

УДК 581.5+581.9+502.75

СТРУКТУРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ФЛОРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ КАК ОТРАЖЕНИЕ ТЕНДЕНЦИЙ ЕЕ РАЗВИТИЯ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРА ТЕПЛА

Т.Е. Теплякова

Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности
Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: tteplyakova@gmail.com

Статья поступила в редакцию 20.12.2017; принята к печати 26.03.2018

Этой статьей продолжена серия публикаций автора (Биосфера. 2012;4:27-68, 177-205, 397-426) с анализом экологической структуры флоры Северо-Запада Восточной Европы (СЗВЕ). Фактор тепла определяет эволюционное развитие флоры, которое выражается, прежде всего, в выработке растениями определенных жизненных форм (ЖФ). В этой связи рассмотрены особенности спектра жизненных форм региональной флоры, сформировавшиеся под его прессом, неоднократно изменявшим силу и направленность действия на территории СЗВЕ последние 20 тысяч лет. Структура спектра ЖФ флоры СЗВЕ в целом и структуры спектров ЖФ отдельных комплексов имеют свои специфические черты, обусловленные не только современным уровнем теплообеспеченности, но и относительно недавней (не более 20 тысяч лет) историей формирования наземных экосистем региона. Флора СЗВЕ, несмотря на явное численное господство зональных лесных комплексов (бореального и умеренного) в ее структуре видов, значительно обеднена фанерофитами по сравнению с биомом «лес умеренно холодной зоны» и, особенно, с биомом «лес умеренно теплой зоны». Эта особенность региональной флоры обусловлена как относительной молодостью природных экосистем и ее миграционным характером, так и формированием в условиях недостаточного теплообеспечения. Структуры спектров ЖФ отдельных флористических комплексов в той или иной степени соответствуют спектрам ЖФ биомов, в которых совокупности представляющих их видов имеют свой температурный оптимум.

Ключевые слова: Северо-Запад Восточной Европы, жизненные формы, фактор тепла, флора, биом.

THE STRUCTURE OF LIFE FORMS OF FLORA OF THE NORTHWEST OF EASTERN EUROPE AS A REFLECTION OF THE IMPACT OF TEMPERATURE ON THE DEVELOPMENT OF FLORA

T.Ye. Teplyakova

Saint-Petersburg Center of Environmental Safety Research, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

E-mail: tteplyakova@gmail.com

The present papers is a sequel of the series of publications (Biosfera. 2012;4:27-68, 111-205, 397-476) where the ecological structure of flora of the northwest of Eastern Europe (NWEU) is analyzed. Temperature is a factor of the evolutionary development of flora, mainly its life forms (LF). Therefore, the features of LF spectrum of NWEU flora are considered as they have been molded under the pressure of changes in temperature, which were many times redirected and otherwise modified over the last twenty thousand years in NWEU. The structure of LF spectrum of the whole NWEU flora and of its definite complexes have specific features formed by not only the present temperature conditions but also by the relatively recent (within 20 000 years before present) history of formation of the terrestrial ecosystems of NWEU. Despite the overt predominance of the boreal and temperate sylvan complexes in NWEU, the structure of species spectrum of NWEU flora is markedly depleted in phanerophytes in comparison with the biomes "forests of moderately cool zones" and, especially, "forests of moderately warm zones". This feature is caused by the relative juvenility of NWEU ecosystems and their migratory origin, as well as by the deficit of heat supply. The structures of LF spectra of defined floristic complexes more or less correspond to LF spectra of respective biomes where the sets of their constituent species have their specific temperature optimums.

Keywords: Northwest of Eastern Europe, life forms, temperature factor, flora, biome.

ВВЕДЕНИЕ

В естественных природных регионах, имеющих единые пространственно-временные закономерности их развития под воздействием определенных параметров экологических факторов (как естественных, так и антропогенных), формируется естественная флора как система популяций слагающих ее видов, а не просто «видовой состав растений» какой-либо территории [24]. Флора Северо-Запада Восточной Европы (СЗВЕ) – это флора области бывшего поздневалдайского ледниковья. Она включает все лесные районы СЗВЕ от беломорского побережья на севере до Валдайской возвышенности на юге [1, 11]. Наземные экосистемы этой территории формировались в диапазоне от менее 20 тысяч лет (на юго-восточных окраинах) до около 10 тысяч лет на северо-западных рубежах региона. В этой связи была предпринята попытка анализа экологической структуры современной флоры региона под воздействием основных экологических факторов. Результаты представлены в серии уже опубликованных статей [15–19]; представляемая работа является ее логическим продолжением.

Наиболее существенным для растений высоких широт является фактор тепла [15], воздействие которого выражается, прежде всего, в выработке растениями определенных жизненных форм (ЖФ). В плиоцене в северной половине Го-

ларктики господствовали лесные теплолюбивые флоры с большим или меньшим участием тропических элементов. В плейстоцене под влиянием общего похолодания климата [2, 14] они трансформировались в более холодостойкие флоры арктического, бореального и умеренного типов [3, 7, 8]. Под воздействием климатических факторов эволюционировали и ЖФ сосудистых растений, приспосабливаясь ко все более холодному климату с отчетливой годичной сменой двух периодов – благоприятного и неблагоприятного для вегетации. При недостатке того или иного ресурса растения формируют определенные способы переживания неблагоприятного периода, образуя почки возобновления. На этих особенностях растений, сформированных под воздействием важнейшего для растений фактора – фактора тепла [5, 15], построил систему жизненных форм Х. Раункиер (Ch. Raunkier) [25]. В этой системе (табл. 1) – а она базируется на топографии имеющихся в неблагоприятный сезон почек возобновления – с гениальной простотой все многообразие жизненных форм сосудистых растений сведено к ограниченному числу макротипов. Подчеркнем, что *эта система отчетливо, но без излишней детализации* отражает эволюционные тенденции региональной флоры в поле действия фактора зонального тепла, поэтому она и была выбрана для анализа структуры ЖФ флоры СЗВЕ.

Табл. 1

Топография почек возобновления как основа для выделения жизненных форм сосудистых растений в системе Раункиера

Жизненные формы сосудистых растений		Расположение почек возобновления в неблагоприятный сезон
Фанерофиты	Мезофанерофиты	Подняты в воздухе на 8–30 м
	Микрофанерофиты	Подняты в воздухе на 2–8 м
	Нанофанерофиты	Подняты в воздухе на 0,25–2 м
Хамефиты		Около поверхности почвы ниже 0,25 м
Гемикриптофиты		На поверхности почвы под защитой самой почвы и сухих отмерших частей растений
Криптофиты	Геофиты	Погружены в почву
	Гелофиты	Погружены в ил на дне водоема
	Гидрофиты	На дне водоема
Терофиты		Переживают неблагоприятное время в виде семян

1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ

Необходимо сказать несколько слов о содержании ряда важных понятий, которые используются автором в этой работе.

Прежде всего, растительный покров Земного шара, представляемый как *соответствующая оболочка Земли*, можно разделить на три иерархических уровня [9].

