

Виды сосудистых растений близ северо-западных пределов распространения в центральном секторе европейской тайги

Vascular plants species of near the northwestern limits of distribution in the central sector of the European taiga

Леонова Н. Б., Кадетов Н. Г., Горяинова И. Н.

Leonova N. B., Kadetov N. G., Goryainova I. N.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: nbleonova2@gmail.com
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. Рассмотрены состав и особенности распространения видов сосудистых растений на северо-западной периферии их ареалов в центральном секторе европейской тайги на примере Устьянского района Архангельской области (подзона средней тайги). На основе большого объема полевых материалов и литературных данных в составе флоры изученной территории выявлено 7 видов растений, большая часть ареала которых расположена в азиатской части страны. Среди этих видов два таежных древесных вида (*Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb.), бореальные лиана *Atragene sibirica* L. и кустарник *Lonicera caerulea* L., а также представители сибирского высокогорья: *Crepis sibirica* L., *Cacalia hastata* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm. Анализ ценотической приуроченности видов показал, что эти виды приурочены, главным образом, к лесным сообществам, а представители высокогорья, кроме того, распространены в пойменных кустарниковых и луговых ценозах. Пихта сибирская произрастает в еловых и производных от них сообществах на наиболее благоприятных по питанию и увлажнению почвах моренно-эрозийной равнины. Лиственница сибирская встречается в более широком спектре лесных сообществ в разных ландшафтных условиях. Однако все изученные виды на границе ареала показывают менее широкий спектр местообитаний, невысокую активность и малую сопряженность между собой по сравнению с основной частью их ареала. Два вида растений (*Abies sibirica*, *Pleurospermum uralense*) включены в Красную книгу Архангельской области в список бионадзора.

Ключевые слова. Активность видов, бореальные виды растений, границы ареалов, сибирское высокогорье, ценотическая приуроченность.

Summary. The composition and features of the distribution of vascular plant species on the northwestern periphery of their ranges in the central sector of the European taiga are considered using the example of the Ustyansky district of the Arkhangelsk region (middle taiga subzone). Based on a large volume of field materials and literature data, the seven plant species were revealed in the flora of the studied area, while the main part of their ranges are located in the Asian part of the country. Among these species are two taiga tree species (*Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb.), boreal liana *Atragene sibirica* L. and shrub *Lonicera caerulea* L., as well as representatives of the Siberian high herbs: *Crepis sibirica* L., *Cacalia hastata* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm. An analysis of the coenotic spectra has showed that these species are confined mainly to the forest communities, while representatives of high herbs are also confined to floodplain shrub and meadow communities. Siberian fir grows in spruce and derived communities on the soils of the moraine-erosional plain, which are most favorable in nutrition and moisture. Siberian larch is found in a wider range of forest communities in different landscape conditions. However, all the studied species at the border of the range show a less spectrum of habitats, low activity, and low conjugation in comparison with the main part of their range. Two plant species (*Abies sibirica* and *Pleurospermum uralense*) are included into the Red Data Book of the Arkhangelsk Region in the bio-surveillance list.

Key words. Boreal plant species, coenotic confinement, range boundaries, Siberian high herbs, species activity.

Введение. Границы ареалов определяются совместным действием климатических, эдафических и биотических факторов, однако обычно какой-либо из этих факторов выступает ведущим. Изучение

особенностей распространения вида близ границ ареала, наблюдения над динамикой его популяций во времени дают необходимый материал для выявления лимитирующих факторов. Такие исследования позволяют прогнозировать возможные изменения ареалов (расширение или сужение), в частности, в связи с предполагаемыми изменениями климата. Подобные исследования особенно важны для оценки биоразнообразия района и разработки мер по охране видов с целью предотвращения антропогенного сокращения ареалов, определения возможностей хозяйственного использования видов (пищевых, лекарственных, охотничье-промысловых и других). Изучение особенностей распространения вида в разных частях ареала позволяет также установить структуру ареала, восстановить историю его возникновения и расселения.

