) [Filimonova L.V. 2014. Late Glacial and Holocene vegetation history in Tolvojärvi Partial Nature Reserve, Karelia. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN. Seriya Biogeografiya = Proceedings of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences. Series Biogeography*. 2:3-13. (in Russian)]

Хотинский Н.А. 1977. Голоцен Северной Евразии. М. 200 с. [Khotinskiy N.A. 1977. Holocene of Northern Eurasia. Moscow. 200 p. (in Russian)]

Числа хромосом цветковых растений Флоры СССР: Семейства Moraceae–Zygophyllaceae. 1993. Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб. 430 с. [A.L. Takhtajan (Ed.). Numeri chromosomatum magnoliophytorum florae URSS: Moraceae–Zygophyllaceae. St. Petersburg. 430 p. (in Russian)]

Шварцман Ю.Г., Болотов И.Н. 2008. Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург. 302 с. [Shvartsman Yu.G., Bolotov I.N. 2008. Spatial-temporal heterogeneity of taiga biome in the Pleistocene continental glaciation area. Yekaterinburg. 302 p. (in Russian)]

Шевченко Н.Е. 2015. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Илычский биосферный заповедник, Собинский участок). *Лесотехнический журнал*. 5(3):142-152. DOI 10.12737/14162. [Shevchenko N.E. 2015. Pine-fir forests in the Pechora R. upper reaches (Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Sobinskiy area). *Lesotekhnicheskiy Zhurnal = Forest-Technical Journal.* 5(3): 142-152. DOI 10.12737/14162 (in Russian)]

Шмидт В.М. 2005. Флора Архангельской области. СПб. 346 с. [Schmidt V.M. 2005. Flora of the Arkhangelsk Region. St. Petersburg. 346 p. (in Russian)]

Шумилова Л.В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск. 440 с. [Shumilova L.V. 1962. Botanical geography of Siberia. Tomsk. 440 p. (in Russian)]

Юдин Ю.П. 1948. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика): Дис. … докт. биол. наук. Сыктывкар. 323 с. [Yudin Yu.P. 1948. Dark-coniferous forests of the Komi ASSR (a geobotanical record): Doct. Sci. Thesis. Syktyvkar. 323 p. (in Russian)]

Юдин Ю.П. 1963. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. Вып. 4. В: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Под ред. В.Н. Сукачева. М., Л. 493-571. [Yudin Yu.P. 1963. Relict flora of limestone outcrops in the North-East of the European part of the USSR. In: V.N. Sukachev (Ed.). Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR. Iss. 4. Moscow, Leningrad. 493-571. (in Russian)]

Юрцев Б.А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М., Л. 94 с. [Yurtsev B.A. 1966. Hypoarctic phytogeographical belt and the origins of its flora. Moscow, Leningrad. 94 p. (in Russian)]

Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. 236 с. [Yurtsev B.A. 1968. Flora of Mts. Suntar-Chayata. The problems of the history of highland landscapes of the Northeastern Siberia. Leningrad. 236 p. (in Russian)]

Юрцев Б.А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. 160 с. [Yurtsev B.A. 1974. Problems of botanical geography of North-Eastern Asia. Leningrad. 160 p. (in Russian)]

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. 1991. Основные понятия и термины флористики. Пермь. 80 с. [Yurtsev B.A., Kamelin R.V. 1991. The main concepts and terms of florology. Perm. 80 p. (in Russian)]

Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики. В: Арктическая флористическая область. Л. 9-104. [Yurtsev B.A., Tolmachev A.I., Rebristaya O.V. 1978. Floristic delimitation and division of the Arctic. In: The Arctic floristic region. Leningrad. 9-104. (in Russian)]

Bjørndalen J.E. 1980. Kalktallskogar i Skandinavien – ett förslag till klassificering. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 74:103-122. (in Swedish)

Böcher T.W. 1954. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København. 336 p.

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

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 18:1-258. (in German)

Fremstad E. 1998. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. *NINA Temahefte*. 12:1-279. (in Norwegian)

Gigon A. 1971. Vergleich alpinen Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel in Zürich*. 48:1-160. (in German)

Hämet-Ahti L. 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia. *Annales Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae Vanamo*. 34(4):1-127.

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

IPCN Chromosome Reports. 2023. URL: http://legacy.tropicos.org/Name/27100306?projectid=9 (last accessed on 11.04.2023)

Jalas J. 1950. Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. *Annales Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae Vanamo*. 24(1):1-360. (in German)

Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. *Phytocoenologia*. 9(1-2):53-250. (in German)

Kucherov I.B. 2021. Pine forests on carbonate rock and gypsum outcrops in middle- and northern-boreal European Russia. *Les Cahiers de Braun-Blanquetia*. 8:1-38.

Larcher W. 1976. Ökologie der Pflanzen. Stuttgart. 211 S. (in German)

Leuschner C., Ellenberg H. 2017. Vegetation ecology of Central Europe. Cham. V. I: Ecology of Central European forests. 971 p. V. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p.

NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/ (last accessed on 15.11.2021).

