

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

DOI: 10.15372/RMAR20220103

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОЗИЦИИ ПОЛИЗОНАЛЬНЫХ ЛУГОВЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ
В ЛУГОВЫХ СТЕПЯХ

И.Б. Кучеров^{1,*}, Л.А. Новикова², С.А. Сенатор^{3,*}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2, Россия; atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

²Пензенский государственный университет,
440026, Пенза, ул. Красная, 40, Россия; la_novikova@mail.ru

³Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
127276, Москва, ул. Ботаническая, 4, Россия; stsenator@yandex.ru*

По данным анализа геоботанических описаний, собранных на 13 эталонных территориях в пределах Европейской России, ценоотические позиции многих полизональных луговых видов сосудистых растений выражено меняются при переходе из зоны тайги и далее широколиственных лесов в подзону луговых степей. На постоянство и покрытие 17 модельных видов, распределенных по зональным выделам и типам пустошных, луговых и степных сообществ, оказывают влияние климатические факторы, а также приуроченность к тому или иному речному бассейну и региональные особенности четвертичной истории. Для *Stellaria graminea* и *Bromopsis inermis* зональные тренды изменения видовых покрытий в рядах от борových пустошей к степям либо от северных наземновейниковых лугов к южным подтверждаются ранговыми корреляциями Спирмена, выявляющими зависимость покрытий от факторов теплообеспеченности и континентальности климата. В степной зоне наблюдается ксерофитизация многих видов, мезофильных в зоне тайги, вплоть до обособления отдельных микровидов. В ходе формирования лугово-степных ценофлор в позднем плейстоцене и голоцене анемохорные луговые виды расселялись по водоразделам, барохорные же – благодаря водным потокам, либо сочетая оба способа расселения. На набор луговых видов в степи оказывают влияние как пустошно-боровая, так и пойменно-луговая ценофлоры, а сами виды можно сгруппировать в водораздельную, пойменную и смешанную пойменно-водораздельную эколого-исторические свиты.

Ключевые слова: полизональные виды, луга, борové пустоши, луговые степи, широтная зональность, Европейская Россия.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Новикова Л.А., Сенатор С.А. 2022. Ценоотические позиции полизональных луговых видов растений в луговых степях. *Раст. мир Азиатской России*. 15(1):35-58. DOI 10.15372/RMAR20220103

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая публикация продолжает серию статей по географической изменчивости ценоотических позиций растений (Кучеров, Зверев, 2021). Она посвящена анализу этих позиций у полизональных луговых и пустошных видов сосудистых растений в подзоне луговых степей Европейской России в сравнении с аналогичными позициями этих видов в зональных выделениях, лежащих севернее – в средней и южной тайге и широколиственных лесах.

Как хорошо известно, основу растительного покрова степей составляют мезоксерофильные либо ксерофильные злаки и осоки (Лавренко, 1940, 1980), однако в подзоне луговых степей наряду с ними велика роль и мезофильных луговых

и пустошных видов. Последние весьма разнообразны, при этом хорологически и экологически различны. Границы их распространения, а также сообщества, в которых они встречаются, могут служить одним из критериев подразделения лугово-степной подзоны на широтные полосы подчиненного порядка (Алехин, 1915, 1924). Эти виды неоднократно упоминались в составе степных сообществ (Спрыгин, 1925, 1986а; Алехин, 1926, 1934, и др.; Лавренко, 1940, 1980; Носова, 1973; и др.). Однако после ранних работ В.В. Алехина они никогда не становились предметом пристального внимания и тем более изучения, по крайней мере, в работах отечественной геоботанической школы. Данная статья стремится заполнить этот пробел.

ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДАННЫЕ И МЕТОДЫ

К полизональным отнесены виды, у которых “центр тяжести” ареала (ценоареал) (Толмачев, 1974; Юрцев, Камелин, 1991) полностью либо частично охватывает не менее трех соседствующих природных зон (Кучеров, 2016б). Для анализа зональной изменчивости ценоотических позиций из-

брано 17 полизональных видов сосудистых растений, в той или иной мере характерных как для лугов и/или боровых пустошей таежной и широколиственно-лесной зон, так и для луговых степей и остепненных лугов в лугово-степной подзоне. Это *Agrostis tenuis*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Stellaria graminea* s.l., *Viscaria vulgaris*, *Potentilla argentea*, *Trifolium medium*, *Vicia crac-*

Таблица 1

Местоположение и метеопараметры обследованных географических пунктов

Location and climatic parameters of studied geographical points

№	Наименование и местоположение пунктов Point name and location	Координаты Coordinates		Метеопараметры Climatic parameters		
		с.ш. deg. N	в.д. deg. E	GDD, °C	P, мм/день mm/day	K
Подзона средней тайги / Middle-boreal subzone						
1	Заповедник “Кивач”, Республика Карелия Kivach Nature Reserve, Republic of Karelia, Russia	62.3	34.0	484	2.19	35.65
2	Кенозерский национальный парк, Архангельская область Kenozero National Park, Arkhangelsk Region, Russia	61.8	38.0	544	2.19	38.35
3	Среднее течение р. Устья, Архангельская область Ustya R. middle reaches, Arkhangelsk Region, Russia	61.3	43.7	595	2.15	40.32
4	Окрестности пос. Урдома, Архангельская область Urdoma Stlmnt vicinities, Arkhangelsk Region, Russia	61.8	48.6	573	2.12	40.68
Подзона южной тайги / Southern-boreal subzone						
5	Окрестности пос. Сомино, Ленинградская область Somino Stlmnt vicinities, Leningrad Region, Russia	59.3	34.9	658	2.30	36.12
6	Правобережье р. Кемы, Вологодская область Kema R. right-hand reaches, Vologda Region, Russia	60.4	37.3	569	2.24	36.89
7	Валдайский национальный парк, Новгородская область Valdai National Park, Novgorod Region, Russia	58.0	33.4	727	2.33	34.95
Зона широколиственных лесов / Broadleaved-forest zone						
8	Заповедник “Калужские засеки”, Калужская область Kaluzhskiye Zaseki Nature Reserve, Kaluga Region, Russia	53.6	35.6	989	2.30	38.08
9	Мордовский заповедник, Республика Мордовия Mordovian Nature Reserve, Republic of Mordovia, Russia	54.8	43.4	1075	2.10	42.69
Подзона луговых степей / Meadow-steppe subzone						
10	Левженский ландшафтный заказник, Республика Мордовия Levzhenskiy Partial Nature Reserve, Republic of Mordovia, Russia	54.1	45.1	1063	1.93	43.90
11	Попереченская степь, заповедник “Приволжская лесостепь”, Пензенская область Poperechenskaya Steppe, Cis-Volga Forest-Steppe Nature Reserve, Penza Region, Russia	53.0	44.3	1247	1.90	45.31
12	Островцовская лесостепь, заповедник “Приволжская лесостепь”, Пензенская область Ostrovtsovskaya Forest-Steppe, Cis-Volga Forest-Steppe Nature Reserve, Penza Region, Russia	52.4	44.4	1247	1.90	45.31
13	Кунчеровская лесостепь, заповедник “Приволжская лесостепь”, Пензенская область Kuncherovskaya Forest-Steppe, Cis-Volga Forest-Steppe Nature Reserve, Penza Region, Russia	52.9	46.2	1310	1.73	47.23

Примечание. GDD – сумма градусо-дней выше 10 °C; P – среднегодовое количество осадков, мм/день (NASA..., 2018); K – коэффициент континентальности Конрада (Tukhanen, 1980).

Notes. GDD – growing degree-days above 10 °C; P – annual monthly averaged precipitation, mm/day (NASA..., 2018); K – Conrad continentality index (Tukhanen, 1980).

ca, *Pimpinella saxifraga* s.l. (incl. *P. nigra*), *Veronica chamaedrys*, *Plantago media*, *Galium boreale*, *Knautia arvensis*, *Achillea millefolium*, *Tanacetum vulgare*, *Centaurea scabiosa* s.l. (incl. *C. apiculata*), *Pilosella officinarum*. Данные об ареалах этих видов основаны на картографических материалах из атласов Э. Гультена (Hultén, Fries, 1986) и И. Мойзеля (Meusel et al., 1965–1992). Таксономическая принадлежность видов приводится в приложении (эл. прил. 1).

В основу анализа положены геоботанические описания растительности в эталонных (в основном заповедных) географических пунктах. Сведения о наименовании, географическом и зональном положении обследованных территорий, а также о климатических характеристиках последних по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки (NASA..., 2018) приводятся в табл. 1; местоположение обследованных пунктов отражено на рис. 1.

Описания лугов и боровых пустошей таежной и широколиственно-лесной зон (всего 210) сделаны И.Б. Кучеровым в 1996–2017 гг. лично либо вместе с товарищами по экспедициям: С.А. Кутенковым (ИБ КарНЦ РАН), А.В. Разумовской (ИППЭС КНЦ РАН), С.И. Дровниной (ФИЦКИА РАН), С.Ю. Большаковым (БИН РАН), Н.М. Решетниковой (ГБС РАН). Описания выполнялись в пределах однородных участков растительности на площади порядка 100 м² в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам; методика детально изложена в монографии И.Б. Кучерова (2019). Описания луговых степей и остепненных лугов (всего 356) сделаны Л.А. Новиковой в 1977 (Левженский ландшафтный заказник; площадки 100 м²) и 1981–2011 гг. (заповедник “Приволжская лесостепь”; площадки 4 м²), также с использованием проективного метода (Новикова, 2012; Новикова и др., 2017). Ценоотические позиции отдельных видов анализируются безотносительно характеристик видового разнообразия, поэтому сопоставление данных с площадок разного размера допустимо.

При группировании описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций применены принципы доминантно-детерминантной классификации растительности, восходящие к работам А.П. Шенникова (1938; и др.) и Е.М. Лавренко (1940, 1980) с последующими уточнениями (Василевич, 1995; Кучеров, 2019). Выделены следующие укрупненные типы сообществ:

1 – боровые пустоши с доминированием: 1a – *Pilosella officinarum*, 1b (в заповеднике “Калужские засеки”) – *Thymus loevianus*. 2–6 – луга: 2 – сухие наземновейниковые (с господством *Calamagrostis epigeios*): 2a – типичные, 2b – остепненные разнотравно-наземновейниковые и наземновейниково-

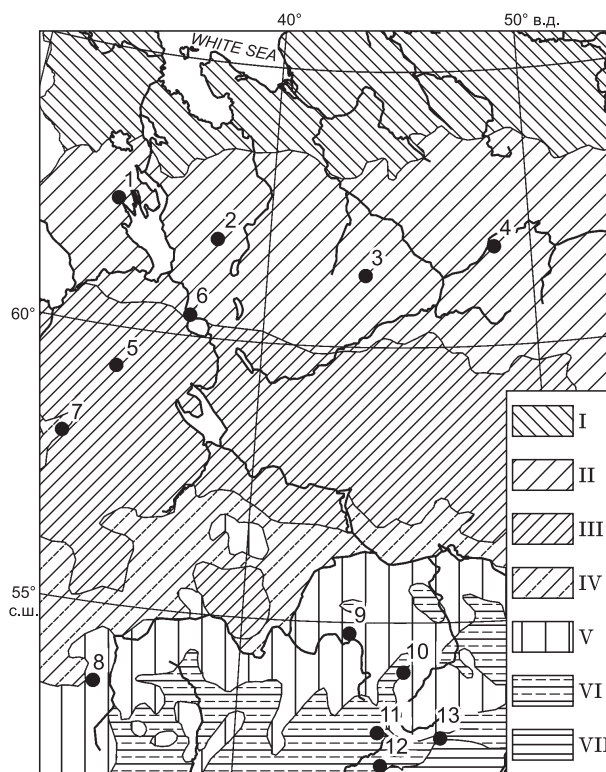


Рис. 1. Местоположение обследованных территорий, чья нумерация соответствует табл. 1.

Зоны и подзоны: I–IV – тайга: I – северная, II – средняя, III – южная, IV – подтайга; V – широколиственные леса; VI–VII – степи: VI – луговые, VII – настоящие. Картооснова по Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко (1980), генерализована.

Fig. 1. Location of the study areas; numeration of the latter corresponds to Table 1.

Zones and subzones: I–IV – boreal forests: I – northern-boreal, II – middle-boreal, III – southern-boreal, IV – hemiboreal; V – broadleaved forests; VI–VII – steppes: VI – meadow (forb), VII – true (forb-fescue-mat-grass). The base map by T.I. Isachenko and E.M. Lavrenko (1980) is generalized.

разнотравные. 3 – сухоразнотравные: 3a – типичные (с согосподством *Centaurea scabiosa*, *Pimpinella saxifraga* и *Knautia arvensis*), 3b – остепненные полидоминантные (в зоне широколиственных лесов). 4 – тонкополевицевые (с господством *Agrostis tenuis*): 4a – типичные (сухие монодоминантные и влажные с согосподством *A. tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*), 4w – влажные. 5–6 – безостокостровые (с господством *Bromopsis inermis*): 5 – пойменные, 6 – остепненные. 7–10 – луговые степи: 7a – разнотравно-узколистноковыльные (с обилием *Stipa tirsia*) и узколистноковыльно-разнотравные; 7b – разнотравно-перистоковыльные (с обилием *S. pennata*) и перистоковыльно-разнотравные; 7c – разнотравно-днепровскоковыльные (с обилием *S. anomala*) и днепровскоковыльно-разнотрав-

ные; 7d – разнотравно-типчаковые (дигрессионные, с господством *Festuca valesiaca*); 8 – разнотравно-береговокостровые (с обилием *Bromopsis riparia*) и береговокострово-разнотравные; 9 – разнотравно-наземнейниковые и наземнейниково-разнотравные. 10 – кустарниковые степи (с господством *Amygdalus nana*) приведены только для Левженского склона, в целом же не рассматриваются за отсутствием сопоставимых типов сообществ в зональных выделах, лежащих к северу. 11 – настоящие (разнотравно-типчаково-ковыльные) степи: тырсовые (с господством *Stipa capillata*) экстразональные на южных склонах.

Данные о постоянстве (%) и среднем арифметическом ПП (%) модельных видов в перечисленных типах сообществ по обследованным географическим пунктам сведены в табл. 2, где отражено также распределение описаний по типам сообществ и пунктам. Во всех случаях использованы все доступные описания без исключения. Если не сказано иное, отсутствие данных по тому или иному типу сообществ для конкретной территории означает, что сообщества данного типа на этой территории не найдены. Данные для более влажных типов лугов, помимо 4w и 5a, не приводятся: эти типы могут быть корректно сопоставлены лишь с пойменными лугами степной зоны, но не со степями.

В табл. 2 приводятся также экологические типы видов по отношению к влажности почвы отдельно для каждой из зон: для зоны широколиственных лесов – по шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956) для “лесной зоны”, для зоны тайги – по этим же шкалам, но с уточнениями по И.Б. Кучерову (2019), а для подзоны луговых степей – по шкалам тех же авторов для степной зоны с уточнениями по Л.А. Новиковой (2012). О возможных причинах несовпадения экологических оптимумов одних и тех же видов в разных зональных и региональных условиях будет сказано ниже.

Для выявления влияния зональности на изменения ценоотических позиций видов избраны две группы типов сообществ, распределенных по трем группам зон и подзон, а именно: тайга (совместно южная и средняя) – широколиственные леса – луговые степи.