Нижний уровень – *биоценотический* – в иерархической системе растительного покрова образует растительность – сообщества растений, развивающиеся и существующие во всем разнообразии условий природной среды, в том числе и измененных в той или иной степени человеком. Формирование и существование фитоценозов в значительной степени отражает современные условия окружающей среды.

Наивысший уровень – *экосистемный* (биомный) – представляет собой совокупность формаций (высших единиц в классификации растительности) с господством определенной жизненной формы. В своем наивысшем проявлении этот уровень демонстрирует наиболее выраженное соответствие растительного покрова (формации в климаксом состоянии) планетарным закономерностям в структурной организации биосферы.

Средний уровень в этой иерархии – *биотический* – принадлежит флоре (составной части биоты в целом) как совокупности видов, образованных системами популяций (вплоть до ценопопуляции – совокупности особей вида в пределах конкретного фитоценоза). При этом *только флора на территории не меньшей, чем площадь, занимаемая конкретной флорой* (в смысле А.И. Толмачева [20]), может принадлежать этому уровню и быть репрезентативной, то есть иметь достаточную информативность на биотическом уровне. Флора по своей сути имеет двойственную природу: не только эволюционно-биологическую, но и географическую; в этой связи к ее изучению возможно применить географический подход [9]. А.А. Григорьев [6] сформулировал *правило географического оптимума, согласно которому оптимальные условия существования вида присутствуют в центре географического распространения*. На этом основании все виды региональной флоры СЗВЕ – 1583 вида – были разбиты [15–18] на *флористические комплексы на основании приуроченности географических оптимумов их ареалов к природным зонам и подзонам Северного полушария с их различными температурными режимами* (табл. 2). Названия флористические комплексы получили по названиям соот-

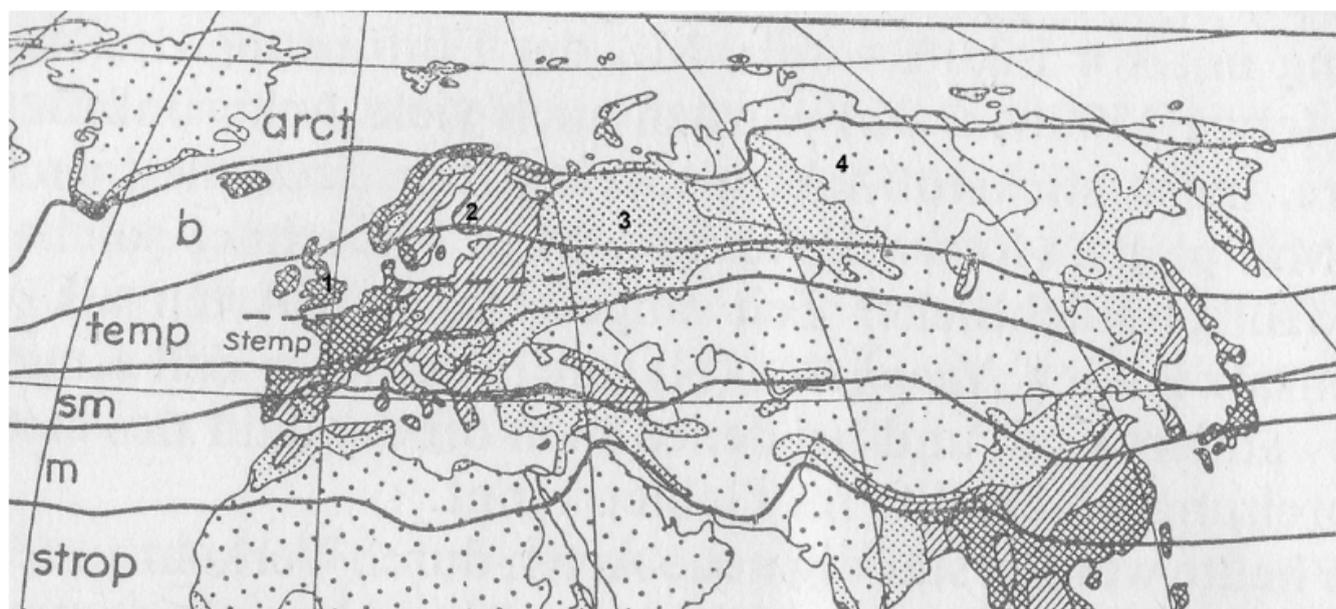


Рис. 1. Термоклиматическое подразделение Евразии как основа для классификации ареалов растений [26, S. 18, Abb. 18/1, фрагмент]. ШИРОТНЫЕ ОБЛАСТИ: **arct** – арктическая (тундровая); **b** – бореальная (таежная); **temp** – умеренная (подтаежная вместе с неморальной); в ее составе **stemp** – южноумеренная подобласть (неморальная или широколиственных лесов); **sm** – субмеридиональная; **m** – меридиональная (средиземная); **strop** – субтропическая. МЕРИДИОНАЛЬНЫЕ СЕКТОРЫ: 1 – океанический; 2 – субокеанический; 3 – субконтинентальный; 4 – континентальный

ветствующих термоклиматических зон земного шара (рис. 1), принятых в немецкой классической школе хорологии [26], – при этом *во главу угла ставится именно соответствие термоклиматическим зонам*, а не фитоценотическим или флористическим выделам (в то же время определенное соответствие с ними наблюдается, так как фактор тепла играет огромную роль не только в формировании ареалов видов сосудистых растений, но и в дифференциации растительного покрова на всех его структурных уровнях). Помимо того отметим, что для флористики *понятие флористического комплекса является в определенной мере вспомогательным* (и в значительной степени неопределенным), позволяющим при анализе группировать виды по различным признакам для дальнейшего более углубленного анализа.

Для высших растений, играющих основную роль в сложении наземного растительного покрова, наибольшее значение имеют закономерности действия энергетических факторов – тепла и света. Уровень суммарной радиации на земной поверхности изменяется от 60 ккал/см² в Арктике до 120–140 ккал/см² на экваторе, а на территории СЗВЕ – всего лишь

в диапазоне от 70 до 80 ккал/см² [21]. В то же время хорошо известно, что растительный покров значительно изменяет условия освещенности в фитоценозах. Так, под *лесным пологом освещенность кардинально уменьшается* и составляет всего лишь небольшие доли от полного солнечного света. В частности, в сосновом лесу эта доля составляет 10%, в темнохвойном уменьшается до 1%, а в широколиственном лесу колеблется от 0,4 до 3,5% [4]. В этой связи фактор освещенности, имеющий относительно небольшой диапазон в отсутствии растительного покрова, несмотря на всю его важность для жизни фотосинтезирующих организмов, не является основным в планетарной дифференциации растительного покрова, уступая главную роль сильно изменяющемуся в разных зонах земного шара фактору тепла, все более возрастающую при удалении от экватора.