Согласно известным работам отечественных флористов (Толмачев, 1974; Парфенов, 1998) на периферии ареала часто сужается спектр местообитаний вида, поскольку в сравнении с аборигенными видами, лучше приспособленными к местному климату, он конкурентоспособен только в оптимальных для себя экологических условиях. Известны случаи, когда местообитания вида на периферии и в центральной части ареала резко различаются, что часто приводит к изменению индикационных связей (Мяло и др., 1980). Для некоторых видов растений сокращается также ценотический спектр, т.е. набор типов сообществ, в которых он встречается. Может изменяться и ценотическая роль вида (с позиций доминанта он может переходить на второстепенные позиции), часто снижается его жизнеспособность. В тех случаях, когда вид неспособен конкурировать с местными видами в естественных сообществах, он часто поселяется на участках с ослабленной конкурентной борьбой, в частности, на нарушенных местообитаниях (Freunstadt, 1983; Тетерюк и др., 2001; Евстигнеев, 2005; Тищенко, Королук, 2014).

Целью исследования является выявление видов сосудистых растений, находящихся вблизи северо-западных границ ареалов в центральном секторе средней тайги Архангельской области, и анализ особенностей их распространения: оценка активности этих видов, их роли в растительном покрове, экологические и ценотические амплитуды в сравнении с таковыми в центральных частях ареалов.

Материалы и методы исследования. Территория исследования расположена в средней тайге на юге Архангельской области, в междуречье Ваги и Северной Двины. В рамках исследований на двух ключевых территориях были сопоставлены данные для контрастных ландшафтов: 1) сильно расчлененной структурной моренно-эрозионной равнины, сложенной пермскими мергелями, перекрытыми маломощным чехлом озерно-ледниковых и моренных отложений; 2) речных долин Кокшеньги и Устья, сложенных мощными аллювиальными и озерно-ледниковыми отложениями преимущественно легкого механического состава (Хорошев, 2005). Разнообразие экологических условий обеспечивает возможность существования здесь относительно богатой и разнообразной по эколого-ценотическим характеристикам флоры. В ландшафте моренно-эрозионной суглинистой равнины, подстилаемой карбонатными породами, выделяются междуречья разной степени дренированности и их склоны, занятые еловыми (*Picea abies* (L.) Н. Karst., *P. × fennica* (Regel) Kom., сосновыми (*Pinus sylvestris* L.) и мелколиственными (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.) моховыми, кустарничковыми, мелкотравными, кисличными (*Oxalis acetosella* L.), папоротниковыми, широколиственными лесами, а по плоским поверхностям – верховыми кустарничково-сфагновыми болотами; имеются также ложбины с еловыми и мелколиственными широколиственными и влажнотравными лесами; долины малых рек с преобладанием луговых и кустарничковых сообществ. Наиболее дренированные участки с относительно богатыми почвами большей частью распаханы, хорошо развита овражная сеть.

В ландшафтах речных долин Кокшеньги и Устья сочетаются поймы с преобладанием луговой растительности и песчаные террасы с сосновыми и еловыми типично бореальными лесами и верховыми болотами, тыловые части террас с мелколиственными влажнотравными или широколиственными лесами, поймы малых рек с высокотравными влажными лугами или лесами (Хорошев, 2005).

Флористические и геоботанические исследования, проводимые с 1992 г., охватывают практически все экотопы территории. Мониторинговые исследования ведутся ежегодно на двух ключевых участках – в окр. дер. Заячерицкий Погост (ландшафт моренно-эрозионной равнины) и в окр. дер. Чадрома (ландшафт долины р. Устья). Фрагментарные флористические исследования проводились на территории Устьянского р-на в окр. дер. Митинской (Устьянский биологический заказник), дер. Матвеевской (долина р. Кокшеньги), дер. Петраково (долина р. Устья), дер. Фомин Починок (пойма р. Верюги и примыкающие территории), а также в Вельском р-не в окр. дер. Пасьва (долина р. Ваги) и других локациях. Полевыми исследованиями были охвачены практически все характерные экотопы территории: в анализе использовано более 800 геоботанических описаний пробных площадей в лесных, луговых, болотных сообществах, а также на вырубках разного возраста. Для составления полного

списка флоры использованы кроме полных геоботанических описаний данные рекогносцировочных маршрутов, охватывающих западную часть Устьянского р-на Архангельской области в междуречье Устья и Кокшеньги. В целом, исследования позволили выявить 547 видов сосудистых растений (Флора и фауна ..., 2003; с дополнениями).

Положение границ ареалов установлено по литературным источникам (Флора северо-востока европейской части СССР, 1974–1977; Шмидт, 2005) и электронным ресурсам (Den virtuella floran. URL: <http://linnaeus.nrm.se>). Некоторые исследованные виды включены в Красную книгу Архангельской области (2020) или рекомендованы для охраны (Шмидт, 2005).