1. Зональный ряд плакорных сообществ от боровых пустошей тайги и далее широколиственно-лесной зоны к разнотравно-ковыльным (*Stipa tirsia*, *S. pennata*) и ковыльно-разнотравным степям (с объединением степей с доминированием обоих видов ковылей в одну выборку для каждой из территорий). Хотя *Pilosella officinarum*, *Festuca ovina* и другие пустошные доминанты – скорее психрофиты, чем ксеромезофиты, все же именно боровые пустоши избраны нами для сравнения как наибо-

лее ксерофилизированный тип травянистых сообществ таежного северо-запада Европейской России (Василевич, 2008). Все анализируемые типы лугов намного более мезофильны и потому напрямую несопоставимы со степями. Мы не можем согласиться с А.П. Шенниковым (1938), считавшим луговые степи южным аналогом тонкополевцевых суходольных лугов. В то же время европейская геоботаническая школа Ж. Браун-Бланке объединяет луговые степи именно с боровыми (а также дюнными) пустошами в единую группу сухих травянистых сообществ (dry grasslands) с дальнейшим ее подразделением в зависимости от богатства почв, на которых они произрастают. Равнинные луга при этом рассматриваются отдельно как преимущественно антропогенный мезофильный тип (Leuschner, Ellenberg, 2017). И пустоши, и участки ковыльных степей часто наблюдаются по опушкам сосновых (из *Pinus sylvestris*) боров, в том числе в пределах бывшей Пензенской губернии (Спрыгин, 1986б); и в тех, и в других может встречаться подрост сосны (Ниценко, 1969а; Благовещенский, 2005; Малышева, Малаховский, 2008).

2. Сухие наземнейниковые луга – суходольные в таежной зоне и более южные остепненные в соответствующих зонах и подзонах.

При сравнениях использовались данные по степным участкам в Пензенской обл., так как на Левженском степном склоне соответствующие типы сообществ не представлены.

Для оценки прямых зависимостей средних ПП видов по географическим пунктам от климатических факторов и для констатации значимости зональных изменений ПП применен коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s (Лакин, 1990). В числе климатических факторов учтены среднегодовая сумма градусо-дней выше 10 °C (GDD , °C) (наибольшее слагаемое суммы эффективных температур) и среднегодовое количество осадков (P , мм/день) по данным глобальной сети средне-многолетней (1983–2004 гг.) спутниковой метеосъемки (NASA..., 2018) (см. табл. 1), а также рассчитанный на основе данных из этой базы коэффициент континентальности Конрада K (Tukhanen, 1980). Расчеты велись с помощью программного пакета Statistica 7. Статистически значимые величины r_s приводятся в табл. 3.

В заключении статьи делается попытка группирования рассматриваемых видов по эколого-историческим свитам в зависимости от преобладающих типов распространения их диаспор, а также от реконструируемой истории их расселения в позднем плейстоцене и голоцене, для чего привлечены данные о растительности более обширных территорий.

Таблица 2

Постоянство и проективное покрытие полизональных луговых видов растений в луговых и степных сообществах Европейской России

Constancy and cover of multizonal meadow plant species in meadow and steppe communities of European Russia

Вид / Species	MS	Территории и типы сообществ / Locations and community types											
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Средняя тайга / Middle-boreal forest subzone													
Вид / Species	MS	1			2			3	4				
		1a	2a	4a	1a	3a	4a	4a	1a	2a	3a	4a	5
<i>Agrostis tenuis</i>	M1	50 ¹	40 ¹	90¹⁹	80 ²	60 ⁴	64 ⁶	100¹⁹	10	5	–	2 ¹	1 ⁺
<i>Calamagrostis epigeios</i>	M2	25 ⁺	100²⁰	–	20 ⁺	–	18 ¹	10 ⁺	1	20	5	–	–
<i>Bromopsis inermis</i>	M2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	2³⁵
<i>Stellaria graminea</i>	M1	25 ⁺	–	80 ²	40 ¹	100 ¹	91 ¹	80 ²	1	1	1	2 ²	1 ⁺
<i>Viscaria vulgaris</i>	M1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Potentilla argentea</i>	XM	13 ⁺	20 ⁺	–	–	–	27 ⁺	50 ¹	+	+	–	3 ¹	–
<i>Trifolium medium</i>	M1	–	–	50 ¹	20 ⁺	–	46 ³	30 ³	3	+	10	1 ⁺	2 ³
<i>Vicia cracca</i>	M2	13 ⁺	40 ⁺	90 ⁴	40 ²	40 ¹	73 ²	100 ¹	–	3	1	4 ⁺	1 ³
<i>Pimpinella saxifraga</i>	M1	13 ⁺	40 ¹	30 ⁺	20 ¹	60 ⁶	55 ⁵	40 ¹	–	20	6	3 ³	1 ⁺
<i>Veronica chamaedrys</i>	M2	–	–	90 ⁷	–	100 ⁶	82 ¹	90 ¹	–	1	+	4⁸	–
<i>Plantago media</i>	M1	–	–	–	–	80 ¹	46 ¹	40 ¹	10	+	+	3 ²	–
<i>Galium boreale</i>	M2	–	–	40 ⁺	–	–	–	20 ⁺	–	+	3	–	–
<i>Knautia arvensis</i>	M1	25 ⁺	40 ⁺	70 ¹	60 ³	60 ²	55 ²	50 ⁺	–	–	5	–	–
<i>Achillea millefolium</i>	M1	38 ²	60 ¹	90 ⁶	40 ³	100 ³	91 ³	100 ³	5	7	2	2 ¹	1 ⁺
<i>Tanacetum vulgare</i>	M2	–	–	–	–	–	–	50 ¹	+	3	+	3 ⁺	2 ⁺
<i>Centaurea scabiosa</i>	XM	–	20 ⁺	–	–	80 ⁺	36 ²	40 ¹	–	–	1	3 ¹	–
<i>Pilosella officinarum</i>	M1	38 ¹	–	10 ⁺	80²³	20 ¹	–	30 ⁺	25	–	–	3 ²	–
n (Σ = 63)		8	5	10	5	5	11	10	1	1	1	4	2

Южная тайга / Southern-boreal forest subzone

Вид / Species	MS	5				6				7			
		1a	2a	3a	5	1a	2a	4a	5	1a	2a	3a	4a
<i>Agrostis tenuis</i>	M1	89 ⁵	2 ¹	100¹⁸	29 ²	67 ²	7	100⁴¹	–	82 ⁶	3 ⁷	2¹⁰	83¹³
<i>Calamagrostis epigeios</i>	M2	33 ¹	4²¹	–	–	33 ⁺	25	–	–	27 ⁺	4²⁸	–	8 ⁺
<i>Bromopsis inermis</i>	M2	–	–	–	100⁴⁶	17 ⁺	–	–	100⁵⁸	–	–	–	–
<i>Stellaria graminea</i>	M1	33 ⁺	–	100 ⁶	–	50 ¹	–	86 ¹	10 ⁺	46 ¹	2 ³	2 ²	83 ¹
<i>Viscaria vulgaris</i>	M1	39 ⁺	2 ⁺	33 ⁺	–	33 ¹	–	14 ⁺	–	64 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	33 ²
<i>Potentilla argentea</i>	XM	61 ¹	2 ⁺	67 ⁺	14 ⁺	–	–	29 ⁺	–	46 ⁺	–	2 ⁺	17 ⁺
<i>Trifolium medium</i>	M1	–	1 ⁺	33 ⁺	–	–	–	71 ¹	60 ⁴	55 ¹	3 ⁺	2 ⁴	58 ⁺
<i>Vicia cracca</i>	M2	39 ⁺	2 ¹	67 ⁺	29 ⁺	17 ⁺	–	100 ¹	80 ²	36 ⁺	4 ⁺	2 ³	50 ⁺
<i>Pimpinella saxifraga</i>	M1	44 ⁺	1 ⁺	100 ⁷	–	33 ⁺	+	43 ⁴	10 ⁺	27 ²	3 ¹	2¹⁵	75 ¹
<i>Veronica chamaedrys</i>	M2	28 ⁺	3 ¹	100 ³	29 ¹	17 ⁺	–	86 ³	–	46 ²	4 ²	2 ²	100 ⁴
<i>Plantago media</i>	M1	–	–	33 ⁺	–	–	–	–	–	9 ⁺	–	2 ²	25 ⁺
<i>Galium boreale</i>	M2	–	1 ⁺	–	14 ¹	–	–	–	60 ¹	–	–	–	–
<i>Knautia arvensis</i>	M1	78 ¹	4 ¹	100 ⁶	–	50 ²	–	29 ⁺	20 ⁺	82 ⁺	3 ¹	2⁸	67 ¹
<i>Achillea millefolium</i>	M1	89 ²	3 ²	100¹⁰	14 ³	67 ¹	2	71 ⁴	30 ⁺	73 ²	4 ²	2 ³	92 ³
<i>Tanacetum vulgare</i>	M2	–	–	–	–	17 ⁺	–	86 ²	60 ⁺	9 ⁺	–	–	–
<i>Centaurea scabiosa</i>	XM	17 ⁺	1 ¹	17 ⁺	–	17 ⁺	–	14 ⁺	–	27 ⁺	3 ⁶	2¹⁵	58 ⁺
<i>Pilosella officinarum</i>	M1	89¹⁵	–	67 ⁺	–	67 ²	–	–	–	64 ²	2 ⁺	2 ⁴	33 ¹
n (Σ = 88)		18	4	6	7	6	1	7	10	11	4	2	12

Зона широколиственных лесов / Nemoral-forest zone

Вид / Species	MS	8						9					
		1b	2b	3b	4a	4w	5	1a	2b	3b	4a	6	5
<i>Agrostis tenuis</i>	M2	20 ⁺	67 ³	50 ¹	20	4³⁴	36 ⁺	4 ⁶	–	100²⁷	100¹⁹	2 ¹	17 ⁺
<i>Calamagrostis epigeios</i>	M1	60 ³	100³¹	33 ³	–	1 ¹	–	2 ⁺	15	100 ⁴	57 ¹	1 ²	17 ⁺
<i>Bromopsis inermis</i>	M2	20 ¹	33 ²	67 ⁺	2	–	100⁷¹	1 ⁺	–	20 ⁺	–	2 ⁴	100⁶⁹

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Stellaria graminea</i>	XM	20 ⁺	50 ⁺	–	–	4 ⁺	–	1 ⁺	+	60 ⁺	86 ⁺	2 ⁺	17 ⁺
<i>Viscaria vulgaris</i>	M1	40 ⁴	–	–	–	–	–	3 ⁸	–	60 ⁺	14 ⁺	–	–
<i>Potentilla argentea</i>	XM	20 ¹	67 ²	83 ²	5	–	–	4 ³	+	80 ¹	57 ¹	1 ⁺	–
<i>Trifolium medium</i>	M1	40 ²	33 ⁺	33 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vicia cracca</i>	M2	40 ⁺	33 ⁺	17 ⁺	–	2 ⁺	27 ⁺	–	+	60 ⁺	86 ¹	2 ⁺	83 ¹
<i>Pimpinella saxifraga</i>	M1	40 ¹	100 ¹	83 ¹	2	1 ⁺	27 ⁺	4 ⁴	2	60 ⁶	57 ²	2 ¹	33 ⁺
<i>Veronica chamaedrys</i>	M2	60 ⁺	67 ⁺	67 ¹	2	1 ¹	9 ⁺	3 ²	2	100 ⁴	100 ⁴	1 ⁺	–
<i>Plantago media</i>	M1	40 ¹	17 ⁺	17 ⁺	–	–	–	3 ⁺	–	40 ⁺	57 ⁺	–	–
<i>Galium boreale</i>	M2	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	2 ⁸	100 ⁸
<i>Knautia arvensis</i>	XM	80 ¹	50 ⁺	67 ¹	–	–	18 ⁺	–	+	60 ³	–	–	–
<i>Achillea millefolium</i>	M1	80 ¹	100 ¹	83 ¹	3	3 ¹	46 ¹	4 ²	2	100 ⁶	100 ⁶	3 ⁵	33 ⁺
<i>Tanacetum vulgare</i>	M1	20 ⁺	83 ⁴	83 ⁴	5	–	55 ¹	2 ²	5	60 ²	57 ⁺	2 ¹	33 ⁺
<i>Centaurea scabiosa</i>	XM	40 ¹	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pilosella officinarum</i>	M1	80 ⁵	33 ¹	33 ⁺	–	–	–	4 ¹⁰	–	40 ⁺	43 ¹	–	–
n (Σ = 59)		5	6	6	1	4	11	4	1	5	7	3	6

Подзона луговых степей, бассейн р. Суры / Meadow-steppe subzone, Sura River basin

Вид / Species	MS	10					13						
		11	7d	10	8	11	7d	7c	7a	7b	8	9	2b
<i>Agrostis tenuis</i>	XM	–	30 ²	–	2 ¹	4 ⁺	–	48 ¹	–	3 ⁺	17 ⁺	7 ⁺	–
<i>Calamagrostis epigeios</i>	XM	–	10 ⁺	1 ⁺	3 ⁹	–	1 ⁺	–	5	30 ¹	17 ⁺	27 ¹	100 ²³
<i>Bromopsis inermis</i>	XM	–	–	–	–	48 ²	–	–	–	–	–	–	4 ⁺
<i>Stellaria graminea</i>	M1	17 ⁺	30 ⁺	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	17 ⁺	–	4 ⁺
<i>Viscaria vulgaris</i>	M1	–	–	–	1 ⁺	12 ⁺	–	8 ⁺	–	7 ⁺	–	–	9 ⁺
<i>Potentilla argentea</i>	XM	100 ¹	100 ⁴	4 ¹	4 ¹	14 ⁺	–	24 ⁺	+	37 ⁺	50 ¹	53 ¹	22 ⁺
<i>Trifolium medium</i>	M1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vicia cracca</i>	M1	–	50 ⁺	3 ³	4 ¹	–	–	–	–	–	–	7 ⁺	4 ⁺
<i>Pimpinella saxifraga</i>	XM	–	80 ¹	–	4 ²	56 ⁺	–	8 ⁺	–	33 ⁺	50 ⁺	16 ⁺	30 ⁺
<i>Veronica chamaedrys</i>	M2	–	60 ⁺	2 ⁺	4 ¹	–	–	–	–	7 ⁺	–	13 ⁺	4 ⁺
<i>Plantago media</i>	M1	83 ¹	100 ³	1 ⁺	4 ²	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	M2	–	–	–	1 ⁺	8 ⁺	–	–	–	–	–	–	–
<i>Knautia arvensis</i>	M1	–	70 ¹	4 ¹	4 ¹	4 ⁺	–	12 ⁺	–	17 ⁺	17 ⁺	7 ⁺	17 ⁺
<i>Achillea millefolium</i>	M1	100 ²	90 ²	3 ¹	3 ²	60 ¹	–	36 ¹	1	73 ¹	100 ²	60 ¹	57 ¹
<i>Tanacetum vulgare</i>	M1	–	30 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Centaurea scabiosa</i>	XM	–	–	–	3 ¹	4 ⁺	–	–	–	3 ⁺	–	–	4 ⁺
<i>Pilosella officinarum</i>	XM	–	100 ¹	2 ⁺	2 ⁺	16 ⁺	–	12 ⁺	1	20 ⁺	33 ⁺	27 ⁺	9 ⁺
n (Σ = 150)		6	10	4	4	25	4	25	1	30	6	15	20

Подзона луговых степей, бассейн р. Хопер / Meadow-steppe subzone, Khopyor River basin