В отношении требований к теплу следует подчеркнуть, что *нет ни одного высшего растения, которое могло бы осуществлять активную жизнедеятельность* (фотосинтез и рост) *при отрицательных температурах.* При этом адаптивная эволюция сосудистых растений в наземных экосистемах демонстрирует свое-

Табл. 2

Сумма активных температур природных зон Евразии в целом и Северо-Запада Восточной Европы [21]

Природные зоны и подзоны	Сумма активных температур от 10 °С и выше	
	СЗВЕ	Евразия
Ледниковые и арктические пустыни		0
Тундровая	400	0–600
Лесотундровая	600	0–800
Северотаежная	900	0–1000
Среднетаежная	1500–1700	1000–1500
Южнотаежная	1600–2000	1000–2000
Смешанных лесов	2200	1400–2300
Широколиственных лесов		2400–3200
Лесостепная		1400–3400
Степная		400–3000
Полупустынная		2400–3000
Пустынная		3000–5000
Субтропическая		4000–5200

образные «температурные ножницы» [5]. Суть в том, что оптимум фотосинтеза у растений холодных климатических зон отмечен при таких температурах (10–15 °С выше нуля), при которых ресурсы роста полностью не исчерпываются. В противоположность этому оптимальный рост достигается при температуре свыше +20 °С, когда уровень фотосинтеза снижается. При температурах ниже +10 °С происходит замедление жизнедеятельности и при температуре ниже +5 °С – полное ее прекращение. Поэтому для характеристики температурных диапазонов природных зон, благоприятствующих активной жизнедеятельности сосудистых растений, используют такой показатель, как сумма активных температур выше 10 °С, когда суммируются все значения выше 10 °С (табл. 2) [21].

Существенными в представляемой работе являются вопросы о принципиальной возможности сравнения жизненных спектров флоры и соответствующих биомов земного шара и об оценке значимости полученной информации.

Все виды в пределах каждого из выделенных флористических комплексов обладают определенными диапазонами в отношении фактора тепла [16, 17], причем группировка осуществляется по положению географических оптимумов их ареалов (*ареал – неперменный атрибут вида*) к определенным природным зонам, характеризующимся различным уровнем теплообеспеченности. В таком аспекте предложенная система флористических комплексов рассматривается как отражение адаптивной эволюции растительного покрова на его биотическом уровне (флоре). ЖФ сосудистых растений суть не что иное как *отражение адаптивной эволюции по отношению к фактору тепла*, но уже на морфологическом (организменном) уровне. В то же время спектры (соотношения) ЖФ биомов представляют собой результат адаптивной эволюции растительного покрова планетарного значения. В этой связи сравнение спектров ЖФ объектов разного иерархического уровня дает возможность «взвешенно» оценить на весах эволюции **особенности флоры СЗВЕ** (как биотического уровня в организации растительного покрова) **в сопоставлении с результатом общей направленности эволюции ЖФ в пределах соответствующих биомов земного шара** (экосистемный уровень организации растительного покрова), и **результаты сравнения рассматриваются – опять-таки через призму планетарных закономерностей** (наглядно представленных в спектрах ЖФ соответствующих биомов) – как отражение регио-

нальной флоры и составляющих ее комплексов в спектрах ЖФ.

Фактические данные (соотношение основных ЖФ, выраженное в процентах от общего числа изученных видов) для построения последних были взяты из работы «Сообщества и экосистемы» Р.Х. Уиттэйкера (R.H. Whittaker) [22]. В цитируемой работе автор находит компромисс между выделением главных типов сообществ, предлагаемых зоологами на основании участия в них позвоночных животных (широкие по объему группы) и ботаниками, более детализирующими соответствующие растительные компоненты (формации). В этой связи, так же как и в случае системы Раункиера, все природное многообразие растительных формаций укладывается в несколько хорошо обозримых групп типов биомов земного шара, очерченных его природными зонами с различными климатическими режимами. В таком аспекте выделенные Р.Х. Уиттэйкером биомы земного шара отчетливо выявляют основные закономерности спектров ЖФ составляющих их видов высших растений [22, с. 74, табл. 3-2].

Однако следует отметить, есть мнения, что приведенные этим американским исследователем данные в отношении спектра жизненных форм биома «лес умеренно теплой зоны» не вполне корректны ввиду слишком высокой доли фанерофитов (притом, что, как указывает сам автор, вычисления процентных соотношений спектра ЖФ этого биома сделаны им для «репрезентативной выборки»). Попытаемся разобраться, с чем связаны подобные сомнения.

Биом «лес умеренно теплой зоны» включает формации широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Северной Америки и Евразии. При этом европейские широколиственные леса отличаются более обедненным составом в сравнении с североамериканскими и восточноазиатскими из-за воздействия плейстоценовых оледенений. Область распространения биома на востоке Евразии простирается в Восточной Азии от Дальнего Востока, Северного Китая и Кореи до горных поясов Юго-Восточной Азии, где его состав обогащается по сравнению с дальневосточными сообществами (северный вариант восточноазиатских лесов) значительным числом фанерофитов – реликтовых представителей листопадной умеренной флоры, а также примесью субтропических вечнозеленых видов. При этом восточноазиатские леса умеренного климата издавна значительно вырублены и замещены сельскохозяйственными землями. Североамериканские леса умерен-

но теплого климата «включают богатые видами смешанные мезофитные леса южной части Аппалачских гор, буково-кленовые и кленово-липовые леса на севере области распространения биома, ряд дубово-гикориевых, дубовых, дубово-сосновых и дубово-каштановых лесов в ее западной, южной и восточной частях» [22, с. 151]. В них характерно участие различных видов дуба, клена, ореха, ясеня, каштана с присутствием липы, березы, тюльпанного дерева, белой акации (робинии), вечнозеленых магнолий, ниссы, персеи, а в тихоокеанском секторе – обилие хвойных, в их числе секвойи, мамонтова дерева (секвойядендрона), различных видов тсуги, псевдотсуги, туи, сосны. При этом многие представители из числа фанерофитов известны из других мест с господством теплоумеренного климата только в ископаемом состоянии, что *подчеркивает древность этих формаций*, объединенных Р.Х. Уиттэйкером в группу биомов «лес умеренно теплой зоны». Эти сообщества до настоящего времени сохранили тесные связи на биотическом уровне с исходным для них биомом субтропических лесов, что, безусловно, находит отражение и в структуре спектра ЖФ.

Вторым существенным моментом для объяснения подавляющего господства фанерофитов биома «лес умеренно теплой зоны» являются особенности структуры растительных сообществ. Для формаций наиболее древних широколиственных лесов умеренного климата *характерна сложная многоярусная структура*, «унаследованная» ими от тропических и субтропических лесов. В этой связи сильная затененность – до 0,4% от полного света – в хорошо развитых многоярусных сообществах резко ограничивает возможности развития наземного покрова и благоприятствует преобладанию фанерофитов. *Освещенность в листопадных лесах возрастает только в начале и конце вегетационного периода*, в связи с чем *появляются экологические ниши для низкорослых растений иных жизненных форм, которых не было ранее в тропических и субтропических лесах*.