Для оценки ценотической приуроченности изученных видов использовались разработанные на основе собранных за эти годы полевых материалов доминантная и эколого-флористическая классификации растительных сообществ (Мяло и др., 2008). Сведения об экологических и ценотических характеристиках видов в других частях ареалов были получены из литературных источников.

Под активностью видов, согласно Б. А. Юрцеву (1968), понимается мера преуспевания вида на данной территории. Критериями активности вида служат широта эколого-ценотической амплитуды, определяемой по доле экотопов, освоенных видом, постоянство и обилие вида в характерных для вида экотопах, также оценивают постоянство вида в ценофлорах (Юрцев, 1968; Дидух, 1982 и др.). В основу оценки роли вида в растительном покрове территории в исследовании положены число синтаксонов эколого-флористической классификации растительности, где вид встречается (то есть широта его эколого-ценотической амплитуды), и число синтаксонов, где вид обладает высоким постоянством (III–V классы постоянства), что, по-видимому, соответствует области его ценотического оптимума. Обилие видов учитывалось в геоботанических описаниях по шкале Друде. Латинские названия растений приведены по П. Ф. Маевскому (2014).

Результаты исследований и их обсуждение. В растительном покрове территории выявлено семь видов, находящихся у северо-западных границ своих ареалов (табл. 1). Среди них есть древесные виды: пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.); лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.); а также лиана – княжик сибирский (*Atragene sibirica* L.); кустарник – жимолость голубая (*Lonicera caerulea* L.); представители сибирского высокогорья: скерда сибирская (*Crepis sibirica* L.); недоселка копьевидная (*Cacalia hastata* L.); реброплодник уральский (*Pleurospermum uralense* Hoffm.). Пихта сибирская и реброплодник уральский включены в Приложение к Красной книге Архангельской области (2020) – «Перечень таксонов и популяций Архангельской области, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и рекомендуемых для бионадзора».

Таблица 1

Виды сосудистых растений у северо-западных границ ареалов

Виды растений	Ландшафт, местообитания	ЭЦГ*	Статус охраны***	
			существующий	предлагаемый
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	МЭР*: лесные	Br	П1 ККАО	ККАО (3)
<i>Atragene sibirica</i> L.	МЭР, РД, лесные	Br	нет	П1 ККАО
<i>Cacalia hastata</i> L.	МЭР: пойменные, лесные	Hh	нет	
<i>Crepis sibirica</i> L.	МЭР, РД, лесные	Hh	нет	
<i>Larix sibirica</i> Ledeb. (<i>L. archangelica</i> Laws.)	МЭР, РД лесные	Br	нет	П1 ККАО
<i>Lonicera caerulea</i> L.	МЭР, РД лесные	Br	нет	
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.	МЭР, РД лесные и пойменные	Hh	П1 ККАО	ККАО (3)

Примечания: * ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Br – бореальная; Hh – высокогорья (по: Ценофонд лесов Европейской России. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html>).

** МЭР – ландшафт моренно-эрозионной равнины, РД – ландшафт крупных речных долин.

*** П1 ККАО – включение в Приложение к Красной книге Архангельской области (Перечень таксонов...), ККАО (3) – включение в Красную книгу Архангельской области с указанием категории.

Кроме того, ещё шесть видов расположены вблизи периферии ареала, но не собственно близ северо-западной его границы: живокость высокая (*Delphinium elatum* L.), борец северный (*Aconitum septentrionale* Koelle), спирея средняя (*Spiraea media* Fr. Schmidt), копеечник альпийский (*Hedysarum*

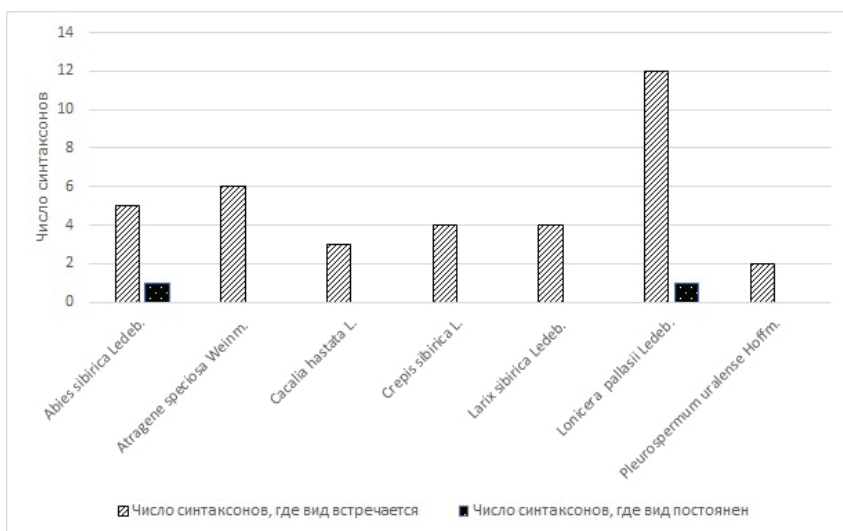


Рис. Встречаемость исследуемых видов растений на территории в синтаксонах эколого-флористической классификации.