Вид / Species	MS	11					12						
		7a	7b	8	6	2b	11	7d	7a	7b	8	6	2b
<i>Agrostis tenuis</i>	XM	–	5 ⁺	–	–	–	–	14 ⁺	5 ⁺	–	6 ⁺	13 ¹	5 ⁺
<i>Calamagrostis epigeios</i>	XM	9 ⁺	9 ⁺	–	16 ¹	100 ²⁹	–	–	5 ⁺	17 ¹	11 ¹	33 ³	100 ²⁷
<i>Bromopsis inermis</i>	XM	55 ²	73 ³	60 ²	100 ²³	70 ⁶	57 ¹	43 ²	33 ¹	26 ¹	28 ¹	100 ³⁴	50 ⁴
<i>Stellaria graminea</i>	M1	18 ⁺	5 ⁺	80 ⁺	13 ⁺	15 ⁺	–	–	5 ⁺	–	6 ⁺	13 ⁺	10 ⁺
<i>Viscaria vulgaris</i>	M1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10 ⁺
<i>Potentilla argentea</i>	XM	–	5 ⁺	–	5 ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trifolium medium</i>	M1	91 ²	73 ¹	40 ¹	45 ¹	15 ⁺	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vicia cracca</i>	M1	18 ⁺	14 ⁺	–	3 ⁺	10 ⁺	14 ⁺	14 ⁺	17 ⁺	13 ⁺	–	7 ⁺	5 ⁺
<i>Pimpinella saxifraga</i>	XM	9 ⁺	36 ⁺	60 ⁺	13 ⁺	20 ⁺	–	29 ⁺	44 ⁺	39 ⁺	44 ⁺	27 ⁺	35 ⁺
<i>Veronica chamaedrys</i>	M2	9 ⁺	45 ⁺	40 ⁺	34 ⁺	15 ⁺	29 ⁺	–	5 ⁺	30 ⁺	11 ⁺	40 ⁺	20 ⁺
<i>Plantago media</i>	M1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	M2	36 ¹	73 ³	–	79 ⁴	65 ³	–	29 ⁺	17 ⁺	26 ¹	22 ¹	53 ¹	65 ²
<i>Knautia arvensis</i>	M1	36 ⁺	27 ⁺	20 ⁺	18 ⁺	5 ⁺	71 ¹	29 ⁺	50 ⁺	35 ⁺	56 ¹	27 ⁺	30 ⁺
<i>Achillea millefolium</i>	M1	82 ¹	86 ²	80 ¹	71 ¹	2 ⁺	43 ⁺	57 ³	67 ¹	65 ¹	83 ²	67 ¹	50 ¹

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Tanacetum vulgare</i>	M1	–	9 ⁺	–	5 ⁺	15 ⁺	–	14 ⁺	5 ⁺	–	–	20 ¹	–
<i>Centaurea scabiosa</i>	XM	18 ¹	5 ⁺	60 ¹	5 ⁺	–	–	14 ⁺	17 ⁺	9 ⁺	33 ¹	13 ⁺	45 ¹
<i>Pilosella officinarum</i>	XM	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>n</i> ($\Sigma = 206$)		11	22	5	38	20	7	7	18	23	18	16	21

Примечание. Нумерация обследованных территорий (полужирным шрифтом) соответствует табл. 1 и рис. 1. Типы сообществ: 1 – боровые пустоши с доминированием: 1a – *Pilosella officinarum*, 1b – *Thymus loevianus*. Луга: 2 – сухие наземнейниковые: 2a – типичные, 2b – остепненные; 3 – сухоразнотравные: 3a – типичные, 3b – остепненные; 4 – тонкополевцевые: 4a – типичные (сухие и влажные, включая душистоколосковые), 4w – влажные; 5–6 – без-остокостровые: 5 – пойменные, 6 – остепненные. Степи: 7–10 – луговые: 7a – разнотравно-узколистноковыльные и узколистноковыльно-разнотравные; 7b – разнотравно-перистоковыльные и перистоковыльно-разнотравные; 7c – разнотравно-днепровскоковыльные и днепроовскоковыльно-разнотравные; 7d – разнотравно-типчаковые; 8 – разнотравно-береговоостровые и береговоострово-разнотравные; 9 – разнотравно-наземнейниковые и наземнейниково-разнотравные; 10 – кустарниковые (*Amygdalus nana*; не приведены для пунктов 11–13); 11 – тырсовые (*Stipa capillata*) экстразональные (южных склонов).

MS – экологические типы видов по отношению к влажности почвы: MX – мезоксерофиты, XM – ксеромезофиты, M1, M2 – мезофиты сухо- и влажнолугового увлажнения; *n* – число описаний. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (%). Для доминантов и субдоминантов соответствующие значения даны полужирным шрифтом. При числе описаний менее 5 вместо постоянства приводится число описаний, в которых отмечен вид, при единственном описании – только покрытие (в обоих случаях курсивом). Плюс “+” соответствует среднему покрытию менее 1 %. Прочерк “–” – отсутствие вида.

Notes. Numbers of study areas (shown in bold) correspond to Table 1 and Fig. 1. Community types: 1 – dry grasslands, dominated by: a – *Pilosella officinarum*, b – *Thymus loevianus*. Meadows, dominated by: 2 – *Calamagrostis epigeios* (dry): a – true (boreal), b – steppic; 3 – meso-xeric and xero-mesic forbs: a – true, b – steppic; 4 – *Agrostis tenuis*: a – true (dry and fresh, incl. those co-dominated by *Anthoxanthum odoratum*), w – moist; 5–6 – *Bromopsis inermis*: 5 – floodplain (fresh), 6 – steppic. Steppes: 7–10 – meadow, dominated by forbs and: 7a – *Stipa tirsia*; 7b – *S. pennata*; 7c – *S. anomala*; 7d – *Festuca valesiaca*; 8 – *Bromopsis riparia*; 9 – *Calamagrostis epigeios*; 10 – shrub (*Amygdalus nana*; not shown for pts 11–13); 11 – mat-grass (*Stipa capillata*) extrazonal (on southern slopes).

MS – ecological types of species in their regard to soil moisture: MX – mesoxerophytes, XM – xeromesophytes, M1, M2 – mesophytes of dry and fresh meadow conditions, respectively; *n* is number of relevés. Constancy (%) and average cover (% in superscripts) are given for species. The proper values are shown in bold for dominants and subdominants. True numbers of relevés where species are recorded are given instead of constancy values if *n* is less than 5, and only covers are given for a single relevé per type (shown in italics in both cases). Average cover under 1% is given as “+”. Dash “–” means species absence.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Ценоотические позиции видов в различных природных зонах

1.1. В зоне тайги (здесь и далее см. табл. 2) *Pilosella officinarum* обычна и нередко доминирует на боровых пустошах, где растет вместе с такими видами, как *Festuca ovina*, *Antennaria dioica*, псаммофит *Rumex acetosella*, иногда также *Thymus serpyllum*. *Viscaria vulgaris* отсутствует на пустошах в средней тайге, но появляется в южной. В пределах последней подзоны ценоотические позиции этого вида усиливаются к югу и, в частности, достаточно сильны на Валдае. Вместе с *V. vulgaris* на пустошах появляется и *Silene nutans*.

К пустошно-боровым видам тяготеет также *Calamagrostis epigeios* (Зозулин, 1973), что не препятствует его доминированию на наиболее сухих лугах по верхним бровкам склонов и вдоль дорог. В долинах рек *C. epigeios* может господствовать и при пирогенной дигрессии влажноразнотравных

лугов высокой поймы. В лишайниковых сосняках Предуралья *C. epigeios* отчасти приходит на смену отсутствующему здесь *Calluna vulgaris*. В верховьях р. Кулой (северная тайга, Архангельская обл.) он входит в число доминантов травяного яруса в сосняках травяно-зеленомошных на песках, подстилаемых гипсами (Кучеров, 2019), а в южной тайге эпизодически встречается также в сосняках по окраинам сфагновых болот.

На суходольных лугах как средней, так и южной тайги выраженным доминантом является *Agrostis tenuis* (Шенников, 1938; Василевич, Бибилова, 2007). А.А. Ниценко (1969б) относит этот вид к экологической свите *Anthoxanthum odoratum*, связанной с дерново-подзолистыми почвами небогатых лугов нормального увлажнения и включающей в себя психрофильные виды. По нашим наблюдениям, однако, *Agrostis tenuis* почти всегда обильнее на суходольных лугах, чем *Anthoxanthum odoratum*; лишь в Южной Карелии эти виды доминируют.

нируют совместно (Кучеров и др., 2000). На щучковых (с господством *Deschampsia cespitosa*) лугах *Agrostis tenuis* становится доминантом 2-го порядка, а на лугах центральной поймы – сопутствующим видом. На северо-западе Европейской России *A. tenuis* характерна также для олуговелых мезофильных березняков (из *Betula pendula*) и осинников (из *Populus tremula*), особенно при пастбе или выкашивании (Ниценко, 1972).

Помимо лугов (как сухих, так и влажных) в лесах указанных типов встречается и *Veronica chamaedrys*. Однако этот вид характерен и для иных типов березняков и осинников, включая вейниковые (с обильным *Calamagrostis arundinacea* в травяном ярусе) и снытево-аконитовые (с травяным ярусом из *Aconitum septentrionale* и *Aegopodium podagraria*), а также для еловых (из *Picea abies*) лесов тех же типов и для сосняков вейниковых (Кучеров и др., 2000; Разумовская и др., 2012; Кучеров, 2019). Под пологом леса *Veronica chamaedrys* всегда малообильна. Но вряд ли стоит считать подобные находки антропогенными заносами, особенно учитывая горно-лесной (кверцетальный?) первичный ареал этого вида в Центральной и Южной Европе и Передней Азии (Еленевский, 1978). Г.М. Зозулин (1973) относит *V. chamaedrys* не к луговой, а к древнебетулярной свите. Однако на северо-западе Европейской России связь его с осинниками прослеживается лишь начиная с атлантического периода голоцена (Ниценко, 1969a).

Trifolium medium местами встречается на суходольных и пойменных лугах в бассейнах Верхней Волги и Северной Двины (Шенников, 1938), но отмечен также в Карелии и на Валдае. По берегам Двины и Пинеги вид проникает и в северную тайгу, формируя красочные луговины по верхним бровкам береговых склонов. Как и *Agrostis tenuis*, *Trifolium medium* нередок под пологом олуговелых мезофильных березняков и осинников (в том числе на богатых почвах), где может расти большими пятнами (Ниценко, 1972).

Potentilla argentea спорадически встречается на суходольных лугах юга Архангельской обл., но на юге Карелии ее обычно замещает *P. impolita* (Кучеров и др., 2000). В южной тайге постоянство *P. argentea* возрастает на боровых пустошах Валдая и, в еще большей степени, на сухих лугах и пустошах флювиогляциальных ландшафтов юго-востока Ленинградской обл., где наиболее обильна также *Stellaria graminea*. Последний вид встречается и на лугах влажных типов. Здесь в связи с плохой поедаемостью его обилие возрастает при выпасе.

Tanacetum vulgare отсутствует на сухих лугах в области максимума Валдайского оледенения (где поймы рек не разработаны), встречаясь лишь

вдоль дорог как апофит. Однако она появляется на сухих лугах в бассейне Северной Двины и становится особенно активной на лугах бассейна Верхней Волги. Также только на сухих лугах юга Архангельской обл. нами в пределах зоны отмечена высокая активность *Plantago media*.

Bromopsis inermis в таежной зоне никогда не встречается на суходольных лугах, вне населенных пунктов произрастая и доминируя лишь на лугах прирусловой поймы (Шмидт, 2005), что подтверждает и А.П. Шенников (1938). Столь же регулярно встречается в поймах, но нетипичен для суходолов и *Galium boreale*. *Vicia cracca* постоянный, но малообильный на суходолах, тоже значительно увеличивает свое обилие в поймах. Однако *Achillea millefolium* в равной степени обычен и обилен как на суходольных, так и на пойменных лугах.

Для средней и южной тайги Европейского Севера особенно характерны сухоразнотравные луга с согосподством *Centaurea scabiosa*, *Pimpinella saxifraga* и *Knautia arvensis*, нередко с участием *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis tenuis*, *Galium album* и *Rumex thyrsiflorus*. Такие луга ярко выражены на Валдае и в низовьях Вычегды. Однако аналогичные сообщества встречаются и западнее, в частности в Южной Норвегии. Здесь описаны сухие луга с доминированием *Centaurea scabiosa* и *Knautia arvensis*, с участием *Pimpinella saxifraga*, *Achillea millefolium*, *Vicia cracca*, *Stellaria graminea*, *Leucanthemum vulgare*, иногда также *Potentilla argentea*. Выделяются ксеромезофильный вариант с *Pilosella officinarum*, *Rumex acetosella* и *Veronica chamaedrys*, типичный мезофильный с *Trifolium medium* и гигромезофильный с *Prunella vulgaris* (Hundt, Veve, 1990).

1.2. В зоне широколиственных лесов на боровых пустошах Мордовского заповедника по-прежнему господствует *Pilosella officinarum*, однако в заповеднике “Калужские засеки” она переходит на роль вида, сопутствующего *Thymus loevianus*. В сравнении с южной тайгой на пустошах заметно возрастает покрытие *Viscaria vulgaris* и *Potentilla argentea*, произрастающих также на остепненных и на сухих тонкополевицевых лугах, а кроме того – *Silene nutans*. Примечательно появление на пустошах *Plantago media* и одновременно целого ряда пойменно-луговых видов, включая *Tanacetum vulgare*, *Artemisia vulgaris* и пока еще малообильный и редкий на пустошных экотопах *Bromopsis inermis* – доминант мезофильных заливных лугов. В то же время *Galium boreale* встречается спорадически, и его ценоотические позиции изменчивы. В Мордовском заповеднике этот вид выступает доминантом 2-го порядка не только на пойменных, но и на остепненных костровых лугах. Однако в “Калужских засеках” он лишь изредка и в малом обилии

встречается на пойменных лугах наиболее влажных типов, а также в прирусловых ивняках, что особенно удивительно, учитывая изобилие *G. boreale* в пойме Оки.

Calamagrostis epigeios помимо доминирования на сухих опушечных лугах (а иногда и на остепненных лугах высокой поймы) господствует в травяном ярусе сухих сосняков, восстанавливающихся после низовых пожаров. По мере демутиации яруса к *C. epigeios* примешиваются *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis*, к которым впоследствии одновременно с восстановлением мохового ковра переходит доминирование. Для Мордовского заповедника ход этой смены описан в литературе (Терешкин, Терешкина, 2006). В качестве сукцессионного реликта *Calamagrostis epigeios* остается и в растительном покрове остепненных надпойменных дубрав (из *Quercus robur*). В то же время на сырых лугах вид встречается многократно реже и с меньшим покрытием, нежели в таежной зоне, а по окраинам болот вообще не наблюдается.

Agrostis tenuis в Мордовском заповеднике по-прежнему доминирует на суходольных лугах, которые, однако, как и пустоши, обогащены *Potentilla argentea*, *Plantago media* и *Tanacetum vulgare*, в гораздо меньшей степени – *Viscaria vulgaris*. В “Калужских засеках” сухих тонкополевицевых лугов на водоразделах нет. В то же время здесь встречены влажные луга с господством *Agrostis tenuis* на тяжелых суглинках – в местообитании, скорее подходящем для *A. gigantea* (Шенников, 1938). Возможно, в локальной популяции был представлен гибрид этих двух видов. На высокой пойме р. Вытебеть (приток р. Жиздры, бассейн Оки) луг с относительным господством *A. tenuis* был встречен лишь однажды. Здесь более обычны остепненные полидоминантные злаково-разнотравные луга с согосподством *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Poa angustifolia*, *Seseli libanotis*, *Koeleria glauca* и т. д., где *Agrostis tenuis* замещается на умеренно (ПП до 4–5 %) обильную *A. vinealis*. На этих лугах, в той же мере, что и на пустошах, обычны *Potentilla argentea* и *Tanacetum vulgare*; *Plantago media*, однако, редок. Здесь же постоянны *Pimpinella saxifraga* и *Knautia arvensis*, но *Centaurea scabiosa* отсутствует. Именно на этих лугах рядом с *Pimpinella saxifraga* s.str. встречены опушенные формы, соответствующие более южному, неморально-степному *P. nigra* (Цвелев, 2001).