Для большей наглядности и убедительности фактических данных, приведенных Р.Х. Уиттэйкером, можно представить их в графическом виде (рис. 2 и 3), подготовленном здесь и далее средствами MS Excel 2007. На рис. 2 изображены фактические (изломанные линии) и идеальные (линии тренда) изменения соотношений фанерофитов (как группы с почками возобновления без какого-либо укрытия в вегетационную паузу) и остальных жизненных форм, име-

ющих укрытия для своих почек возобновления в вегетационную паузу (совокупность трав и кустарничков высотой менее 25 см) в основных группах биомов земного шара. Линии трендов нивелируют конкретные фактические данные и представляют их в более «взвешенной» форме, при этом демонстрируют не только тенденцию изменения доли той или иной жизненной формы в биоме, но и, в определенной мере, *диапазон вероятного изменения этой доли*. Например, 54% фанерофитов Р.Х. Уиттэйкера для биома «лес умеренно теплой зоны» отмечены на ломаной линии, соединяющей фактические данные (рис. 2), а соответствующий отрезок линии тренда на графике показывает, что «идеальная» (расчетная) доля фанерофитов в спектре жизненных форм биома может составлять примерно от 31–32 до 57–58%.

Соответственно, 24% гемикриптофитов Р.Х. Уиттэйкера для биома «лес умеренно теплой зоны» отмечены на ломаной линии, соединяющей фактические данные (рис. 3), а соответствующий отрезок линии тренда на графике показывает, что «идеальная» (расчетная) доля гемикриптофитов в спектре жизненных форм биома может варьировать примерно от 19 до 38%.

Вышеизложенное позволяет заключить, что соотношения жизненных форм, указанные Уиттэйкером для биома «лес умеренно теплой зоны», с учетом приведенной математической обработки отчетливо характеризуют специфику этого биома и поэтому используются для сравнительного анализа с оригинальными данными по флоре Северо-Запада Восточной Европы.

2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Жизненные формы сосудистых растений отражают не только и не столько разнообразие экологических условий существования современной флоры СЗВЕ и преобладающие типы сообществ, но и историю ее формирования. Особенно отчетливо эти закономерности проявляются при сравнительном анализе флоры и ее основных комплексов, выделенных на основании отношения к фактору тепла. В то же время *спектры жизненных форм наиболее информативны при анализе растительного покрова крупных территорий* [12]. Территория флоры Северо-Запада Восточной Европы имеет достаточно большую площадь и в административном отношении включает Ленинградскую, Псковскую и Новгородскую области, Карелию (без горно-тундровых территорий северо-востока), лесную часть Мурманской области, западную часть Архангельской области до Онежско-Двин-

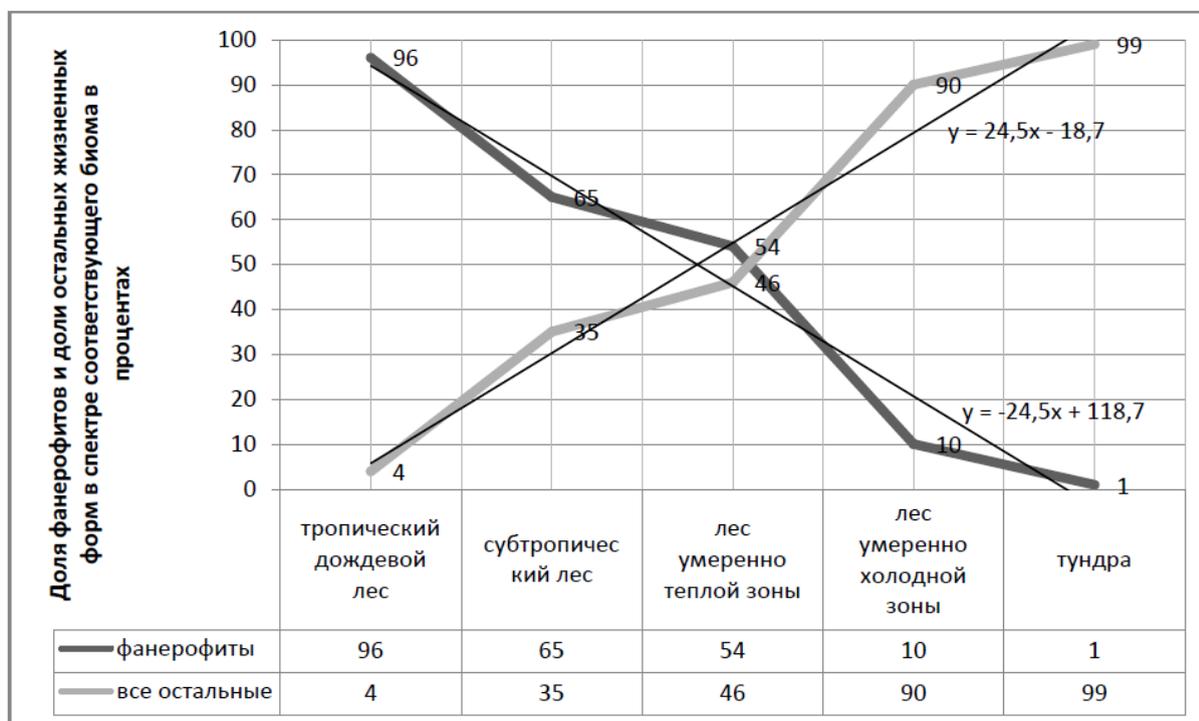


Рис. 2. Фактические (ломаные линии) и идеальные (прямые линии) изменения долей фанерофитов и совокупности остальных жизненных форм в спектрах основных биомов земного шара (по Уиттэйкеру [22])