ляется всего две группы – 4 бореальных вида (древесные и кустарниковые) и 3 вида высокотравья.

Активность видов была оценена на основе анализа частоты их встречаемости в синтаксонах эколого-флористической классификации. Разработанная ранее классификация растительности на эколого-флористических принципах включает 11 безранговых единиц лесных сообществ: 8 из них относятся к классу бореальных лесов – *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939, 3 – к классу неморальных лесов *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. 1937, а также 11 групп луговых сообществ, относящихся к классам *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970, *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943, *Nardo-Collunetea* Prsg. 1949, 3 группы болот классов *Phragmiti-Magno-Caricetea* Klika in Klika et Novak 1941; *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* Tx. 1931 и *Oxycocco-Sphagnetetea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946; 2 группы вырубок класса *Epilobietea angustifolii* R. Tx. et Prsg. in R. Tx. 1950 (Мяло и др., 2008; Леонова, Горяинова, 2019).

Как видно из рисунка, все изученные виды встречаются менее, чем в половине синтаксонов классификации (от 1 до 11 из 24 синтаксонов), при этом с высоким постоянством (выше III класса) были встречены лишь два: пихта сибирская и жимолость голубая. Согласно делению на классы активности (Юрцев, 1968) виды у северо-западных границ ареалов относятся к среднеактивным (пихта сибирская, жимолость голубая), малоактивным (лиственница сибирская, княжик сибирский, недоселка копьевидная, скерда сибирская) и не активным (реброплодник уральский).

Анализ эколого-ценотической приуроченности по типам лесных сообществ на основе доминантной классификации показал наиболее широкий спектр местообитаний для лиственницы сибирской (табл. 2) от сосновых кустарничково-зеленомошных типов до опушечно-луговых (нарушенные леса на месте бывших сельскохозяйственных угодий в ландшафте моренно-эрозионной равнины). В Устьянском р-не лиственница произрастает в составе сосновых кустарничковых зеленомошных и долгомошных лесов на песчаных террасах р. Кокшеньги. В возобновлении представлены как лиственница, так и ель, что позволяет предположить возможную смену этих лесов в дальнейшем ельниками. Обычно хорошо развит моховой покров (покрытие 60–100 %). На наиболее богатых почвах в составе древостоя появляется ель, в кустарниковом ярусе – малина (*Rubus idaeus* L.), в травяно-кустарничковом – папоротники, кислица. На террасах р. Устья лиственница присутствует в составе еловых, сосново-еловых и березово-еловых лесов кустарничковых зеленомошных и сфагновых. Единично встречается лиственница и в ландшафте моренно-эрозионной равнины, где возможно распространилась из бывших посадок. Здесь она входит в состав разреженных сосняков травяных с преобладанием луговых или лугово-лесных видов.

Распространение лиственницы сибирской на севере Европейской России во многом ограничено конкуренцией с елью. Поэтому она лучше сохраняется на местообитаниях, неблагоприятных для ели, в частности из-за недостатка влаги. Часто она произрастает совместно с сосной, к которой близка по экологическим требованиям. Леса из лиственницы приурочены к территориям с неглубоко залегающими

alpinum L.), свидина белая (*Cornus alba* L.), лагук татарский (*Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey.). В анализе не включён и вейник тупочешуйный (*Calamagrostis obtusata* Trin.) по причине недостаточного числа геоботанических описаний, однако этот весьма редкий не только в районе исследований, но и в целом в области (Шмидт, 2005; и др.); вид, несомненно, заслуживает пристального внимания в перспективе и, вероятно, подлежит взятию под охрану.