Остепненные луга с согосподством *Poa angustifolia* и *Agrostis tenuis* описаны и в южных окрестностях Мордовского заповедника, притом на водоразделе. Здесь нет многих из вышеупомянутых лугово-степных видов, зато постоянны не только *Potentilla argentea* и *Tanacetum vulgare*, но и *Viscaria*

vulgaris; спорадически встречается *Pilosella officinarum*. *Pimpinella saxifraga* и *Knautia arvensis* вновь постоянны и умеренно (ПП 3–7 %) обильны, но *Centaurea scabiosa* опять-таки нет. Помимо упомянутого типа лугов в заповеднике отмечены и остепненные луга на высокой пойме рек Мокши и Сатиса с господством *Bromopsis inermis* или (реже по Сатису) *B. riparia*. На этих лугах обильны *Galium boreale* (см. выше), *Fragaria viridis* и *Filipendula vulgaris*, постоянен *Pimpinella saxifraga*, но нет *Knautia arvensis*.

Заметим, что регулярная встречаемость остепненных лугов на высокой пойме начинается именно с зоны широколиственных лесов (Шенников, 1938; Липатова, 1980). Находки остепненных лугов в южной тайге исключительно редки и, как правило, приурочены к выходам известняков (Василевич, 2006). В пределах же широколиственно-лесной зоны остепненные луга нередко не только в Восточной, но и в Центральной Европе, в том числе в предгорных и межгорных условиях (Leuschner, Ellenberg, 2017). Так, на известняковых южных склонах в межгорных долинах Швейцарских Альп описана ассоциация ксеротермных опушечных лугов *Trifolium medii*–*Laserpitietum latifolii* Van Gils et Gilissen 1976 (Gils, Keyzers, 1978), в системе Ж. Браун-Бланке отнесенная к союзу *Geranion sanguinei* Tx. in T. Müller 1962, порядку *Anthericoramosi*–*Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003 и классу *Trifolio*–*Geranietea sanguinei* T. Müller 1962 (Mucina et al., 2016). В числе постоянных видов этой ассоциации наряду с *Filipendula vulgaris* и *Geranium sanguineum* указаны *Trifolium medium*, *Vicia cracca*, *Veronica chamaedrys*, *Plantago media*, *Galium boreale*, *Achillea millefolium*, а также *Pimpinella saxifraga* и *Knautia arvensis* вместе с *Centaurea scabiosa* (Gils, Keyzers, 1978). Последний вид обычен по всей Центральной Европе (Ellenberg et al., 1992). В то же время он редок в “Калужских засеках” (Шовкун, Яницкая, 1999) и вообще не приводится для флоры Мордовского заповедника (Бородина и др., 1987), при этом в целом не слишком обычен в Мордовии, где встречается в основном на степных склонах (Сосудистые растения..., 2010), что указывает на *C. apiculata* – преимущественно степной вид в составе *C. scabiosa* s.l. (Цвелев, 1963; Черепанов, 1994).

Можно сделать вывод, что на территории Европейской России в направлении с запада и северо-запада на восток и юго-восток наблюдается распад центральноевропейской сухолуговой синузии *Centaurea-Pimpinella-Knautia*, сложившейся либо в один из теплоумеренных межстадиалов конца плейстоцена, либо позднее, уже в атлантическое время.

Trifolium medium в “Калужских засеках” изредка и в малом обилии встречается на боровых пустошах, наземноветочниковых и пойменных остепненных лугах. В то же время в Мордовском заповеднике он ни разу не отмечен в луговых сообществах, вместо этого произрастая под пологом осинового молодняка, где господствует вместе с *Carex praecox*.

Stellaria graminea в “Калужских засеках” перестает встречаться на пойменных лугах гигромезофильных типов, однако в Мордовском заповеднике ее ценоспектр сравнительно с таежной зоной не сужается. *Achillea millefolium* в зоне широколиственных лесов в равной мере обилит на суходольных и пойменных лугах, как и *Vicia cracca*. Однако у последнего вида на остепненных лугах “Калужских засек” отмечена узколистная мелкоцветковая форма, хромосомное число которой ($2n = 14$), по литературным данным (Цвелев, 1987), отличается от такового крупноцветковых и более широколистных пойменно-луговых растений ($2n = 28$). *Veronica chamaedrys* избегает пойменных лугов, как, впрочем, и в зоне тайги.

1.3. В подзоне луговых степей в Мордовии и Пензенской обл. ценоотические позиции видов существенно зависят от географического положения и четвертичной истории изучаемых территорий. Самая восточная из них, Кунчеровская лесостепь (КЛС), в период максимального плейстоценового оледенения была свободной ото льда, тогда как остальные участки покрывались ледником (Новикова, 2012; Рунков, Маскайкин, 2017). При этом Левженский степной склон, несмотря на наименьшие высотные отметки (140–186 м над ур. м.), по характеру ценоспектров многих видов тяготеет именно к КЛС, расположенной наиболее высоко (297–317 м над ур. м.), но отличается от участков с промежуточными высотными отметками (200–240 и 260–265 м над ур. м. соответственно для Островцовской лесостепи (ОЛС) и Попереченской степи (ПС)). Причиной может быть общность генезиса флор речных бассейнов (Камелин, 1973; Юрцев, Камелин, 1991), к которым относятся эти участки: ОЛС и ПС находятся в бассейне р. Хопер (приток р. Дон), а Левженский склон и КЛС – в бассейне р. Суры (приток р. Волги; см. рис. 1).

Только степным участкам в бассейне Суры, по данным описаний, присущи пустошно-боровые *Pilosella officinarum* и *Plantago media*. Первый из этих видов на Левженском склоне стопроцентно постоянен в типчаковых степях, но часто встречается также в степях с *Amygdalus nana* и *Bromopsis riparia*. В КЛС он менее обычен, но спорадически встречается во всех типах сообществ кроме экстразональных настоящих степей со *Stipa capillata*

(Новикова, 2010). На западе Пензенской обл. вид более характерен для сосняков на песках (Спрыгин, 1986б); то же наблюдается и северо-восточнее, в сосновых борах Приволжской возвышенности в Ульяновской обл. (Благовещенский, 2005). *Plantago media* отмечен только на Левженском склоне, но в степях всех типов, включая и экстразональные со *Stipa capillata*.

Trifolium medium, по данным описаний, свойствен лишь ПС, где его ранее отмечала и Л.В. Носова (1973). Здесь он обычен в разнотравно-ковыльных степях со *Stipa tirsia* или *S. pennata*, но редок на остепненных лугах с *Calamagrostis epigeios* (Новикова, 2009). Заметим, что *Trifolium medium* характерен и для степных ценофлор других регионов, в частности для горных осочковых (с *Carex humilis*) степей Кавказа (Лавренко, 1940).

Возможно, полученный нами результат отчасти случаен: все три вида обычны по всей Пензенской обл., в том числе на всех заповедных участках (Васюков, Саксонов, 2020). Однако речь в “Конспектах флоры...” может идти и о неостепненных лугах, в случае *Trifolium medium* включая и пойменные (Шенников, 1938). *Plantago media* приводился также И.И. Спрыгиным (1925) как характерный компонент лугово-степной ценофлоры всей бывшей Пензенской губернии.

Stellaria graminea и *Tanacetum vulgare* отсутствуют в описаниях из КЛС и в целом встречаются намного реже сравнительно с пустошными и сухолуговыми описаниями из широколиственно-лесной зоны. Первый из видов постоянен лишь в степях ПС с *Bromopsis riparia*, второй же редок во всех описанных сообществах и в целом не слишком характерен для степи. И *Tanacetum vulgare*, и *Stellaria graminea* ранее приводились в качестве синантропных компонентов лугово-степной ценофлоры (Спрыгин, 1925). Это, однако, не исключает их вхождения в состав иных ценофлор на правах естественных компонентов. Оба вида многократно отмечены на пойменных лугах, как в центральной пойме, так и на остепненных разнотравных лугах высокой поймы, в том числе в долине Суры, а *Tanacetum vulgare* также в борах (Спрыгин, 1986б). Вдобавок применительно к *Stellaria graminea* речь может идти о разных микровидах (Цвелев, 2000; Васюков, Саксонов, 2020; см. ниже).

Видимо, по чистой случайности на Левженском участке не отмечен *Bromopsis inermis*. Появление этого вида в степях и на сухих лугах является характерной чертой подзоны (Лавренко, 1980), лишь отчасти выраженной в зоне широколиственных лесов и совершенно несвойственной тайге, где вид встречается лишь в поймах (см. выше). В бассейне Хопра *B. inermis* формирует характерную ас-

социацию остепненных лугов, в ПС чаще на приводораздельных северных склонах, а в ОЛС – на западных и восточных склонах балок. В качестве сопутствующего (ПП 1–3 %) вид постоянен и в разнотравно-ковыльных степях со *Stipa tirsia* или *S. pennata*, а также в экстразональных степях со *S. capillata* (Новикова, 2004, 2009, 2010, 2012; Новикова и др., 2017). В массиве описаний из КЛС *Bromopsis inermis* отмечен лишь в сообществах последнего типа, но здесь он также доминирует на остепненных лугах в верховьях балок и тем более на пойменных лугах (Новикова, Панькина, 2013). Участие *B. inermis* в покрове луговых степей характерно и для Курской (Лавренко, 1980), Тамбовской, Воронежской (Алехин, 1915, 1924) и Самарской (Саксонов, Сенатор, 2012) областей, а также для Западной Сибири (Лавренко, 1940). В ходе резерватных сукцессий этот вид и в степи со временем становится доминантом (Лавренко, 1980; Новикова, 2012). Помимо произрастания в луговых степях *B. inermis* является одним из доминантов травяного яруса кустарниковых степей и в Пензенской (Спрыгин, 1986а), и в Самарской областях, включая Заволжье (Митрошенкова, 2015), на юг по Волге вплоть до Астраханской обл. (Рожевиц, 1928). Наряду со степной нишей вида сохраняется и пойменно-луговая (Шенников, 1938; Липатова, 1980; Спрыгин, 1986б; Саксонов, Сенатор, 2012).

Все прочие модельные виды отмечены на всех четырех степных участках, хотя и с разной частотой. Так, для всех пензенских участков характерны остепненные луга с господством *Calamagrostis epigeios*. В ПС они обычны на приводораздельных южных склонах, но развиваются и на водоразделах, как в ходе резерватных сукцессий, так и (вне заповедника) при перевыпасе. В ОЛС наземновейниковые луга более типичны для пониженных элементов рельефа. При этом в разнотравно-ковыльной степи *C. epigeios* малообилен и сравнительно редок в обоих степных массивах (Новикова, 2004, 2009, 2012). В КЛС наряду с наземновейниковыми лугами наблюдаются и участки степи с согосподством *C. epigeios*, обычно по краю боров. Кроме того, позиции вида усиливаются в степях со *Stipa pennata* (Новикова, 2010, 2012). В Левженской степи *Calamagrostis epigeios* выступает субдоминантом в степях с господством *Bromopsis riparia*. В Ульяновской обл. В.В. Благовещенский (2005) тоже отмечает вид именно в степях данного типа, хотя рассматривает его в первую очередь как боровой. Впрочем, *Calamagrostis epigeios* нередко доминирует и в сухих сосняках Пензенской обл. (Спрыгин, 1986б), что напоминает об аналогичных лесах Мордовского заповедника.

Agrostis tenuis редка и малообильна в степях и на остепненных лугах бассейна Хопра, но более характерна для присурских участков. На Левженском склоне этот вид наиболее представлен в сообществах разнотравно-типчаковых степей, а в КЛС – в псаммофитных степях со *Stipa anomala*; в обоих случаях вид проявляет себя как эрозифил. В пойме Суры *Agrostis tenuis* отмечен и на мезофильных разнотравных лугах (Спрыгин, 1986б). К степям бассейна Суры тяготеют также *Viscaria vulgaris* (впрочем, в пензенских степях повсеместно редкая и более обычная в борах и по их опушкам (Спрыгин, 1986б)) и *Potentilla argentea*. Последний вид отсутствует в ОЛС и очень редок в ПС, но много чаще встречается в КЛС, особенно в степях с господством *Bromopsis riparia* либо *Calamagrostis epigeios* (Новикова, 2010). В типчаковых степях Левженского склона он становится константным субдоминантом с ПП до 5 %. Типчаковым и береговокостровым степям вид свойствен и в Ульяновской обл. (Благовещенский, 2005). В ценофлоре пензенских степей *Potentilla argentea* тоже считается синантропным видом (Спрыгин, 1925; см. выше), что, однако, не исключает его псаммофильности и тяготения к борам. Иногда вид обилен и на лугах высокой поймы, как, например, на красноовсяницево (с *Festuca rubra*) лугу по р. Мокше в бывшем Нижнеломовском уезде (Спрыгин, 1986б).

В основном для степей Левженского склона характерен и *Vicia cracca*, но он все же изредка встречается и в остальных степных массивах.

В отличие от предыдущих видов *Galium boreale* и *Centaurea scabiosa* s.l. (видимо, *C. apiculata*) редки в сообществах всех типов на присурских степных участках, но гораздо чаще встречаются на хоперских. Первый из этих видов обычен на остепненных береговокостровых и наземновейниковых лугах, в ПС также в степях со *Stipa pennata* (ПП 1–5 %). Второй помимо наземновейниковых лугов (ОЛС), наиболее характерен для степей с *Bromopsis riparia* (ПС; всюду ПП ≤ 1 %). Судя по всему, его распределение по типам степных сообществ независимо от такового *Knautia arvensis* или *Pimpinella saxifraga* s.l. (см. выше).

Преимущественно к хоперским степным участкам тяготеет и *Veronica chamaedrys*, спорадически встречающаяся в большинстве типов луговых степей и остепненных лугов ПС и ОЛС. Однако этот вид постоянен и в типчаковых и береговокостровых степях Левженского склона, будучи редким только в КЛС. Сходным образом распределен по степным участкам и *Knautia arvensis*. Его наибольшее постоянство отмечено для степей со *Stipa tirsia* и *Bromopsis riparia* в пределах ОЛС и для большинства типов степей Левженского склона.

К степям с *Bromopsis riparia* вид тяготеет и в Ульяновской обл.; здесь, однако, вновь отмечено его совместное произрастание с *Pimpinella saxifraga* s.l. и *Centaurea scabiosa* (Благовещенский, 2005). В то же время в Пензенской обл. *Knautia arvensis* обычен на остепненных лугах и даже отмечен на мезофильных пойменных лугах с *Bromopsis inermis* (Спрыгин, 19866).

Наконец, с сопоставимой частотой на всех четырех участках отмечены *Achillea millefolium* и *Pimpinella saxifraga* s.l. Активность первого из этих видов особенно высока: он регулярно встречается в сообществах практически всех типов, притом не только в луговых степях, но и в экстразональных со *Stipa capillata*. Кроме того, он очень обычен на лугах всех типов от остепненных до влажных пойменных (Спрыгин, 19866), что связано с высокой степенью его толерантности к переменности увлажнения (Шенников, 1938; Раменский и др., 1956; Работнов, 1985). *Pimpinella saxifraga* (видимо, *P. nigra*) на Левженском склоне наиболее характерен для типчаковых степей, на всех остальных участках – для береговокостровых, в ОЛС также для разнотравно-ковыльных со *Stipa tirsia* и *S. pennata*. На левобережье Волги *Pimpinella saxifraga* s.str. уже почти полностью замещается *P. nigra* (Саксонов, Сенатор, 2012).