Nicklas L., Walde J., Wipf S., Lamprecht A., Mallaun M., Rixen C., Steinbauer K., Theurillat J.-P., Unterluggauer P., Vittoz P., Moser D., Gattringer A., Wessely J., Erschbamer B. 2021. Climate change affects vegetation differently on siliceous and calcareous summits of the European Alps. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 9:1-15. DOI 10.3389/fevo.2021.642309

Nordhagen R. 1927–1928. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes: Eine pflanzensoziologische Monographie. Oslo. 1927. 1-277; 1928. 278-612. (in German)

Online atlas of the British and Irish flora. 2022. URL: http://www.brc.ac.uk/plantatlas (last accessed on 15.02.2022).

Pignatti E., Pignatti S. 2013. Plant life on the Dolomites: Vegetation structure and ecology. Heidelberg. 769 p.

Spearman C. 1904. The proof and measurement of association between two things. *The America Journal of Psychology*. 15(1):72-101.

Tuhkanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeographica Suecica*. 67: 1-105.

PHYTOCOENOTICAL BEHAVIOUR OF ARCTIC AND ARCTIC-ALPINE PLANT SPECIES IN BOREAL-FOREST ZONE COMMUNITIES OF EUROPEAN RUSSIA

I.B. Kucherov[1,*], A.A. Zverev[2, 3, *], S.V. Chinenko[1]

[1]*V.L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia; atragene@mail.ru[*], chinenko@binran.ru*

[2]*Tomsk National Research State University, Tomsk, Russia; ibiss@rambler.ru*

[3]*Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia*

Phytocoenotical behaviour of 21 arctic-alpine and arctic vascular plant species is analyzed in different subzones of the taiga zone in comparison with that in tundras, based upon the set of 2234 relevés made in European Russia in

1996–2007 (see Table 2; Figure). Species prefer rich (mainly carbonate or sulfate) but cold soil in the taiga zone of European Russia. The climate continentality regime affects them less valuably, although the affiliation of some species to different bedrock types may depend on the area longitudinal position. Many arctic-alpine species occur under the canopy of light-coniferous forests on limestone or gypsum but only in treeless communities on silicate bedrock. The main part of the arctic species is restricted to salinized seashore soils. The three floristic elements are distinguished within the arctic fraction of a taiga zone flora, namely the periglacial-karst (the Dryas flora core in the Late Pleistocene), the maritime, and the mire-riverside ones, with several subelements each. Both the ecological and phytocoenotical differences between species and the historical-climatical events which caused different waves of migration lead to species subdivision into elements and subelements. Those of the periglacial-karst element are distinguished according to species occurrence on limestone and gypsum outcrops only (the karst subelement with *Dryas octopetala*, *D. punctata*, *Salix reticulata* etc.) or on silicate rock (the rock subelement with *Saxifraga* spp.), in low-herb meadows (the rock-meadow subelement with *Poa alpina*), or in Scots pine forests on sand (the rock-redwood element with *Arctous alpina* and *Oxytropis sordida*) as well. The arctic-alpine species which migrated in the Middle and/or Late Dryas and then in the second half of the Praeboreal comprise the bulk of the element. Subelements of the maritime element are defined according to species affinity to either littoral (*Carex subspathacea*) or supra-littoral (*C. glareosa*) belts, or maritime crowberry heath (*Loiseleuria procumbens*), also according to species oceanicity/continentality which determined the vectors of their migration. The arctic species which migrated in the Middle Dryas and then in the Little Ice Age prevail. Subelements of the mire-riverside element are distinguished according to species affinity to mires of different mineral richness (*Carex rariflora*, *Tofieldia pusilla*) or to silt/gravel banks (*Caltha arctica*, *Arctophila fulva*). The Upper Pechora riverside subelement comprises the arctic hygrophytes and probably has the Riss-Würm interglacial or Early Würm glacial origins. In the meantime, the arctic-alpine *Eriophorum scheuchzeri* (the mire-riverside subelement) continues migrating nowadays.

Key words: *arctic floristical element, arctic-alpine floristical element, European Russia, history of flora and vegetation, dark-coniferous forests, southern hypoarctic tundras.*

For citation: Kucherov I.B., Zverev A.A., Chinenko S.V. 2023. Phytocoenotical behaviour of arctic and arctic-alpine plant species in boreal-forest zone communities of European Russia. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 16(3):191-216. DOI 10.15372/RMAR20230301

Acknowledgements. *The authors are grateful to Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State Univ.) and D.E. Gimelbrant (Komarov Botanical Inst. RAS) for the provision of their unpublished relevés, also to Dr. V.Yu. Neshataeva and Dr. S.S. Kholod (Komarov Botanical Inst. RAS) for their valuable comments. The work of I.B. Kucherov and S.V. Chinenko has been carried out in accordance with the current official planning task of the Komarov Botanical Institute RAS, project 121032500047-1, and that of A.A. Zverev in accordance with the current official planning task of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of RAS, project AAAA-A21-121011290026-9.*

ORCID ID
I.B. Kucherov 0000-0002-4827-4575
A.A. Zverev 0000-0002-4394-4605
S.V. Chinenko 0000-0002-5724-651

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.
Conflict of interests. The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received by the editors 16.03.2023
Принята к публикации / Accepted for publication 20.06.2023