Рассмотренные виды встречаются чаще всего в лесных сообществах обоих ландшафтов, реже в пойменных кустарниковых и луговых ценозах (табл. 1). По принадлежности к эколого-ценотическим группам выделяется

карстующимися породами или к речным долинам (Дылис 1940; Сабуров, 1972; Непомилуева, Дурягина, 1990; Рысин, 2010; Кучеров, 2019). В бассейне Печоры и предгорьях Тиманского кряжа распространены лиственничники травяные и кустарничково-разнотравные, лиственница здесь участвует в разных типах сосновых и еловых лесов. На Пинежско-Кулойском плато описаны лиственничники кустарничковые зеленомошные, травяно-кустарничковые, разнотравные на участках интенсивного развития карста.

Таблица 2

Ценотическая приуроченность пихты сибирской, лиственницы сибирской и княжика сибирского в средней тайге Европейской России

Группы типов леса	сосновые и березово-сосновые	еловые и сосново-еловые	березово-еловые и елово-осиновые
кустарничковые зеленомошные	<i>Larix sibirica</i>	<i>Larix sibirica</i> <i>Abies sibirica</i> , <i>Atragene sibirica</i>	<i>Larix sibirica</i> <i>Abies sibirica</i> <i>Atragene sibirica</i>
кислично-папоротниковые зеленомошные		<i>Abies sibirica</i>	
зеленомошно-долгомошные	<i>Larix sibirica</i>	<i>Abies sibirica</i>	
долгомошно-сфагновые	<i>Larix sibirica</i>		
хвощово-кисличные и кисличные	<i>Larix sibirica</i>	<i>Atragene sibirica</i>	<i>Atragene sibirica</i>
опушечно-луговые	<i>Larix sibirica</i>		

Таким образом, условия произрастания лиственницы в исследуемом районе заметно отличаются от более северных и восточных территорий. В то же время в южных районах, по рекам Ветлуге, Унже лиственница произрастает в сходных местообитаниях (Куприянов, 1974; данные авторов).

Пихта сибирская произрастает в наиболее благоприятных экотопах по условиям увлажнения и плодородия почв. В пределах изученной территории имеется массив пихтово-еловых черничных (*Vaccinium myrtillus* L.) и чернично-брусничных (*Vaccinium vitis-idaea* L.) зеленомошных, зеленомошно-долгомошных и кислично-папоротниковых зеленомошных лесов, расположенный к востоку от дер. Митинской на территории Устьянского заказника. Для этих лесов характерно присутствие осины, преобладание бореальных видов в травяно-кустарничковом ярусе и хорошо развитый моховой покров (покрытие 30–70 %). На некоторых участках присутствуют немногочисленные неморальные виды: жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), воронец колосистый (*Actaea spicata* L.), бор развесистый (*Milium effusum* L.), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea* L.). Пихта достаточно хорошо возобновляется как под пологом леса, так и на вырубке. Повторные обследования на вырубке показали, что на первых этапах возобновляется в основном осина, но позднее (на 10–11 летней вырубке) присутствует хорошо развитый подрост пихты высотой от 1,5 до 6 м. Кроме того, пихта отмечена в еловых лесах на севере Устьянского р-на, на территории с неглубоким залеганием карбонатных пород вблизи р. Верюги. Здесь были описаны еловые, березово-еловые и елово-березовые леса с пихтой в возобновлении, в травяно-кустарничковом ярусе которых разнообразны неморальные виды (чина весенняя *Lathyrus vernus* (L.) Bernh, вороний глаз *Paris quadrifolia* L., звездчатка жестколистная, бор развесистый), присутствуют и некоторые сибирские виды (борец северный, княжик сибирский).

На основной части ареала пихта сибирская гораздо заметнее в растительном покрове (Рысин и др., 2012). В Западной Сибири пихта – один из основных лесообразователей темнохвойных лесов, сосредоточенных на приподнятых хорошо дренированных частях междуречий и на высоких речных террасах (Растительный покров ..., 1985). На европейском северо-востоке – в бассейне р. Печоры пихта произрастает на хорошо дренированных суглинистых и дерново-карбонатных почвах междуречий и в поймах, чаще всего совместно с елью. В наиболее благоприятных условиях она доминирует, образуя пихтарники черничные, кисличные, папоротниковые, крупнотравные, влажнотравные. Пихта участвует также в разных типах ельников, фитоценотическая амплитуда ее здесь весьма широка (Самбук, 1932; Корчагин, 1940). Таким образом, с востока на запад на сравнительно небольшой территории понижается роль пихты в растительном покрове, сужается ее ценотическая амплитуда. На окраине ареала она уже не занимает оптимальных для себя пойменных местообитаний, что можно рассматривать как проявление конкурентной слабости по сравнению с елью (Kadetov, 2018).