Помимо упомянутых в описаниях луговых степей нами были отмечены и другие полизональные луговые виды, в частности *Leucanthemum vulgare*, *Ranunculus polyanthemos*, *Trifolium pratense* и *Centaurea jacea*. Известно, что на мезофильных лугах лесостепи и в целом степной зоны постоянство и покрытие *Trifolium pratense* существенно выше, нежели на более северных лугах (Шенников, 1938; Спрыгин, 19866). Ценоотические позиции *Leucanthemum vulgare* и *Veronica chamaedrys* изменяются при переходе от северной полосы подзоны луговых степей к южной. Здесь эти виды переходят на северные склоны, что способствует проведению границы между полосами (Алехин, 1915).

Единично в степных описаниях отмечены также *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense* и *Alopecurus pratensis*. Первые два из этих видов в Пензенской обл. господствуют на мезофильных заливных лугах центральной поймы (Спрыгин, 19866; Новикова, Панькина, 2013). В то же время в зоне тайги они чаще доминируют по залежам на суходолах (Разумовская и др., 2012), хотя *Festuca pratensis* приводится в числе доминантов и для крупнозлаковых лугов в пойме Северной Двины. *Alopecurus pratensis* также характерен для пойм северных рек, но и его ценоотические позиции на заливных лугах заметно усиливаются к югу (Шенников, 1938; Липатова, 1980). Вдобавок этот вид не-

когда регулярно встречался в Лотаревской степи (Тамбовская обл.), распаханной еще в первой четверти XX в. Для орловских степей в качестве обычной на водоразделах приводилась *Festuca rubra*, а для Саянской и Холчевской на севере Курской обл. – *Anthoxanthum odoratum* и очень обильная *Briza media*. В южной полосе подзоны, в Стрелецкой степи, последние два вида переходят с плакоров на северные склоны (Алехин, 1924, 1934).

В подзоне настоящих степей многие луговые виды исчезают, а некоторые (*Viscaria vulgaris*, *Veronica chamaedrys*) переходят на северные склоны балок (Алехин, 1934). Однако *Pimpinella saxifraga* s.l., *Knautia arvensis*, *Trifolium pratense*, *Ranunculus polyanthemos*, в Западной Сибири также *Calamagrostis epigeios* и *Bromopsis inermis* s.str. продолжают удерживать свои позиции (Лавренко, 1940; Малышева, Малаховский, 2008). Еще южнее некоторая часть полизональных луговых видов удерживается в поймах, где переменность увлажнения не столь значительна. При этом *Agrostis tenuis*, *Calamagrostis epigeios* и *Achillea millefolium* были отмечены и по высоким берегам Волги в Волгоградской обл. (Г.С. Малышева, личн. сообщ.). Первые два вида в начале XX в. доходили вниз по реке вплоть до дельты (Рожевиц, 1928).

2. Оценка зональных изменений видовых покрытий

Как в зональном ряду от боровых пустошей к степям, так и в аналогичном ряду наземновейниковых лугов у многих модельных видов наблюдаются характерные изменения покрытий. Однако лишь немногим из них соответствуют статистически подтвержденные связи ПП с зональными изменениями теплообеспеченности вегетации, т. е. GDD (табл. 3).

2.1. Наибольшее среднее покрытие в подзоне луговых степей, означающее появление иной – степной – ниши сравнительно с таежной зоной, подтверждено лишь для *Bromopsis inermis* на наземновейниковых лугах, что реконструирует некогда имевшее место расселение этого вида из степной зоны к северу. Наиболее южные популяции *B. inermis* s.l. с узкими листьями, сжатой метелкой и меньшим размером колосков, произрастающие в степных сообществах в подзонах настоящих и сухих степей, описаны как особый вид *B. australis*, более древний, родительский по отношению к *B. inermis* s.str. (Цвелев, Пробатова, 2019). *B. australis* отмечен лишь в самой южной части Пензенской обл., тогда как в луговых степях, в том числе на заповедных участках – уже *B. inermis* (Васюков, Саксонов, 2020). Возможно, луговые степи некогда послужили “пересадочной станци-

Таблица 3

Подтвержденные коэффициенты ранговой корреляции Спирмена r_s между средними проективными покрытиями видов и значениями метеопараметров по географическим пунктам

Confirmed coefficients of Spearman rank correlation r_s between average species cover and climatic parameter values for studied geographical points

Виды / Species	Зональный ряд пустоши-степи / Dry grassland-steppe zonal gradient			Наземновейниковые луга / <i>Calamagrostis epigeios</i> meadows		
	GDD, °C	P, мм/день mm/day	K	GDD, °C	P, мм/день mm/day	K
<i>Bromopsis inermis</i>	-0.74	0.62	-0.62	0.74	0.73	0.68
<i>Agrostis tenuis</i>						
<i>Stellaria holostea</i>						
<i>Knautia arvensis</i>					0.64	
<i>Pilosella officinarum</i>						

Примечание. Значения r_s подтверждены на уровне значимости $\alpha = 0.05$. Обозначения метеопараметров как в табл. 1.

Note. The r_s values are confirmed at the confidence level $\alpha = 0.05$. Climatic parameter designations are like in Table 1.

ей” при переходе этого вида из степей в поймы и его последующем расселении на север, что могут окончательно прояснить молекулярно-таксономические исследования. Сказанному не противоречит современная экспансия *B. inermis* к югу и юго-востоку, обусловленная антропогенно (Цвелев, Пробатова, 2019), которой, в частности, объясняется обычность вида на нарушенных местообитаниях в Самарской обл. (Саксонов, Сенатор, 2012).

Видимо, сходный “степной” максимум ПП свойствен и *Elytrigia repens*, чьи ценоотические позиции наиболее сильны к югу от подзоны луговых степей (Шенников, 1938).

На суходольных лугах северо-запада Европейской России значимые положительные связи покрытий с факторами теплообеспеченности прослеживались также для *Calamagrostis epigeios*, *Plantago lanceolata*, *Artemisia vulgaris* и *Hieracium umbellatum* (Кучеров, 2016a).

2.2. Наибольшее среднее покрытие в таежной зоне в ряду пустоши-степи подтверждается соответствующим значением r_s у *Stellaria graminea* s.l. (на вейниковых лугах различия незначимы). В степных, а отчасти и в лесостепных районах юга Восточной Европы *S. graminea* замещается близкой *S. subulata*, доходящей на север до Курской, Воронежской и Самарской областей (Цвелев, 2000). В Пензенской обл. встречаются оба вида, но в степных сообществах – именно *S. subulata*, находящаяся на северном пределе ареала, т. е. вне оптимальных условий. В то же время *S. graminea* s.str. свойственна мезофильным лугам (Васюков, Саксонов, 2020), где ее позиции все еще сильны (Спрыгин, 19866). Иными словами, наблюдается сужение ценоспектра *S. graminea* s.str. в сторону мезофильных лугов.

Уменьшение ПП к югу без подтверждения его связи с GDD свойственно многим пустошным и луговым видам. Это *Agrostis tenuis*, *Pilosella officinarum*, *Artemisia vulgaris* и *Plantago lanceolata* в ряду от пустошей к степям, *Pimpinella saxifraga* s.l., *Achillea millefolium* и *Centaurea scabiosa* s.l. на наземновейниковых лугах, *Rumex acetosella*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *Plantago media*, *Knautia arvensis*, *Leucanthemum vulgare* в обоих рядах. Применительно к *Pimpinella saxifraga*, *Centaurea scabiosa* и *Knautia arvensis* мы тем самым наблюдаем еще одно проявление распада бореально-луговой синустии, образуемой этими видами.

2.3. Наибольшие средние покрытия в зоне широколиственных лесов выражены у трех видов. Это *Viscaria vulgaris* и *Potentilla argentea* в ряду от пустошей к степям и *Tanacetum vulgare* также на вейниковых лугах. Ценогенетическая интерпретация позиций этих видов различна.

Viscaria vulgaris в зависимости от региона считается суходольно-луговым (Зозулин, 1973) либо южноборовым (Ниценко, 19696) видом. Намного реже упоминается о том, что этот вид можно отнести и к кверцетальным в понимании Ю.Д. Клеопова (1990) в силу связей *V. vulgaris* с центральноевропейскими нагорными дубравами из *Quercus petraea* (Novak, Novak, 2015). Именно боровые сообщества на поздних этапах своего генезиса часто служат рефугиумами кверцетальных видов (Камелин, 1998). Род *Viscaria* Bernh. европейский (его центром разнообразия являются Балканы), а ближайшие родственники *V. vulgaris* – балканско-карпатская горнолуговая *V. atropurpurea* (по данным молекулярной систематики, подвид *V. vulgaris*) и южно-балканская неморально-лесная *V. sartorii*, свой-

ственная лесам из *Castanea sativa* (Иконников, 1987; Frajman et al., 2009). Таким образом, неморальное “тяготение” вида объясняется его происхождением и ценоотическими связями.

Интерпретация неморального оптимума *Potentilla argentea* не столь однозначна, учитывая случаи высоких покрытий вида на лугах Пензенской обл. (Спрыгин, 1986б; см. выше). Этот евроазиатский вид с обширным ареалом (Камелин, 2001) в Европе скорее пустошный, нежели южноборовой (Leuschner, Ellenberg, 2017). Тем не менее нет оснований ожидать его экоценоотический оптимум в зоне тайги, учитывая его требовательность к теплу (балл 6 по шкале теплообеспеченности Элленберга (Ellenberg et al., 1992)). В то же время в подзоне настоящих степей *P. argentea* вытесняется паннонско-северопонтийской *P. canescens*, переходит на вторичные местообитания и становится редкой (Камелин, 2001).

Труднее всего поддается объяснению зональный оптимум *Tanacetum vulgare*. Обширный евразийско-западноамериканский ареал этого вида, взятого *sensu lato* вкуче с сибирско-западноамериканским *T. boreale* (Hultén, Fries, 1986), весьма напоминает перигляциальный ареал *Sanguisorba officinalis* (Nordborg, 1963). Однако если последний вид можно напрямую связать с холодной плейстоценовой лесостепью (Крашенинников, 1939), то *T. vulgare* s.str. – скорее с речными долинами подтайги, учитывая как боровые находки этого вида в Мордовии и Пензенской обл. (Спрыгин, 1986б), так и пойменно-луговые от Верхней Волги до Алтая (Эбель, 2012). *Tanacetum* L. – древнесредиземноморский род с восточносредиземноморско-ирано-туранским центром видового разнообразия. Морфологически близок к *T. vulgare* ($2n = 18$) горнолуговой вид *T. pseudoachillea* с Тянь-Шаня и Памиро-Алая ($2n = ?$), оба вида из типовой секции рода (Цвелев, 1961). Однако, по данным секвенирования хромосомной ДНК (ITS), этот вид отстоит достаточно далеко от *T. vulgare* s.l. Ближе всего к последнему оказались виды из секции *Xanthoglossa* (DC.) Sch. Bip. – ирано-туранские нагорные ксерофиты *T. chiliophyllum* ($2n = 36$) и *T. canescens* и широко распространенный восточноевропейско-западносибирско-северотуранский степной *T. millefolium* (у обоих видов $2n = 18$) (Sonboli et al., 2010; Olanj et al., 2015). Вопрос о происхождении *T. vulgare* еще ждет своего разрешения.

Возрастание ПП в зоне широколиственных лесов в какой-то степени отмечено также у *Silene nutans* и *Pimpinella saxifraga* s.l. в ряду от пустошей к степям, *Plantago lanceolata* на наземновейниковых лугах и *Veronica chamaedrys* в обоих рядах.

2.4. Во всех зональных выделах без выраженных и тем более значимых различий ПП присутствуют *Achillea millefolium* и *Centaurea scabiosa* s.l. в ряду от пустошей к степям, *Calamagrostis epigeios*, *Trifolium medium* и (возможно) *Origanum vulgare* (все же более южный) также на наземновейниковых лугах. На данных ценоотических позициях эти виды и впрямь можно считать полизональными.

3. Изменения видовых покрытий в зависимости от континентальности климата

По результатам корреляционного анализа зависимостей ПП от *K* (см. табл. 3), в качестве субатлантического вида выступает опять-таки *Stellaria graminea* в ряду от пустошей к степям, а в качестве субконтинентального – *Bromopsis inermis* на наземновейниковых лугах. Следует отметить, что для корреляции между *GDD* и *K* величина r_s составляет 0.7–0.8 в зависимости от ряда, т.е. эти климатические факторы сопряжены. Значимые позитивные связи ПП с годовым количеством осадков *P* демонстрируют *Knautia arvensis* в ряду от пустошей к степям, *Agrostis tenuis* и *Pilosella officinarum* на наземновейниковых лугах.

С ценогенетической точки зрения, однако, намного более интересна субконтинентальная природа *Galium boreale*. Она не подтвердилась на уровне значимости $\alpha = 0.05$ для рассматриваемых выборок, но согласуется с оценками распространения этого вида в Центральной Европе (балл 7 по шкале континентальности Элленберга (Ellenberg et al., 1992)).

Galium boreale – вид с широчайшей экологоценоотической амплитудой. На Дальнем Востоке он распространен от сухих степей и южноуссурийских широколиственных лесов до реликтовых криофитных степей и тундростепей Западной Чукотки (наблюдения Б.А. Юрцева и И.Б. Кучерова, 1989 г.; Петелин, 1991), что позволяет сделать вывод о его устойчивости к низким температурам. Одновременно *G. boreale* устойчив к переменности увлажнения, благодаря чему он растет на пойменных лугах, а также способен эффективно отращать от корневищ после степных пожаров (Лавренко, 1950). Это обычный вид в составе разнотравья как восточноевропейских, так и западносибирских луговых степей (Лавренко, 1940, 1980), но его экоценоотический оптимум тяготеет не к степям, а к мезофильным лугам и светлым лесам (Петелин, 1991), как и в целом у видов секции *Platygalia* DC. (Победимова, 1958). По А.А. Ниценко (1969б), это вид пойменно-луговой мезофильной свиты, что подтверждают и данные других авторов (Шенников, 1938; Липатова, 1980; Спрыгин, 1986б).

Разнообразие хлоропластных гаплотипов (trnL-trnF, GAA) у *G. boreale* наиболее велико на юге Сибири, где одновременно выявлены и наименьшие для данного вида хромосомные числа ($2n = 22$, также 66; в Европе 44 и 66). Распространение предкового гаплотипа (A) в пределах всего евроазиатского ареала вида позволяет предположить, что этот ареал сложился еще в доледниковое время. В плейстоцене связь между европейскими и сибирскими популяциями вида через Западную Сибирь прервалась, поскольку распространение другого, эволюционно более молодого гаплотипа (E) ограничено лишь Восточной Сибирью и Дальним Востоком. В голоцене европейские и сибирские популяции эволюционировали уже независимо друг от друга; одновременно вид расселялся с юга на север (Элькорди, 2014).