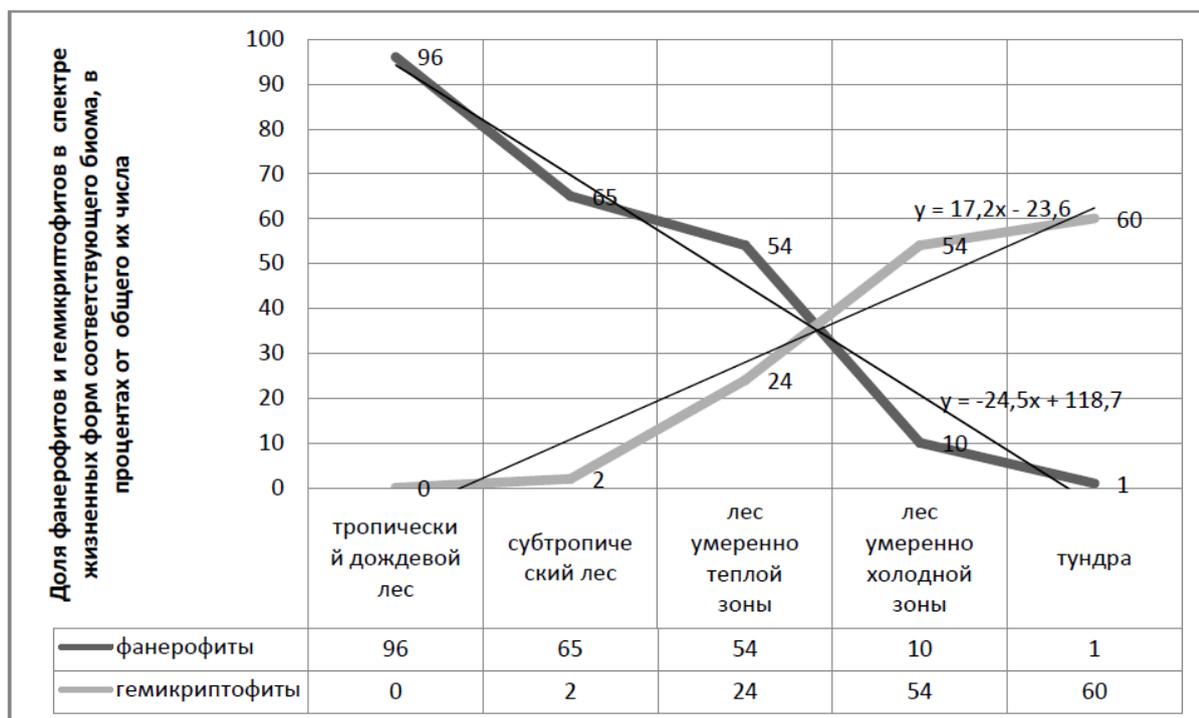


Рис. 3. Фактические (ломаные линии) и идеальные (прямые линии) изменения процентных долей фанерофитов и гемикриптофитов в спектрах жизненных форм основных биомов земного шара (по Уиттэйкеру [22])

ского водораздела и, в небольшой степени, западную часть Вологодской области, принадлежащую бассейнам Балтийского и Белого морей.

В составе естественной флоры СЗВЕ автором ранее были определены видовые составы арктического, гипоарктического, бореального, умеренного, субмеридионального и меридионального флористических комплексов, в совокупности насчитывающие 1583 вида сосудистых растений и составляющие подавляющее большинство региональной флоры (более 90% общего состава) [16, 17]. Для каждого комплекса и флоры региона в целом были составлены спектры ЖФ их представителей. При каждом построении за 100% принимались соответствующие ранее вычисленные и опубликованные [15–17] численные значения каждого флористического комплекса, а для флоры в целом – общее число составляющих ее видов.

Для построения спектров у каждого из 1583 видов естественной флоры СЗВЕ была определена жизненная форма (или несколько ЖФ) с использованием системы Х. Раункиера, в их числе (табл. 1): фанерофиты (без их детализации), хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты (геофиты, гелофиты и гидрофиты в совокупности) и терофиты.

Совокупность видов каждого комплекса, выделенного ранее [15–19] во флоре СЗВЕ на основании отношения к фактору зонального тепла, имеют *свой температурный оптимум в соответствующем биоме* (природной зоне) [12, 22]. Биом как высшая единица классификации экосистем определяется по физиономическому критерию на основании господства той или иной жизненной формы; по отношению к флоре биом представляет более высокий (экосистемный) уровень структурной организации растительного покрова. В этой связи интересно сравнить структуры полученных региональных спектров ЖФ флористических комплексов и флоры региона в целом со спектрами ЖФ соответствующих биомов земного шара.

Полученные данные обработаны и графики построены средствами MS Excel 2007.

Латинские названия растений даны в соответствии с последним изданием «Флоры...» П.Ф. Маевского [10].

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Спектры ЖФ арктического и гипоарктического комплексов

В экологическом пространстве флоры региона представители *арктического* и *гипоарктического* комплексов занимают маргинальное

положение в региональных термотопах, произрастая в наименее теплообеспеченных условиях преимущественно на северной окраине региона или в экстразональных условиях на большей части его территории [16].

Арктический комплекс (41 вид) во флоре СЗВЕ объединяет виды, географические оптимумы ареалов которых лежат в областях арктического и субарктического климата Евразии с суммой активных температур (здесь и далее – выше 10 °С) около 400 °С (табл. 2); его представители в современной лесной флоре региона имеют явно реликтовый характер. Распределение ареалов представителей арктического комплекса по секторам океаничности/континентальности (омбротопам) евроазиатского материка представлено на рис. 4, где отчетливо видно преобладание видов, ареалы которых приурочены к более влажным климатическим секторам Евразии [16].

Виды арктического комплекса флоры региона относятся к арктическим и высокогорно-арктическим (аркто-альпийским) элементам, выделенным Н.А. Миняевым (см. [1]).

Гипоарктический комплекс (45 видов) представлен видами с диапазонами ареалов от арктического до бореального режима тепла с суммой активных температур от 400 до 1700 °С и географическими оптимумами около 600 °С (табл. 2). Представители этого комплекса в своем распространении приурочены к субарктической (лесотундровой) зоне или встречаются в составе арктических флор (как географические реликты более теплых эпох) и в составе бореальных флор (как географические реликты более холодных эпох). Распределение ареалов представителей гипоарктического комплекса по секторам океаничности/континентальности (омбротопам) евроазиатского материка представлено на рис. 5, где хорошо заметно господство видов, ареалы которых приурочены к более влажным климатическим секторам Евразии [16].

Основу гипоарктического комплекса составляют выделенные Н.А. Миняевым (1969) гипоарктические элементы флоры региона [1].

Для спектров ЖФ **арктического** и **гипоарктического** комплексов региональной флоры (рис. 6) **общими чертами являются безусловное господство гемикриптофитов** (например, арктические *Alchemilla glomerulans* Bus., *Astragalus subpolaris* Schischk. et Boriss., *Cryptogramma crispa* (L.) R.Br., *Cystopteris dickieana* R. Sim, *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., *Woodsia alpina*