В районе исследований достаточно часто распространен княжик сибирский – как на моренно-эрозионной равнине, так и в ландшафтах речных долин. Ценотический ареал его охватывает еловые и елово-березовые зеленомошные и осиново-березовые снытьевые (*Aegopodium podagraria* L.) леса, причем он чаще встречается в ельниках (табл. 2). Восточнее, в Западной Сибири, княжик сибирский произрастает в южно-таежных сосновых и пихтово-еловых, южнотаежных и подтаежных осиново-березовых лесах (Растительный покров ..., 1985). В бассейне Печоры он указан в составе боров зеленомошных, лиственничников травяных и кустарничковых зеленомошных, различных типов ельников и пихтарников, в березняках и черемушниках (*Padus avium* Mill.). В средней и южной тайге Республики Коми он распространен преимущественно в мелколиственных лесах, чаще всего в осинниках (Дегтева и др., 2001). В другой краевой части ареала – на севере Нижегородской области – в различных типах пойменных лесов (данные авторов).

Менее активны представители сибирского высокотравья (скерда сибирская, недоспелка копьевидная и реброплодник уральский), характерные для черневых лесов Южной Сибири и положительно сопряженные с пихтой в основной части ареала (Ермаков, 2003).

В исследованном районе виды сибирского высокотравья распространены преимущественно на моренно-эрозионной равнине (табл. 1). Скерда сибирская встречается в елово-березовых, елово-осиновых, березово-осиновых и ольховых (*Alnus incana* (L.) Moench) лесах на выровненных поверхностях и пологих склонах междуречий, реже в ложбинах и оврагах. Недоспелка копьевидная также чаще произрастает в припойменных лесах, обычно в поймах малых рек, была встречена и на сыром таволгово-вейниковом лугу (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth). Реброплодник уральский встречен на лугах: на высокотравном лугу в ложбине, разнотравно-овсяницево-полевищевом (*Festuca pratensis* Huds., *Agrostis tenuis* Sibth.) на высоком берегу р. Устья, на вырубке в районе р. Верюги, в ольшанике влажнотравном в пойме малой реки Межницы (табл. 3).

Таблица 3

Ценотическая приуроченность видов сибирского высокотравья в средней тайге Европейской России

Группы типов леса	Еловые	Березово-еловые и елово-осиновые	Березово-осиновые	Березово-ольховые
Брусничные, черничные и мелко-котравные зеленомошные		<i>Crepis sibirica</i>		
Хвощово-кисличные и кисличные	<i>Cacalia hastata</i>	<i>Crepis sibirica</i>		
Широкотравные, снытьевые		<i>Crepis sibirica</i> <i>Cacalia hastata</i>	<i>Crepis sibirica</i> <i>Cacalia hastata</i>	<i>Crepis sibirica</i>
Таволговые, снытьево-таволговые				<i>Cacalia hastata</i> <i>Pleurospermum uralense</i>

В Западной Сибири эти виды распространены в подтаежных сосновых и осиново-березовых лесах, недоспелка и скерда встречаются и в южнотаежных пихтово-еловых лесах, и на пойменных лугах. Реброплодник рассматривается как характерный вид сосново-березовых лесов Южной Сибири (Ермаков и др., 1991). В подтайге Новосибирской области описаны крупнотравные лесные луга с высоким постоянством скерды сибирской, в которых участвует и реброплодник уральский, и заболоченные осоково-вейниковые луга с участием недоспелки копьевидной (Дымина, 1986). Реброплодник отмечен также и на лесных лугах Южного Урала (Аткин, Аткина, 1986). На северо-востоке европейской тайги, в бассейне Печоры, скерда сибирская встречается в лиственничниках травяных, пихтовых и еловых травяных и влажнотравных, березняках вейниковых, ивняках лисохвостовых (*Alopecurus pratense* L.), черемушниках таволговых и кустарниковых зарослях, на пойменных лугах, недоспелка – в еловых и пихтовых папоротниковых, травяных и влажнотравных, в березняках и ивняках. Реброплодник распространен в лиственничниках черничных и брусничных зеленомошных, пихтово-еловых папоротниковых, березняках вейниковых, на пойменных лугах лисохвостово-разнотравных, полевищевых-щучково-разнотравных (*Deschampsia cespitosa*) и щучково-разнотравных. Однако их постоянство во всех лесных формациях невелико (Дегтева и др., 2001). На севере Нижегородской области недоспелка также приурочена к пойменным лесам (данные авторов).