Анализ данных молекулярно-таксономической реконструкции в сочетании с эколого-ценотическими предпочтениями *G. boreale* позволяет предположительно отнести его к бетулярным видам, проникшим на Восточноевропейскую равнину из Сибири на рубеже плиоцена и плейстоцена в составе ценофлор светлых лесов и связанных с ними лугов (Клеопов, 1990). В пользу принадлежности к бетулярной свите говорят и ценотические позиции вида в подгольцовом поясе гор Среднего Урала, где он обычен как на мезофильных лугах, так и в низкоствольных аконитовых березняках из *Betula pubescens* наряду с другими видами бетулярного ценоэлемента (Баландин, Ладыгин, 2002; наблюдения И.Б. Кучерова 2014 г.).

Теоретически *Galium boreale* мог выжить в одном из перигляциальных рефугиумов. Однако на рассматриваемой территории против этого говорят его редкость в КЛС и тяготение к хоперским степным участкам со стопроцентно миграционным генезисом флоры. Нехарактерен *G. boreale* и для степей Самарской обл. (Саксонов, Сенатор, 2012).

4. Ксерофитизация полизональных луговых мезофитов в степи

При сопоставлении ценотических позиций одних и тех же луговых и пустошных видов в таежной и степной зонах заметно смещение экологических амплитуд и оптимумов многих из них на градиенте почвенного увлажнения. Так, у *Vicia cracca* и *Tanacetum vulgare*, мезофитов влажнолугового увлажнения в зоне тайги, в степной зоне оптимум смещается в область сухолугового увлажнения. В свою очередь, сухолуговые мезофиты *Agrostis tenuis*, *Pimpinella saxifraga* s.l. и *Pilosella officinarum* в луговых степях проявляют себя как ксеромезофиты. Наиболее выражено смещение оптимумов у *Bromopsis*

inermis и *Calamagrostis epigeios*: влажнолуговые мезофиты в таежной зоне, они становятся сухолуговыми мезофитами в зоне широколиственных лесов и ксеромезофитами в луговой степи (см. табл. 2).

Смещение видовых оптимумов по отношению к влажности обусловлено принципиально иным режимом увлажнения в степной зоне в сравнении с тайгой (Алисов, Полтараус, 1974) – не только большей засушливостью в целом, но и большей сезонной переменностью увлажнения (Лавренко, 1940, 1980; Раменский и др., 1956) – и несет адаптивную функцию. У многих луговых растений проявляются и иные адаптации к произрастанию в степи. Для *Stellaria graminea* s.l., *Trifolium pratense*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys* характерна кратковременность вегетации, сдвинутой на начало сезона, когда условия увлажнения еще благоприятны. Длительно вегетирующим видам свойственно более глубокое проникновение корней в почву: до 160 см у *Leucanthemum vulgare*, 200 см у *Bromopsis inermis* и 350 см у *Calamagrostis epigeios* (Носова, 1973). Видам, не проявляющим подобных адаптаций, изначально свойственна повышенная толерантность к переменной влажности, как у *Achillea millefolium* (Работнов, 1985; см. выше).

Ксерофитизацию мезофильных видов возможно описать и в терминах концепции экологической ниши (Hutchinson, 1965). Нетрудно заметить, что при формировании степных адаптаций более северных видов или, напротив, таежно-луговых адаптаций у видов более южных может иметь место не только смещение реализованной ниши в пределах уже имеющейся фундаментальной (как в случае *Galium boreale*), но и изменение последней, т. е. начальный этап формирования нового вида (Носова, 1973). Примером тому служит разграничение *Bromopsis inermis* и *B. australis*, *Stellaria graminea* и *S. subulata*, полиплоидизация пойменно-лугового мезофильного экотипа *Vicia cracca* сравнительно с его исходным (ксерофилизированным) степным экотипом (см. выше) и т. д.

Смещение экологического оптимума вида может быть связано не только с изменениями его адаптивной стратегии, но и с историей его расселения. Таков пример *Bistorta major*, упоминаемого в классической степной литературе в качестве одного из луговых видов в степи. В равнинной средней тайге, особенно в Архангельской и Вологодской областях, этот вид более всего свойствен травяно-сфагновым соснякам и ельникам с ключевым питанием. Здесь он согосподствует в травяном ярусе вместе с *Menyanthes trifoliata*, выступая как явный мезогигрофит. Начиная с южной тайги, *Bistorta major* произрастает и на влажноразнотравных лугах высокой поймы, уже как гигромезофит.

Последняя ниша сохраняется и в зоне широколиственных лесов (Липатова, 1980), тогда как горцово-вахтовые сосняки и ельники здесь уже не встречаются. Наибольшая широта экологической амплитуды *B. major* наблюдается на Среднем Урале, где вид населяет практически все подгольцовые и гольцовые сообщества, включая как гигромезофильные высокотравные луга, так и психромезофильные ценозы березовых криволесий, горных тундр и зарастающих осыпей (Баландин, Ладыгин, 2002; наблюдения И.Б. Кучерова 2014 г.). В мезофильных травяных лиственных (из *Larix sibirica*) редколесьях Приполярного и Полярного Урала обилие близкородственный вид *Bistorta elliptica* (Кучеров, 2019), проникающий и в гипоарктические кустарничково-моховые тундры Ямала (Ребристая, 2013).

Мезофильную нишу *B. major* занимает и в курских и орловских степях (Алехин, 1924, 1934; Лавренко, 1980), расположенных в перигляциале максимума плейстоценового оледенения. В то же время находки вида в тамбовских и пензенских степях, бывших под ледником, приурочены либо к микропонижениям в степи, либо вообще к осиновым “кустам” в понижениях рельефа (Алехин, 1915; Спрыгин, 1925, 1986). Здесь *B. major* вновь выступает как гигромезофит. Впрочем, подобная его ниша свойственна и пониженным (балочным) участкам курской степи (Алехин, 1926) – одновременно с мезофильной, собственно степной.

Судя по всему, в растительном покрове зафиксированы два разных этапа расселения вида. Мезофильная ниша *B. major* в курских степях, вероятно, является перигляциальной, как на это указывает Н.А. Миняев (1966) применительно к *Aconogonon alpinum* и другим евросибирским видам холодной лесостепи (Крашенинников, 1939) в максимуме нижнеплейстоценового оледенения Поволжья. Учитывая крайне холодный и сухой климат, реконструируемый для максимума Валдайского оледенения (Prentice et al., 2000), наблюдаемые результаты второй волны расселения *Bistorta major*, в ходе которой он внедрялся в состав гигромезофильных сообществ, следует датировать уже беллингом (Миняев, 1966) или даже ранним голоценом (Сенатор, 2017).

5. Эколого-исторические свиты луговых видов в степи

Существующие объединения луговых видов в эколого-ценотические (Ниценко, 19696) либо исторические (Зозулин, 1973) свиты не учитывают столь фундаментальной их характеристики, как способ распространения диаспор (Левина, 1957; Müller-Schneider, 1977, 1986; Девятов, 2014) и в це-

лом расселения, что принципиально важно при реконструкции формирования миграционных флор и ценофлор (Кучеров, 2003). С учетом преобладающего способа расселения луговые виды в степи естественным образом группируются в три свиты, которые можно считать одновременно экологическими и историческими.

5.1. Водораздельная свита объединяет виды, расселяющиеся, как это следует из ее названия, в основном по водоразделам без участия водных потоков. В нее входят анемохорные (и одновременно вегетативно подвижные) *Calamagrostis epigeios* и *Pilosella officinarum*, анемобарохор *Centaurea scabiosa* s.l., сюда же отнесем степной экотип автохора *Vicia cracca*.

Первые два вида в северных зональных выделениях относятся к пустошно-боровым. Учитывая древнесредиземноморский аридный генезис секции *Pseudophragmites* Tzvel. (Цвелев, 1965), расселение *Calamagrostis epigeios*, несомненно исходно шло с юга на север, однако оно столь же неразрывно связано с сосновыми борами, в том числе среди степи (Спрыгин, 1986; Благовещенский, 2005). Появление вида в Среднем Поволжье на рубеже плейстоцена и голоцена можно связать с перигляциальной лесостепью верхнего дриаса, в которой уже встречалась и *Pinus sylvestris* (Сенатор, Мороз, 2017), либо с первыми сосняками в нижнем пребореале (Сенатор, 2017). Очень тесна связь *Calamagrostis epigeios* с участками сосняков на современной территории КЛС (Новикова, 2010, 2012), причем искусственное их происхождение не столь принципиально.

Скорее всего, вместе с сосняками появилась и *Pilosella officinarum*, представленная лишь на степных участках в бассейне Суры (см. табл. 2), где средообразующая роль сосняков более выражена, нежели на юге Пензенской обл. Как правило, к разреженным соснякам этот вид приурочен и в Самарской обл. (Саксонов, Senator, 2012). Первичный ареал *P. officinarum*, безусловно, сформировался еще в доледниковое время. Об этом свидетельствуют активные позиции вида на альпийских лугах и пустошах не только в горах Центральной Европы, но и на Кавказе и наличие замещающих видов в горах Атласа (Юксп, 1960). Однако *P. officinarum*, несмотря на холодостойкость, неустойчив к иссушению (балл 3 по шкале континентальности Элленберга (Ellenberg et al., 1992)) и вряд ли мог выжить в перигляциале. Его появление в степи тоже стоит связать с первыми участками сосновых боров.

Centaurea scabiosa s.l. относится к древнесредиземноморскому субаридному (Лавренко, 1980) подроду *Lopholoma* (Cass.) Spach. Генезис подрода

предполагает происхождение лугового *C. scabiosa* s.str. от степного *C. apiculata*, с которым он связан переходными популяциями. Для обоих видов характерно $2n = 20$ (Цвелев, 1963; Черепанов, 1994). Судя по всему, обсуждаемым степным участкам свойствен именно последний вид (см. выше).

5.2. Пойменная свита объединяет многочисленные барохорные, отчасти также автохорные виды, произрастающие не только в луговой степи, но и на заливных лугах. Их расселение в голоцене наиболее вероятно было обусловлено вторичной гидрохорией. Под последней следует понимать распространение диаспор не только с речным, но и с дождевым паводковым стоком, с весенними талыми (в том числе с водоразделов вниз по балкам), а некогда, возможно, и с ледниковыми водами. Именно путем вторичной гидрохории осуществлялось расселение видов на дальние расстояния в позднем плейстоцене и голоцене (Higgins, Richardson, 1999; Cain et al., 2000; Кучеров, 2003). Общеизвестна тесная взаимосвязь пойменно-луговых и степных ценофлор через остепненные луга высокой поймы, особенно в северных колониях степных видов (Флеров, 1910; Смирнов, 1958). Восточноевропейские остепненные луга чаще всего формируются не на карбонатных почвах, как в Центральной Европе (Leuschner, Ellenberg, 2017), а именно в поймах рек (Василевич, 2006), что наблюдается и в “Калужских засеках”, и в Мордовском заповеднике (см. выше).

Виды, отнесенные к пойменной свите, отсутствуют или редки в КЛС, но более обычны в ПС и/или ОЛС (см. табл. 2). Это *Trifolium medium*, *Galium boreale*, *Tanacetum vulgare*, также *Bistorta major* (всего одна регистрация в описаниях ПС, но намного больше в ОЛС), *Sanguisorba officinalis*, *Origanum vulgare*, пойменно-луговой экотип *Vicia cracca*. К пойменной свите относятся и вегетативно подвижные *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*.

Флористические комплексы луговых степей, аналогичные современным, прослеживаются в Поволжье начиная с верхнего бореала (Сенатор, 2017). Как минимум этим, если не предшествующим ему временем стоит датировать и расселение видов пойменной свиты, для многих видов активно продолжающееся до сих пор. Заметим, что за тысячелетия, прошедшие с бореального периода, практически любой барохорный вид имел шансы расселиться на несколько сотен метров от реки вверх по склонам балок даже против градиента силы тяжести. Тем более это справедливо для вегетативно подвижных видов.

5.3. Смешанная пойменно-водораздельная свита включает в себя виды, встречающиеся на всех степных участках, которые могли расселяться как по водоразделам (как барохоры), так и с по-

мощью водных потоков. В составе этой свиты особо выделяется группа видов с южноевропейским горно-луговым или южноевропейско-переднеазиатским горно-лесным генезисом. К первым можно отнести *Achillea millefolium* (Тысячелистники, 1984; Цвелев, 1994), *Pimpinella saxifraga* s.l. (Цвелев, 2001) и *Knautia arvensis* (Бобров, 1978), а также *Viscaria vulgaris* (см. выше), ко вторым – *Veronica chamaedrys* (Еленевский, 1978). Однако близость центров происхождения еще не означает общности центра вторичного расселения в условиях миграционного генезиса послеледниковой флоры, хотя *Viscaria vulgaris*, видимо, действительно можно отнести к карпатским атлантическим мигрантам в понимании Ю.Д. Клеопова (1990). В то же время *Pimpinella nigra*, судя по распространению его гибридов с *P. saxifraga* s.str., расселялся скорее с юга после предшествовавшей редукции северной части его ареала в максимуме Валдайского оледенения (Цвелев, 2001). Наконец, *Veronica chamaedrys* могла расселяться как с востока, так и с юго-востока, учитывая вхождение этого вида в “ядро” ценофлоры западносибирских подтаежных березняков (Зозулин, 1973).

К этой же свите отнесены *Agrostis tenuis*, чьи пути расселения пока неочевидны, а также хотя бы отчасти антропохорные *Stellaria graminea* s.l., *Potentilla argentea* и *Plantago media*.

Эпи- либо синзоохорное расселение, видимо, более свойственно представителям собственно степной, нежели луговой ценофлоры.

ВЫВОДЫ

1. Ценотические позиции полизональных луговых видов выражено меняются при переходе из зоны тайги и далее широколиственных лесов в подзону луговых степей.

2. На эти позиции оказывают влияние факторы теплообеспеченности и континентальности климата, а также приуроченность к тому или иному речному бассейну и иные региональные особенности четвертичной истории.

3. В степной зоне наблюдается ксерофитизация многих видов, мезофильных в зоне тайги, вплоть до обособления отдельных микровидов.

4. В ходе формирования лугово-степных ценофлор в позднем плейстоцене и голоцене анемохорные луговые виды расселялись по водоразделам, барохорные же – благодаря водным потокам либо сочетая оба способа расселения. На набор луговых видов в степи оказывают влияние как пустошно-боровая, так и пойменно-луговая ценофлоры.

Благодарности. Авторы признательны д.б.н. проф. Т.Б. Силаевой (МГУ им. Н.П. Огарева),

д.б.н. А.Л. Эбелю (ТГНИУ), д.б.н. Т.М. Лысенко, к.б.н. Г.С. Малышевой, к.б.н. П.Д. Малаховскому и к.б.н. Н.Н. Носову (БИН РАН) за ценные консультации в процессе подготовки и написания статьи, к.б.н. С.А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН) за техническую помощь при подготовке карты.