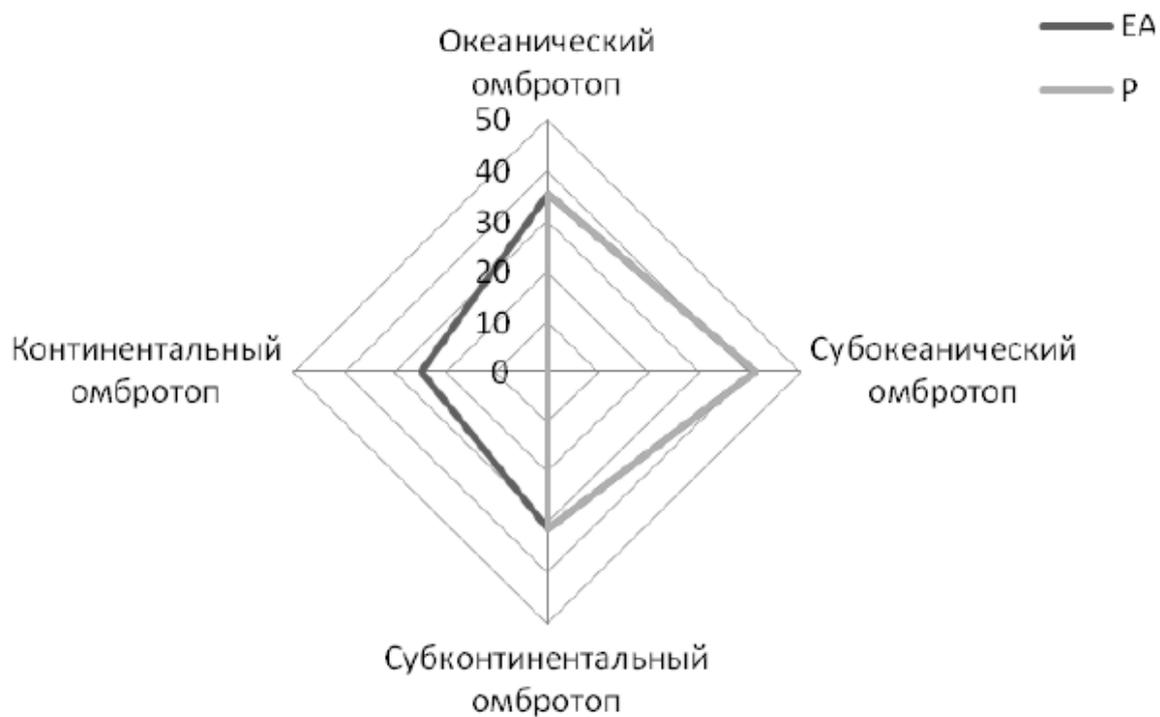


Рис. 4. Распределение ареалов видов арктического комплекса СЗВЕ: линия Р очерчивает региональное пространство; линия EA – пространство за пределами региона на евразийском материке: числа на оси – шкала числа видов в омбротопах – секторах океаничности/континентальности [16]

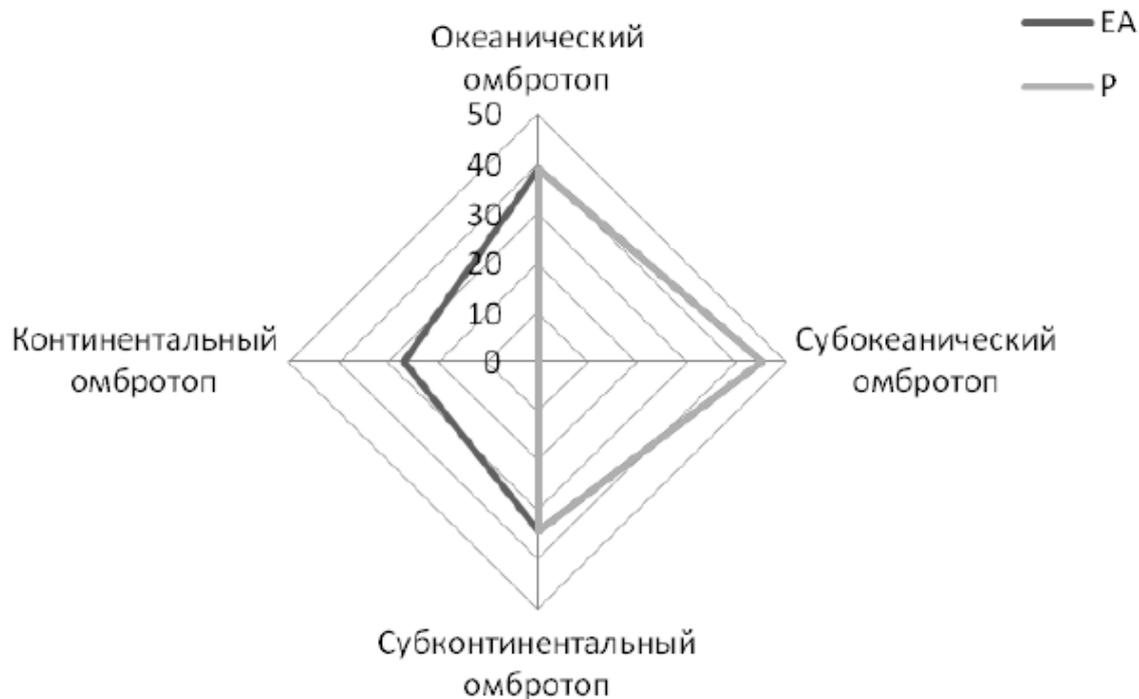


Рис. 5. Распределение ареалов видов гипоарктического комплекса СЗВЕ: линия Р очерчивает региональное пространство; линия EA – пространство за пределами региона на евразийском материке: числа на оси – шкала числа видов в омбротопах – секторах океаничности/континентальности [16]

(Bolt.) S.F. Gray и др.; гипоарктические *Agrostis straminea* C. Hartm, *Calamagrostis groenlandica* (Schrank) Kunth, *Phleum alpinum* L., *Potentilla egedii* Wormsk., *Puccinellia coarctata* Fern et Weath, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Solidago lapponica* With., *Viola sergievskiae* Tzvel. и др.) и **значительная роль криптофитов** (например, арктические *Arctophila fulva* (Trin.) Anders., *Carex rotundata* Wahlenb., *Hippuris tetraphylla* L.f., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *P. arctica* R.Br. и др.; гипоарктические *Batrachium nevense* Tzvel., *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Botrychium boreale* Milde, *Carex rariflora* (Wahlenb.) Smith, *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Listera cordata* (L.) R.Br., *Potamogeton x bottnicus* Hagstr. и др.).

Различия спектров ЖФ арктического и гипоарктического комплекса довольно существенны и связаны, прежде всего, с ролью терофитов. Терофиты полностью отсутствуют в спектре ЖФ регионального арктического комплекса, но имеют значительную долю в спектре ЖФ гипоарктического комплекса региона (например, *Atriplex praecox* Hulph., *Euphrasia wettsteinii* Gussarova, *Gnaphalium pilulare* Wahlenb., *Montia fontana* L. и др.).

Вторым существенным отличием является доля хамефитов: в спектре ЖФ арктического комплекса (*Cerastium alpinum* L., *C. scandicum*

(H. Gaertn.) Kuzen., *Lycopodium alpinum* L., *Saxifraga caespitosa* L. и др.) она более чем в два раза выше, чем в спектре ЖФ гипоарктического комплекса (*Cerastium jenisejense* Hult., *Selaginella selaginoides* (L.) Beauv. ex Schrank et C. Mart. и др.).

3.2. Объединенный спектр ЖФ арктического и гипоарктического комплексов флоры СЗВЕ и его сравнение со спектром ЖФ тундрового биома

В связи с тем, что в арктических флорах [13] помимо представителей арктического комплекса всегда присутствуют виды гипоарктического комплекса, интересно сравнить **объединенный спектр ЖФ арктического и гипоарктического комплексов флоры региона со спектром ЖФ тундрового биома земного шара** [22] (рис. 6).