Интересно, что, несмотря на частично перекрывающиеся ценоотические амплитуды, названные виды очень редко встречаются на одной пробной площади, также редко они произрастают с сибирскими древесными породами – пихтой и лиственницей. Так, скерда сибирская в одном сообществе с пихтой встретилась два раза: в березово-еловых кустяничных (*Rubus saxatilis*) лесах с участием пихты, в одном из них присутствовал и княжик сибирский. Оба указанных сообщества были описаны в северной части Устьянского р-на. Таким образом, виды сибирского высокотравья не обнаруживают положительную сопряженность на северо-западной окраине ареалов в отличие от неморальных видов, которые обычно обитают совместно в наземном покрове лесных сообществ на наиболее плодородных почвах, формируя типы широколиственных еловых, елово-березовых и других лесов в краевой северной части своих ареалов (Емельянова и др., 2014).

Заключение. Проведенное исследование выявило семь видов сосудистых растений, произрастающих близ северо-западных границ их ареалов в пределах центрального сектора европейской тайги, в Устьянском р-не Архангельской области.

Среди этих видов присутствуют представители разных жизненных форм – два древесных вида, один кустарник, одна лиана и три многолетних травянистых растения. По эколого-ценоотической принадлежности виды фанерофиты относятся к бореальным видам, травянистые – к группе высокотравья.

Анализ ценоотической приуроченности видов показал, что они встречаются в основном в лесных сообществах, причем пихта сибирская приурочена к еловым и производным от них сообществам с кустарничково-зеленомошным, кислично-папоротниковым и широколиственным покровом на наиболее благоприятных по питанию и увлажнению почвах моренно-эрозионной равнины. Лиственница сибирская встречается в более широком спектре лесных сообществ в разных ландшафтных условиях. Три вида сибирского высокотравья встречаются в лесных сообществах на наиболее богатых почвах, либо в луговых и кустарниковых сообществах пойм крупных и малых рек.

Для всех изученных видов выявлена невысокая активность в растительном покрове. Пихта сибирская и жимолость голубая относятся к группе среднеактивных видов, остальные – малоактивные и неактивные. Сравнение ценоотической амплитуды изученных видов с их распространением в основной части ареала показало значительное сужение спектра осваиваемых ими сообществ.

Хозяйственное освоение территории, рубка леса и распашка негативно сказываются на существовании данных видов, связанных в своем распространении в основном с ненарушенными природными комплексами – лесными и пойменными. Для сохранения данных видов, вносящих вклад в биоразнообразие растительного покрова средней тайги центрального сектора Европейской тайги, необходимо расширение мер охраны. В частности, имеющиеся материалы позволяют рекомендовать пихту и реброплодник уральский к включению в Красную книгу Архангельской области с категорией 3 – редкий вид, а лиственницу и княжик сибирский – в Приложение к Красной книге «Перечень таксонов и популяций Архангельской области, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и рекомендуемых для бионадзора».

Благодарности. Исследование выполнено в рамках темы госзадания «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

ЛИТЕРАТУРА

- Аткин А. С., Аткина Л. И. Структура и продуктивность лесных лугов. – Новосибирск: Наука, 1986 – 128 с.
- Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценоотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. – СПб.: Наука, 2001. – 269 с.
- Дидух Я. П. Проблемы активности видов растений // Бот. журн., 1982. – Т. 67, № 7. – С. 925–935.
- Дылис Н. В. Типы лиственничных лесов Южного Тимана // Труды БИН АН СССР, Геоботаника, 1940. – Вып. 4. – С. 339–371.
- Дымина Г. Д. Крупнотравные лесные луга западных предгорий Салаира / Классификация растительности СССР с использованием флористических критериев. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – С. 79–93.
- Евстигнеев О. Н. Бузульник сибирский в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. – Трубчевск, 2005. – С. 48–50.
- Емельянова Л. Г., Горяинова И. Н., Леонова Н. Б. Виды растений и животных южного происхождения в междуречье Ваги и Северной Двины // Вестник САФУ. Серия Естественные науки, 2014 – № 2. – С. 12–22.
- Ермаков Н. Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Континентальные бореальные леса. Классификация и ординация. – Новосибирск: Наука, 2003. – 232 с.