Работа И.Б. Кучерова выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, С.А. Сенатора – в рамках государственного задания ГБС РАН по теме № 0111-2019-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Алехин В.В. 1915.** Введение во флору Тамбовской губернии: Ботанический очерк. М. 96 с. [Alekhin V.V. 1915. Introduction to flora of the Tambov Governorate. Moscow. 96 p. (In Russian)]
- Алехин В.В. 1924.** Новые данные по морфологии, экологии и классификация северных степей. *Журнал Русского ботанического общества*. (9):27-40. [Alekhin V.V. 1924. New data on morphology, ecology, and classification of northern steppes. *Zhurnal Russkogo Botanicheskogo Obshchestva* = *J. Rus. Bot. Soc.* 9:27-40. (In Russian)]
- Алехин В.В. 1926.** Растительность Курской губернии. Курск. 122 с. [Alekhin V.V. 1926. Vegetation of the Kursk Governorate. Kursk. 122 p. (In Russian)]
- Алехин В.В. 1934.** Центральноечерноземные степи. Воронеж. 88 с. [Alekhin V.V. 1934. Central Black-Earth Area steppes. Voronezh. 88 p. (In Russian)]
- Алисов Б.П., Полтараус Б.В. 1974.** Климатология. 2-е изд. М. 299 с. [Alisov B.P., Poltarau B.V. 1974. Climatology. 2nd ed. Moscow. 299 p. (In Russian)]
- Баландин С.В., Ладыгин И.В. 2002.** Флора и растительность хребта Басеги (Средний Урал). Пермь. 191 с. [Balandin S.V., Ladygin I.V. 2002. Flora and vegetation of the Basegi Ridge (Middle Urals). Perm. 191 p. (In Russian)]
- Благовещенский В.В. 2005.** Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск. 715 с. [Blagoveshchenskiy V.V. 2005. Vegetation of the Cis-Volga Upland in connection with its history and rational use. Ulyanovsk. 715 p. (In Russian)]
- Бобров Е.Г. 1978.** Род Короставник – *Knautia* L. В: Флора европейской части СССР. Отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. 3:37-39. [Bobrov E.G. 1978. Genus Clod-weed – *Knautia* L. In: An.A. Fyodorov (Ed.) *Flora Partis Europaeae URSS*. Leningrad. 3:37-90. (In Russian)]
- Бородин Н.В., Долматова Л.В., Санаева Л.В., Терешкин И.С. 1987.** Сосудистые растения Мордовского заповедника. В: Флора и фауна заповедников СССР. Под ред. В.Н. Тихомирова. М. 2:1-80. [Borodina N.V., Dolmatova L.V., Sanaeva L.B., Tereshkin I.S. 1987. Vascular plants of Mordovian Nature Reserve. In: V.N. Tikhomirov (Ed.) *Flora and fauna of nature reserves of the USSR*. Moscow. 2:1-80. (In Russian)]
- Василевич В.И. 1995.** Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций. *Бот. журн.* 80(6):28-39. [Vasilevich V.I. 1995. Dominant-floristic approach to definition of vegetation associations. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 80(6):28-39. (In Russian)]
- Василевич В.И. 2006.** Остепненные луга северо-запада Европейской России. *Бот. журн.* 91(6):841-855. [Vasilevich V.I. 2006. Steppe meadows in the North-Western European Russia. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 91(6):841-855. (In Russian)]
- Василевич В.И. 2008.** Боровые пустоши северо-запада Европейской России. *Бот. журн.* 93(10):1556-1564. [Vasilevich V.I. 2008. Dry grassland communities in the North-Western European Russia. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 93(10):1556-1564. (In Russian)]
- Василевич В.И., Бибикина Т.В. 2007.** Полевищевые, гребенниковые и трясунковые луга северо-запада Европейской России. *Бот. журн.* 92(6):840-858. [Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2007. Fine bent grass, dog's-tail grass, and quaking grass meadows in the North-West of European Russia. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 92(6):840-858. (In Russian)]
- Васюков В.М., Саксонов С.В. 2020.** Конспект флоры Пензенской области. Тольятти. 215 с. [Vasyukov V.M., Saksonov S.V. 2020. Conspectus of flora of the Penza Region. Togliatti. 215 p. (In Russian)]
- Девятков А.Г. 2014.** Репродуктивная экология семенных растений. М. 108 с. [Devyatkov A.G. 2014. Reproductive ecology of seed plants. Moscow. 108 p. (In Russian)]
- Еленевский А.Г. 1978.** Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М. 259 с. [Elenevskiy A.G. 1978. Taxonomy and geography of veronicas of the USSR and adjacent countries. Moscow. 259 p. (In Russian)]
- Зозулин Г.М. 1973.** Исторические свиты растительности европейской части СССР. *Бот. журн.* 58(8):1081-1092. [Zozulin G.M. 1973. Historical "suites of vegetation" of the european part of the USSR. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 58(8):1081-1092. (In Russian)]
- Иконников С.С. 1987.** Заметки о семействе Caryophyllaceae, 8. *Новости сист. высш. раст.* 24:79-84. [Ikonnikov S.S. 1987. Notes on family Caryophyllaceae, 8. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rasteniy* = *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. Leningrad. 24:79-84. (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)]
- Камелин Р.В. 1973.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. 356 с. [Kamelin R.V. 1973. Florogenetical analysis of natural flora of montane Middle Asia. Leningrad. 356 p. (In Russian)]
- Камелин Р.В. 1998.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 240 с. [Kamelin R.V. 1998. Materials on history of flora of Asia (Altai Mts. area). Barnaul. 240 p. (In Russian)]
- Камелин Р.В. 2001.** Род Лапчатка – *Potentilla* L. В: Флора Восточной Европы. Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. 10:394-452. [Kamelin R.V. 2001. Genus Cinquefoil – *Potentilla* L. In: N.N. Tzvelev (Ed.) Flora Europae Orientalis. St. Petersburg. 10:394-452. (In Russian)]
- Клеопов Ю.Д. 1990.** Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев. 352 с. [Kleopov Yu.D. 1990. Analysis of broad-leaved forest flora of the European part of the USSR. Kiev. 352 p. (In Russian)]
- Крашенинников И.М. 1939.** Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. *Сов. ботаника*. 6-7:67-99. [Krasheninikov I.M. 1939. Main trends of development of the Southern Ural vegetation in its connection to the palaeogeography of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene. *Sovetskaya Botanika = Soviet Botany*. 6-7:67-99. (In Russian)]
- Кучеров И.Б. 2003.** Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера). *Журн. общ. биологии*. 64(6):479-500. [Kucherov I.B. 2003. Chorological pattern in plant affinity to vegetation of different types and its causes (by the example of North-European forests). *Zhurnal Obshchei Biologii = Journ. General Biology*. 64(6):479-500. (In Russian)]
- Кучеров И.Б. 2016а.** Линейная зависимость состава и обилия видов растений от климатических факторов на суходольных лугах севера и северо-запада Европейской России. *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 10(2):4-32. [Kucherov I.B. 2016a. Linear response of plant composition and abundance to climatic factors in upland meadows of North and North-West of European Russia. *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy = Phytodiversity of Eastern Europe*. 10(2):4-32. (In Russian)]
- Кучеров И.Б. 2016б.** О подразделении типов ареалов полизональных и пюврирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников. *Комаровские чтения*. Владивосток. 64:138-197. [Kucherov I.B. 2016b. On the subdivision of distribution types of multizonal and multiregional species for purposes of the adjoint analysis of vascular, bryophyte, and lichen floras. *Komarovskiye Chteniya = V.L. Komarov Memorial Lectures*. Vladivostok. 64:138-197. (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., Зверев А.А. 2021.** Ценотические позиции бореальных видов растений в сообществах широколиственно-лесной зоны. *Turczaninowia*. 24(3):89-110. DOI: 10.14258/turczaninowia.24.3.8 [Kucherov I.B., Zverev A.A. 2021. Phytocoenotical behaviour of boreal plant species in broadleaved-forest zone communities. *Turczaninowia*. 24(3):89-110. (In Russian)] DOI: 10.14258/turczaninowia.24.3.8
- Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Тихомиров А.А. 2000.** Сосудистые растения заповедника “Кивач” (Аннотированный список видов). В: Флора и фауна заповедников. Под ред. Н.Н. Цвелева, Т.К. Юрковской. М. 64:1-108. [Kucherov I.B., Milevskaya S.N., Tikhomirov A.A. 2000. Vascular plants of the Kivach Nature Reserve: An annotated checklist. In: N.N. Tzvelev, T.K. Yurkovskaya (Eds.) Flora and Fauna of Nature Reserves. Moscow. 64:1-108. (In Russian)]
- Лавренко Е.М. 1940.** Степи СССР. В: Растительность СССР. Отв. ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. 2:1-206. [Lavrenko E.M. 1940. Steppes of the USSR. In: B.K. Shishkin (Ed.) Vegetation of the USSR. Moscow; Leningrad. 2:1-206. (In Russian)]
- Лавренко Е.М. 1950.** Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь). *Бот. журн.* 35(1):77-78. [Lavrenko E.M. 1950. Some observations on fire influence upon the northern-steppe vegetation (Poperechenskaya Steppe). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 35(1):77-78. (In Russian)]
- Лавренко Е.М. 1980.** Степи. В: Растительность европейской части СССР. Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л. 203-270. [Lavrenko E.M. 1980. Steppes. In: S.A. Gribova, T.A. Isachenko, E.M. Lavrenko (Eds.). Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad. 203-270. (In Russian)]
- Лакин Г.Ф. 1990.** Биометрия. 4-е изд. М. 352 с. [Lakin G.F. 1990. Biometrics. 4th ed. Moscow. 352 p. (In Russian)]
- Левина Р.Е. 1957.** Способы распространения плодов и семян. М. 360 с. [Levina R.E. 1957. Modes of fruit and seed dispersal. Moscow. 360 p. (In Russian)]
- Липатова В.В. 1980.** Растительность пойм. В: Растительность европейской части СССР. Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л. 346-372. [Lipatova V.V. 1980. Floodplain vegetation. In: S.A. Gribova, T.A. Isachenko, E.M. Lavrenko (Eds.). Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad. 346-372. (In Russian)]

- Малышева Г.С., Малаховский П.Д. 2008.** Лесостепь Приволжской возвышенности. *Бот. журн.* 93(4):600-610. [Malysheva G.S., Malakhovskii P.D. 2008. Forest-steppe of the Cis-Volga Upland. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 93(4):600-610. (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 flora formation in the North-West of the European part of the USSR from the end of the Pleistocene: Abstract of Diss. Dr. Sci. (Biol.). Leningrad. 38 p. (In Russian)]
- Митрошенкова А.Е. 2015.** Кустарниковые степи Самарского Высокого Заволжья. *Вестн. Оренбургского гос. пед. ун-та.* 13(1):52-63. [Mitroshenkova A.E. 2015. Shrub steppes of Samara Trans-Volga Uplands. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Proceedings of Orenburg State Pedagogical University*. 13(1):52-63. (In Russian)]
- Ниценко А.А. 1969а.** К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР. *Бот. журн.* 54(1):3-13. [Nitsenko A.A. 1969a. On the history of formation of the contemporary types of small-leaved forests in the North-West of the European part of the USSR. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 54(1):3-13. (In Russian)]
- Ниценко А.А. 1969б.** Об изучении экологической структуры растительного покрова. *Бот. журн.* 54(7):1002-1013. [Nitsenko A.A. 1969b. On the studies of ecological structure of the plant cover. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 54(7):1002-1013. (In Russian)]
- Ниценко А.А. 1972.** Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л. 140 с. [Nitsenko A.A. 1972. Typology of small-leaved forests in the European part of the USSR. Leningrad. 140 p. (In Russian)]
- Новикова Л.А. 2004.** Мониторинг травяного компонента "Островцовской лесостепи". *Изв. Самарского научного центра РАН.* 2:294-305. [Novikova L.A. 2004. Monitoring of the herbaceous component of the Ostrovtsovskaya Forest-Steppe. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Samara Research Center, RAS*. 2:294-305. (In Russian)]
- Новикова Л.А. 2009.** Структура и динамика растительности "Попереченской степи". *Изв. Самарского научного центра РАН.* 11(1(4)):622-629. [Novikova L.A. 2009. Structure and dynamics of vegetation of the Poperechenskaya Steppe. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN = Proceedings of Samara Research Center, RAS*. 11(1(4)):622-629. (In Russian)]
- Новикова Л.А. 2010.** Мониторинг растительности "Кунчеровской степи". *Поволжский экологический журн.* 4:351-360. [Novikova L.A. 2010. Monitoring of vegetation of the Kuncherovskaya Forest-Steppe. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal = Cis-Volga Ecological Journal*. 4:351-360. (In Russian)]
- Новикова Л.А. 2012.** Структура и динамика травяной растительности лесостепной зоны на западных склонах Приволжской возвышенности и пути ее оптимизации: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов. 44 с. [Novikova L.A. 2012. Structure and dynamics of herbaceous vegetation of the forest-steppe zone on the western slopes of the Cis-Volga Upland and the ways of its optimization: Abstract of Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saratov. 44 p. (In Russian)]
- Новикова Л.А., Панькина Д.В. 2013.** Характеристика луговой растительности "Кунчеровской лесостепи". *Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Сер. Естественные науки.* 1(1):91-101. [Novikova L.A., Pan'kina D.V. 2013. Characteristics of meadow vegetation of the Kuncherovskaya Forest-Steppe. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Povolzhskii Region. Seriya Estestvennye Nauki = Transactions of High School Institutions. Cis-Volga Region. Ser. Natural Science*. 1(1):91-101. (In Russian)]
- Новикова Л.А., Панькина Д.В., Миронова А.А. 2017.** Сукцессионная динамика среднерусских луговых степей и проблема их сохранения. *Изв. РАН. Сер. Биологическая.* 5:506-510. [Novikova L.A., Pan'kina D.V., Mironova A.A. 2017. Dynamics of Central-Russian meadow steppes and the problem of their preservation. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya = Biology Bulletin*. 44(5):506-510. (In Russian)] DOI: 10.7868/S00023291705006X
- Носова Л.М. 1973.** Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М. 188 с. [Nosova L.M. 1973. Florological-geographical analysis of the northern steppe of the european part of the USSR. Moscow. 188 p. (In Russian)]
- Петелин Д.А. 1991.** Род Подмаренник – *Galium* L. В: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб. 5:214-231. [Petelin D.A. 1991. Genus Bedstraw – *Galium* L. In: S.S. Kharkevich (Ed.) *Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici*. St. Petersburg. 5:214-231. (In Russian)]
- Победимова Е.Г. 1958.** Род Подмаренник – *Galium* L. В: Флора СССР. Отв. ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. 23:287-382. [Pobedimova E.G. 1958. Genus Bedstraw – *Galium* L. In: B.K. Shishkin (Ed.) *Flora URSS*. Moscow; Leningrad. 23:287-382. (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)]
- Разумовская А.В., Кучеров И.Б., Пучнина Л.В. 2012.** Сосудистые растения национального парка "Кенозерский" (Аннотированный список видов). Северодвинск. 162 с. [Razumovskaya A.V., Kucherov I.B., Puchnina L.V. 2012. Vascular plants of the Kenozero National Park (An annotated checklist). Severodvinsk. 162 p. (In Russian)]

- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с. [Ramensky L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. 1956. Ecological evaluation of foraging sites by their vegetation cover. Moscow. 472 p. (In Russian)]
- Ребристая О.В. 2013.** Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. 312 с. [Rebristaya O.V. 2013. Flora of Yamal Peninsula: current state and history of formation. St. Petersburg. 312 p. (In Russian)]
- Рожевиц Р.Ю. 1928.** Gramineae. В: Флора юго-востока европейской части СССР. Отв. вед. Б.А. Федченко. Л. 2:75-256. [Rozhevits R.Yu. 1928. Gramineae. In: B.A. Fedchenko (Ed.) Flora Austro-orientis Partis Europensis URSS. Leningrad. 2:75-256. (In Russian)]
- Рунков С.И., Маскайкин В.Н. 2017.** Палеогеография эпох похолоданий на территории Мордовии в плейстоцене. *Современные проблемы территориального развития*. 3:1-17. [Runkov S.I., Maskaikin V.N. 2017. Palaeogeography in the eras of the cold on the territory of Mordovia in the Pleistocene. *Sovremennye Problemy Territorial'nogo Razvitiya* = *Current Problems of Territorial Development*. 3:1-17. (In Russian)]
- Саксонов С.В., Сенатор С.А. 2012.** Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Тольятти. 511 с. [Saksonov S.V., Senator S.A. 2012. Guide to flora of Samara Region (1851–2011). Toliatti. 511 p. (In Russian)]
- Сенатор С.А. 2017.** Растительный покров Среднего Поволжья в голоцене. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 26(2):74-82. [Senator S.A. 2017. Vegetation cover of the Middle Volga Region in the Holocene. *Samarskaya Luka: Problemy Regional'noi i Global'noi Ekologii* = *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*. 26(2):74-82. (In Russian)]
- Сенатор С.А., Моров В.П. 2017.** Географические условия и развитие растительного покрова Среднего Поволжья и прилегающих территорий в плейстоцене. *Изв. Самарского научного центра РАН*. 19(2):62-74. [Senator S.A., Morov V.P. 2017. Geographical conditions and evolution of vegetation cover of the Middle Volga Region in the Pleistocene. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN* = *Proceedings of Samara Research Center, RAS*. 19(2):62-74. (In Russian)]
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). 2010.** Отв. ред. Т.Б. Силаева. Саранск. 352 с. [Silayeva T.B. (Ed.) 2010. Vascular plants of Republic of Mordovia (The compendium of flora). Saransk. 352 p. (In Russian)]
- Смирнов П.А. 1958.** Флора Приокско-Террасного государственного заповедника. *Труды Приокско-Террасного государственного заповедника*. М. 2:1-248. [Smirnov P.A. 1958. Flora of the Cis-Oka-Terrace State Nature Reserve. *Trudy Prioksko-Terrasnogo Gosudarstvennogo Zapovednika* = *Proceedings of the Cis-Oka-Terrace State Nature Reserve*. Moscow. 2:1-248. (In Russian)]
- Спрыгин И.И. 1925.** Из области Пензенской лесостепи. Ч. 1. Травяные степи Пензенской губернии. В: Труды по изучению заповедников. М. 4:1-242. [Sprygin I.I. 1925. From the Penza forest-steppe area. Pt. 1. Meadow steppes of Penza Governorate. In: *Studies in nature reserves*. Moscow. 4:1-242. (In Russian)]
- Спрыгин И.И. 1986а.** Из области Пензенской лесостепи. Ч. 2. Кустарниковая степь. В: И.И. Спрыгин. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья. М. 194-241. [Sprygin I.I. 1986a. From the Penza forest-steppe area. Pt. 2. Shrub steppe. In: I.I. Sprygin. Materials for vegetation studies in Central Cis-Volga area. Moscow. 194-241. (In Russian)]
- Спрыгин И.И. 1986б.** Растительный покров Пензенской губернии. В: И.И. Спрыгин. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья. М. 22-193. [Sprygin I.I. 1986b. Plant cover of the Penza Governorate. In: I.I. Sprygin. Materials for vegetation studies in Central Cis-Volga area. Moscow. 22-193. (In Russian)]
- Терешкин И.С., Терешкина Л.В. 2006.** Растительность Мордовского заповедника. Последовательные ряды сукцессий. *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича*. 7:186-287. [Tereshkin I.S., Tereshkina L.V. 2006. Vegetation of the Mordovian Nature Reserve. Succession sequences. *Trudy Mordovskogo Gosudarstvennogo Zapovednika imeni P.G. Smidovicha* = *Proceedings of the P.G. Smidovich Mordovian State Nature Reserve*. 7:186-287. (In Russian)]
- Толмачев А.И. 1974.** Введение в географию растений. Л. 244 с. [Tolmachev A.I. 1974. Introduction to plant geography. Leningrad. 244 p. (In Russian)]
- Тысячелистники. 1984.** Отв. ред. К.М. Сытник. Киев. 272 с. [K.M. Sytnik (Ed.) 1984. Milfoils. Kiev. 272 p. (In Russian)]
- Флеров А.Ф. 1910.** Окская флора. Ч. I–III. *Тр. Петерб. Бот. сада*. 27:1-788. [Flerov A.F. 1910. Flora Okensis. Pars I–III. *Acta Horti Petropolitani*. 27:1-788. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 1961.** Род Пижма – *Tanacetum* L. emend. Tzvel. В: Флора СССР. Отв. ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. 26:317-359. [Tzvel N.N. 1961. Genus Tansy – *Tanacetum* L. emend. Tzvel. In: B.K. Shishkin (Ed.) Flora URSS. Moscow; Leningrad. 26:317-359. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 1963.** Род Василек – *Centaurea* L., подрод *Lopholoma* (Cass.) Dobrocz. В: Флора СССР. Отв. ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. 28:493-512. [Tzvel N.N. 1963. Genus Knapweed – *Centaurea* L., subgenus

- Lopholoma* (Cass.) Dobrocz. In: B.K. Shishkin (Ed.) Flora URSS. Moscow; Leningrad. 28:493-512. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 1965.** К систематике рода вейник (*Calamagrostis* Adans.) в СССР. *Новости сист. высш. раст.* 2:5-50. [Tzvelev N.N. 1965. On the taxonomy of the genus Woodreed (*Calamagrostis* Adans.) in the USSR. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rastenij = Novitates Systematicae Plantares Vascularium*. 2:5-50. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 1987.** Род Горошек, вика – *Vicia* L. В: Флора европейской части СССР. Отв. ред. А.А. Федоров. Л. 6:127-147. [Tzvelev N.N. 1987. Genus Vetch – *Vicia* L. In: A.A. Fyodorov (Ed.) Flora Partis Europaeae URSS. Leningrad, 6:127-147. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 1994.** Род Тысячелистник – *Achillea* L. В: Флора европейской части СССР. Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. 7:117-127. [Tzvelev N.N. 1994. Genus Milfoil – *Achillea* L. In: N.N. Tzvelev (Ed.) Flora Partis Europaeae URSS. St. Petersburg. 7:117-127. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 2000.** О роде Звездчатка (*Stellaria* L., Caryophyllaceae) в Восточной Европе. *Бюл. МОИП. Отделение биологии*. 105(1):69-72. [Tzvelev N.N. 2000. On the genus Starwort (*Stellaria* L., Caryophyllaceae) in Eastern Europe. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdeleniye Biologii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Sect. Biol.* 105(1):69-72. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н. 2001.** О роде *Pimpinella* (Apiaceae) в Восточной Европе. *Новости сист. высш. раст.* 33:190-200. [Tzvelev N.N. 2001. On the genus *Pimpinella* (Apiaceae) in Eastern Europe. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rastenij = Novitates Systematicae Plantares Vascularium*. 33:190-200. (In Russian)]
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019.** Злаки России. М. 646 с. [Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. Grasses of Russia. Moscow. 646 p. (In Russian)]
- Черепанов С.К. 1994.** Род Василек – *Centaurea* L. В: Флора европейской части СССР. Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. 7:260-288. [Cherepanov S.K. 1994. Genus Knapweed – *Centaurea* L. In: N.N. Tzvelev (Ed.) Flora Partis Europaeae URSS. St. Petersburg. 7:260-288. (In Russian)]
- Шенников А.П. 1938.** Луговая растительность СССР. В: Растительность СССР. Отв. ред. Ю.Д. Цинзерлинг. М.; Л. 1:429-647. [Shennikov A.P. 1938. Meadow vegetation of the USSR. In: Yu.D. Zinserling (Ed.) Vegetation of the USSR. Moscow; Leningrad. 1:429-647. (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)]
- Шовкун М.М., Яницкая Т.М. 1999.** Сосудистые растения заповедника “Калужские засеки” (Аннотированный список видов). В: Флора и фауна заповедников. Под ред. И.А. Губанова. М. 77:1-52. [Shovkun M.M., Yanitskaya T.M. 1999. Vascular plants of the Kalyzhskiy Zaseki Nature Reserve (An annotated checklist). In: I.A. Gubanov (Ed.) Flora and fauna of nature reserves. Moscow. 77:1-52. (In Russian)]
- Эбель А.Л. 2012.** Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово. 568 с. [Ebel A.L. 2012. Conspectus of flora of the north-western part of the Altai-Sayan Province. Kemerovo. 568 p. (In Russian)]
- Элькордин А.А. 2014.** Биосистематика секции *Platygalium* рода *Galium* (Rubiaceae) в Восточной Европе и Северной Азии: Автореф. дис. канд. ... биол. наук. М. 22 с. [Elkordi A.A. 2014. Biosystematics of *Galium* sect. *Platygalium* (Rubiaceae) in Eastern Europe and Northern Asia: Abstract of Diss. Cand. Sci. (Biol.) Moscow. 22 p. (In Russian)]
- Юксий А.А. 1960.** Род Ястребинка – *Hieracium* L. Подсекция *Pilosella* Juxip. В: Флора СССР. Отв. ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. 30:692-698. [Üksip A.A. 1960. Genus Hawkweed – *Hieracium* L. Subsection *Pilosella* Juxip. In: B.K. Shishkin (Ed.) Flora URSS. Moscow; Leningrad. 30:692-698. (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)]
- Cain M.L., Milligan B.G., Strand A.E. 2000.** Long-distance seed dispersal in plant populations. *Amer. J. Bot.* 87(9):1217-1227.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. 1992.** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobot.* 18:1-258. (In German)
- Frajman B., Heidari N., Oxelman B. 2009.** Phylogenetic relationships of *Atocion* and *Viscaria* (Sileneae, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast, nuclear ribosomal, and low-copy gene DNA sequences. *Taxon.* 58(3):811-824.
- Gils H. van, Keyzers E. 1978.** Staudengesellschaften mit *Geranium sanguineum* und *Trifolium medium* in der (sub)montanen Stufe des Walliser Rhönetales (Schweiz). *Folia Geobot. Phytotax.* 13(4):351-369. (In German)
- Higgins S.I., Richardson D.M. 1999.** Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *Amer. Natur.* 153:464-475.
- Hultén E., Fries M. 1986.** Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 v. Königstein. 1172 p.
- Hundt R., Vevle O. 1990.** Soziologische, ökologische und pflanzengeographische Aspekte der *Centaurea scabiosa* – *Knautia arvensis*-Wiese in Telemark (Süd norwegen) aus der Sicht der mitteleuropäischen Wiesenvegetation. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants.* 184:187-196. (In German)
- Hutchinson G.E. 1965.** The ecological theater and the evolutionary play. New Haven. 178 p.
- Leuschner C., Ellenberg H. 2017.** Vegetation ecology of Central Europe. V. II: Ecology of Central European

- non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. *Cham.* 1093 p.
- Meusel H., Jäger E., Weinert R. 1965.** Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena. Bd 1. 258 s. 1978. Bd 2. 419 s. 1992. Bd 3. 333 s. (In German)
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Yu.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016.** Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.* 19(Suppl. 1):3-264. DOI 10.1111/avsc.12257
- Müller-Schneider P. 1977.** Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2 Aufl. Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stift. Rübel in Zürich. 61:1-226. (In German)
- Müller-Schneider P. 1986.** Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stift. Rübel in Zürich. 85:1-263. (In German)
- NASA prediction of worldwide energy resources. 2018.** URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> [last accessed on 15.11.2021].
- Nordborg G. 1963.** Studies in *Sanguisorba officinalis* L. *Bot. Notis.* 116(2):267-288.
- Novak A., Novak S. 2015.** *Viscaria vulgaris-Quercetum petraeae* Stöcker (1965) in the Opawskie Mts (Eastern Sudetes). *Acta Mus. Siles. Sci. Natur.* 64: 155-161.
- Olanj N., Garnatje T., Sonboli A., Vallès J., Garcia S. 2015.** The striking and unexpected cytogenetic diversity of genus *Tanacetum* L. (Asteraceae): a cytometric and fluorescent *in situ* hybridization study of Iranian taxa. *BMC Plant Biology.* 15:174-189. DOI 10.1186/s12870-015-0564-8
- Prentice I.C., Jolly D., BIOME 6000 participants. 2000.** Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *J. Biogeogr.* 27(3):507-519.
- Sonboli A., Kazempour Osaloo S., Mozaffarian V., Naderi K., Larti M. 2010.** *Tanacetum zahlbruckneri* (Compositae-Anthemideae), an enigmatic record from Iran and its phylogenetic position. *Rostaniha.* 11(2):175-181.
- Tukhanen S. 1980.** Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 67:1-105.

PHYTOCOENOTIC BEHAVIOUR OF MULTIZONAL MEADOW PLANT SPECIES IN MEADOW STEPPES

Ilya B. Kucherov^{1,*}, Lyubov A. Novikova², Stepan A. Senator^{3,*}

¹V.L. Komarov Botanical Institute RAS,
St. Petersburg, Russia; atragene@mail.ru, IKucherov@binran.ru

²Penza State University,
Penza, Russia; la_novikova@mail.ru

³N.V. Tsitsin Central Botanical Garden RAS,
Moscow, Russia; stsenator@yandex.ru

As follows from the analysis of relevés collected in the 13 key areas in European Russia (see Table 1, Fig. 1), phytocoenotic behavior of many multizonal meadow species of vascular plants changes notably when passing from the boreal- and then the nemoral-forest zones to the subzone of meadow steppes. The constancy and cover of the 17 model species, distributed along the latitudinal zones and subzones and then the dry grassland, meadow, and steppe vegetation types (see Table 2), is influenced by warmth supply and climate continentality factors together with those of location within a particular river basin and regional specifics of the Quaternary history. Zonal trends of cover changes for *Stellaria graminea* and *Bromopsis inermis* in the series from dry boreal grasslands to steppes or from northern to southern *Calamagrostis epigeios*-dominated meadows, respectively, are proved by the Spearman rank correlations between the mean cover and the growing degree-days above 10 °C or the Konrad continentality index (see Table 3). Xerophytization of many species, mesic in the boreal-forest zone, is observed under the steppe conditions, the process which often results in the separation of new micro-species. The anemochorous meadow plants were subject to dispersal mainly along the watersheds but the barochors were dispersed mainly by water flow or in both ways in the course of the formation of meadow-steppe coenofloras in the Late Pleistocene and the Holocene. Both redwood-dry-grassland and floodplain-meadow coenofloras influence the steppe set of meadow species, and the latter can be grouped into the three ecological-historical "corteges" of vegetation, namely the watershed, the floodplain, and the combined ones.

Keywords: multizonal species, meadows, dry grasslands, meadow steppes, latitudinal zonation, European Russia.

For citation: Kucherov I.B., Novikova L.A., Senator S.A. 2022. Phytocoenotic behaviour of multizonal meadow plant species in meadow steppes. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia.* 15(1): 35-58. DOI 10.15372/RMAR20220103

Acknowledgements. *The authors are grateful to Prof. Dr. T.B. Silayeva (N.P. Ogarev Mordovian State Univ.), Dr. A.L. Ebel (National Research Tomsk State Univ.), Dr. T.M. Lysenko, Dr. G.S. Malysheva, Dr. P.D. Malakhovskii, and Dr. N.N. Nosov (Komarov Botanical Inst. RAS) for their valuable comments in the process of preparing and writing this article, also to Dr. S.A. Kutenkov (Inst. Biology, Karelian Research Centre RAS) for his technical help in the map preparation.*

The work of I. Kuchеров and S.A. Senator has been carried out in accordance with the current official planning tasks of the Komarov Botanical Institute RAS, project 121032500047-1, and the Tsitsin Central Botanical Garden RAS, project 0111-2019-0001, respectively.

ORCID ID

I.B. Kuchеров 0000-0002-4827-4575

L.A. Novikova 0000-0001-5983-8586

S.A. Senator 0000-0003-1932-2475

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 10.08.2021

Принята к публикации / Accepted for publication 10.01.2022