В объединенном спектре ЖФ арктического и гипоарктического комплексов СЗВЕ по сравнению со спектром ЖФ тундрового биома отмечается повышение долей терофитов и фанерофитов, представленных исключительно нанофанерофитами (арктические *Salix arbuscula* L. и *S. myrsinites* L.; гипоарктические *Betula nana* L., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Salix hastata* L.), при уменьшении долей гемикрипто-

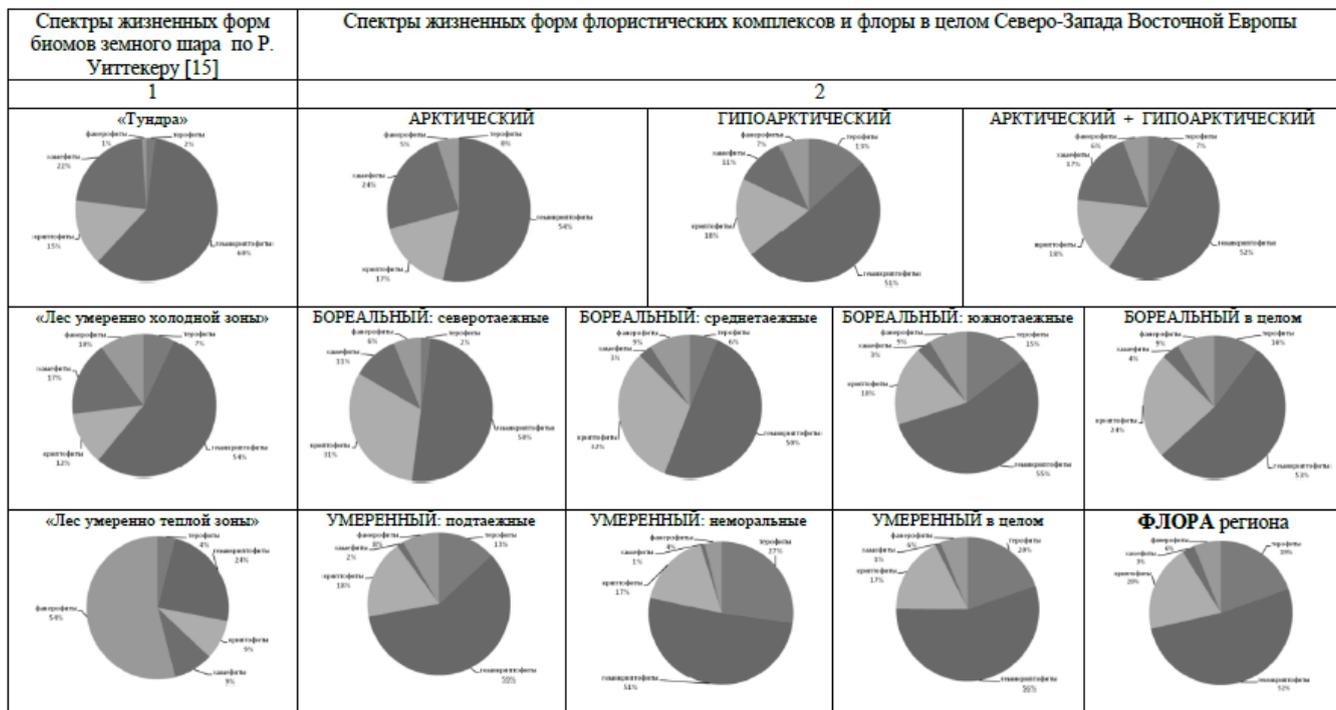


Рис. 6. Спектры жизненных форм растений

фитов, криптофитов и хамефитов. В то же время сохраняются основные структурные особенности тундрового спектра ЖФ – преобладание гемикриптофитов и значительные доли хамефитов и криптофитов.

Очевидно, что **объединенный спектр ЖФ арктического и гипоарктического комплексов СЗВЕ имеет большое сходство со спектром ЖФ тундрового биома земного шара.** В этой связи можно заключить, что структура объединенного спектра ЖФ арктического и гипоарктического комплексов указывает на сопряженное формирование этих холодостойких флористических комплексов в тундровой растительности, происходившее на СЗВЕ в течение позднего плейстоцена.

3.3. Спектр ЖФ бореального комплекса флоры СЗВЕ и его сравнение со спектром ЖФ биома земного шара «лес умеренно холодной зоны»

Региональный бореальный комплекс (398 видов) по отношению к фактору тепла дифференцируется на три совокупности – термотопические свиты: аркто-бореальная (северотаежные

виды), мезобореальная (среднетаежные виды) и суббореальная (южнотаежные виды) [16]. Для *аркто-бореальных* представителей характерно обитание в диапазоне сумм активных температур от 400 до 1700 °С с географическим оптимумом около 900 °С в северной полосе таежной зоны; *мезобореальные* виды произрастают в диапазоне сумм активных температур от 400 до 2200 °С с географическим оптимумом около 1600 °С в средней полосе таежной зоны; *суббореальные* виды встречаются в диапазоне сумм активных температур от 400 до 2200 °С с географическим оптимумом около 1800 °С в южной полосе таежной зоны.

Распределение ареалов представителей бореального комплекса по секторам океаничности/континентальности (омбротопам) евразийского материка представлено на рис. 7. Для бореального комплекса характерно преобладание видов, ареалы которых приурочены к менее влажным климатическим секторам Евразии, прежде всего к субконтинентальному и, несколько менее, субокеаническому секторам [16].

К бореальному комплексу отнесены выделенные Н.А. Миняевым (см. [1]) элементы флоры региона, в их числе древнетаежный, сибирский