- Ермаков Н. Б., Королюк А. Ю., Лащинская Н. Н.** Флористическая классификация мезофильных травяных лесов Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1991. – 96 с.
- Корчагин А. А.** Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского зап.-ка, 1940. – Вып. 2. – С. 5–412.
- Красная книга Архангельской области* – Архангельск: Сев. (Арктич.) федер. ун-т, 2020. – 490 с.
- Куприянов Н. В.** Типы сосново-лиственничных лесов Горьковского Поволжья // Лиственница. Сборник научных трудов. – Красноярск, 1974. – Т. 5. – С. 34–45.
- Кучеров И. Б.** Ценолитическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. – СПб.: Марафон, 2019. – 568 с.
- Маевский П. Ф.** Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. – 635 с.
- Мяло Е. Г., Горяинова И. Н., Варна Н. П., Мельникова Н. И.** Структура ареалов растений широкого географического распространения (на примере пырея ползучего и тростника обыкновенного) // Экология фитоценозов и их динамика. – М.: МФГО, 1980. – С. 12–25.
- Мяло Е. Г., Горяинова И. Н., Леонова Н. Б.** Закономерности эколого-географической дифференциации био-разнообразия в ландшафтах средней тайги Европейской России // Биогеография в Московском университете. – М.: ГЕОС, 2008. – С. 36–52.
- Леонова Н. Б., Горяинова И. Н.** Постоянство и эколого-ценотическая амплитуда видов растений среднетаежного района в междуречьях Устья и Кокшеньги / Флора и растительность в меняющемся мире: проблемы изучения, сохранения и рационального использования. – Минск, 2019. – С. 92–97.
- Непомилуева Н. И., Дурагина Д. А.** Пространственная и временная изменчивость темнохвойных лесов южного Тимана // Тр. Коми фил. АН СССР, 1985. – № 72. – С. 5–18.
- Парфенов В. И.** Адаптации видов растений на границах равнинных ареалов умеренной зоны // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. – СПб., 1998. – С. 99–106.
- Растительный покров Западно-Сибирской равнины* / Отв. ред. В. В. Воробьев, А. В. Белов. – Новосибирск: Наука, 1985. – 251 с.
- Рысин Л. П.** Лиственничные леса России. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. – 343 с.
- Рысин Л. П., Манько Ю. И., Бебия С. М.** Пихтовые леса России. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. – 197 с.
- Сабуров Д. Н.** Леса Пинеги. – Л.: Наука, 1972. – 173 с.
- Самбук Ф. В.** Печорские леса // Тр. Ботанич. Музея АН СССР, 1932. – Вып. 24. – С. 63–245.
- Тетерюк О. Н., Данилова О. В., Головкин Т. К.** Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной окраине ареала // Экология, 2001. – № 3 – С. 209–215.
- Тищенко М. П., Королюк А. Ю.** Эколого-ценотические позиции молинии голубой *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Poaeseae* на восточной границе ареала // Экология, 2014. – № 4. – С. 313–316.
- Толмачев А. И.** Введение в географию растений – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974 – 244 с.
- Флора и фауна средней тайги Архангельской области (междуречье Устья и Кокшеньги)*. – М.: Географический факультет МГУ, 2003 – 70 с.
- Флора Северо-Востока европейской части СССР* – Л., 1974. – Т. 1. – 274 с.; Л., 1976а. – Т. 2. – 316 с.; Л., 1976б. – Т. 3. – 293 с.; Л., 1977. – Т. 4. – 311 с.
- Хорошев А. В.** Ландшафтная структура бассейна р. Заячь (Важско-Северодвинское междуречье, Архангельская область). – М.: МГУ, 2005. – 155 с. – Деп. ВИНТИ 27.09.2005 N 1253-B2005.
- Ценофонд лесов европейской России*. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html> (Accessed 20.07.2021).
- Шмидт В. М.** Флора Архангельской области. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2005. – 345 с.
- Юрцев Б. А.** Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. – Л.: Наука, 1968. – 235 с.
- Den virtuella floran*. URL: <http://linnaeus.nrm.se/flora/> (Accessed 23.06.2021).
- Freunstadt E.** Role of black alder (*Alnus glutinosa*) in vegetation dynamics in West Norway // Nordij. Bot., 1983. – No 3. – P. 393–410.
- Kadetov N. G.** Fir-spruce and lime-fir-spruce forests of Vyatka-Kama biome // BIO Web of Conferences, 2018. – Vol. 11. – P. 1–4.