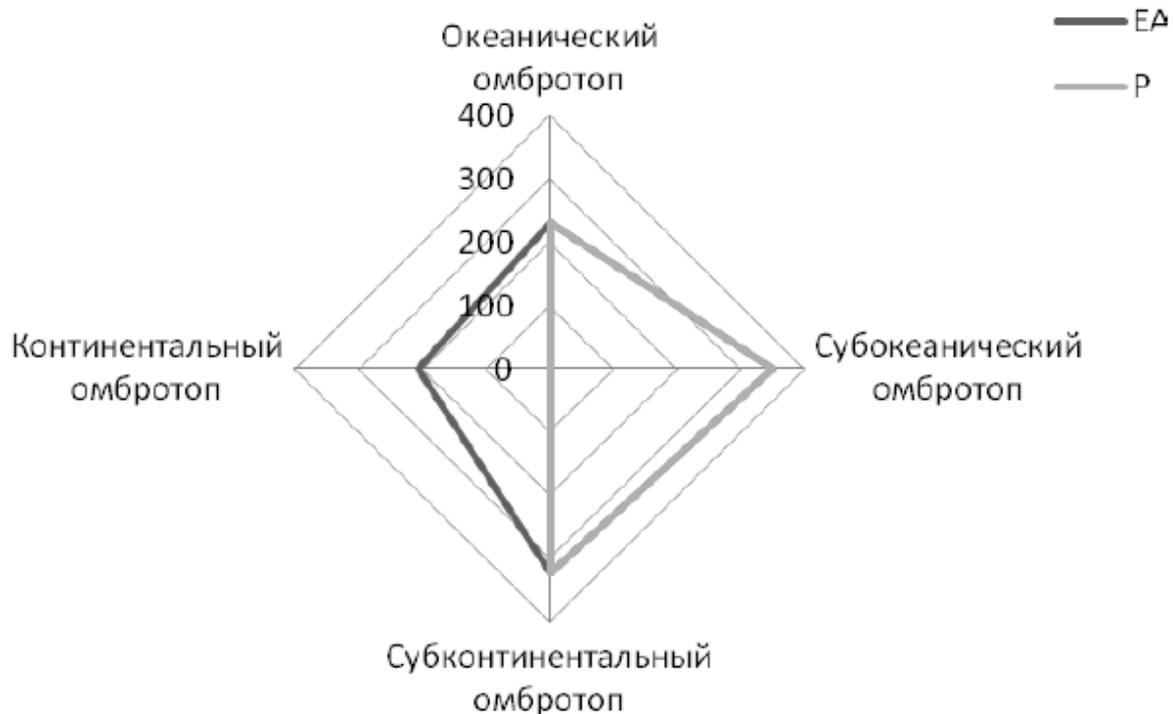


Рис. 7. Распределение ареалов видов бореального комплекса СЗВЕ: линия P очерчивает региональное пространство; линия EA – пространство за пределами региона на евразийском материке: числа на оси – шкала числа видов в омбротопах – секторах океаничности/континентальности [16]

таежный и горно-таежный элементы. Кроме того, к бореальному комплексу отнесен [16] ряд видов гипоарктического (аркто-бореального) элемента Н.А. Миняева, преимущественно произрастающих в лесных сообществах на СЗВЕ.

Для бореального комплекса флоры СЗВЕ отмечены все типы ЖФ при численном преобладании гемикриптофитов. В спектре ЖФ бореального комплекса от аркто-бореальных и мезобореальных к суббореальным видам (рис. 6) происходит изменение соотношения основных ЖФ, а именно:

1) увеличение доли гемикриптофитов от 50% у аркто-бореальных видов (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Carex brunescens* (Pers.) Poir., *C. capitata* L., *Conioselinum boreale* Schischk., *Juncus stygius* L., *Rubus arcticus* L., *Saxifraga hirculus* L. и др.) и мезобореальных (*Agrostis capillaris* L., *Angelica archangelica* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Carex bergrothii* Palmgr., *C. canescens* L., *Festuca ovina* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Pedicularis scptrum-carolinum* L., *Puccinellia capillaris* (Liljeb.) Jansen, *Ranunculus acris* L., *Saussurea esthonica* Baer ex Rupr. и др.) до 55% у суббореальных видов (*Agrostis canina* L., *Angelica sylvestris* L., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Carex elongata* L., *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy, *Galium triflorum* Michx., *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud., *Ranunculus cassubicus* L., *Succisa pratensis* Moench, *Thalictrum simplex* L., *Tussilago farfara* L., *Viola selkirkii* Pursch ex Goldie и др.);

2) увеличение доли терофитов от 2% у аркто-бореальных видов (*Atriplex glabriuscula* Edmonds.) и 6% у мезобореальных видов (*Melampyrum pratense* L., *M. sylvaticum* L., *Rhinanthus serotinus* (Schoenh.) Oborny, *Subularia aquatica* L. и др.) до 15% у суббореальных видов (*Androsace filiformis* Retz., *Atriplex calotheca* (Rafin) Fries, *A. littoralis* L., *Cakile baltica* Jord. ex Pobed., *Galium trifidum* L., *Melampyrum hians* (Druce) Tzvel., *Odontites litoralis* (Fries) Fries, *Rhinanthus nigricans* Meinsh., *Salicornia europaea* L., *Spergularia marina* (L.) Bess. и др.);

3) увеличение доли фанерофитов от 6% у аркто-бореальных видов (*Salix lapponum* L., *S. phylicifolia* L. и др.) до 9% у мезобореальных видов (*Alnus incana* (L.) Moench, *Larix sibirica* Ledeb., *Lonicera pallasi* Ledeb., *Picea x fennica* (Regel) Kom., *P. obovata* Ledeb., *Rosa acicularis* Lindl., *R. carelica* Fries, *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers. и др.) и суббореальных видов (*Abies sibirica* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *Padus avi-*

um Mill., *Picea abies* (L.) Karst., *Ribes scandicum* Hedl., *Salix aurita* L., *Sorbus aucuparia* L. и др.);

4) уменьшение доли хамефитов от 11% у аркто-бореальных видов (*Andromeda polifolia* L., *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr, *Oxycoccus palustris* Pers., *Thymus subarcticus* Klok. et Shost., *Vaccinium vitis-idaea* L. и др.) до 3% у мезобореальных (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Comarum palustre* L., *Vaccinium myrtillus* L. и др.) и суббореальных (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Empetrum nigrum* L., *Thymus pycnotrichus* (Uechtr.) Ronniger и др.) видов;

5) изменение доли криптофитов от 31% у аркто-бореальных видов (*Carex aquatilis* Wahl., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Leucorchis albidus* (L.) E. Mey. и др.) и 32% у мезобореальных видов (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm., *Corallorhiza trifida* Chatel, *Dactylorhiza curvifolia* (Nyl.) Czer., *D. elodes* (Griseb.) Aver., *Eleocharis fennica* Kihlm., *Juncus balticus* Willd., *Menyanthes trifoliata* L., *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Sparganium glomeratum* (Laest.) L. Neum. и др.) до 18% у суббореальных видов (*Adoxa moschatellina* L., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *B. matricariifolium* (A.Br. ex Döll) Koch, *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Isoetes lacustris* L., *Lobelia dortmanna* L., *Myriophyllum sibiricum* L. и др.).

Общий спектр ЖФ регионального бореального комплекса по сравнению со спектром ЖФ биома земного шара «лес умеренно холодной зоны» [22] (рис. 8) имеет большую в 2 раза долю криптофитов (24 и 12% соответственно) и значительно меньшую (более чем в 4 раза) долю хамефитов (4 и 17% соответственно). Наблюдаемое различие вряд ли может быть однозначно объяснено действием только фактора тепла и требует более углубленного анализа. При этом роль терофитов отличается незначительно (10 и 7% соответственно), в то же время гемикриптофиты (55 и 54% соответственно) и фанерофиты (9 и 10% соответственно) представлены почти одинаково, что в значительной степени сближает оба спектра.

3.4. Спектр ЖФ умеренного комплекса флоры СЗВЕ

и его сравнение со спектром жизненных форм биома земного шара «лес умеренно теплой зоны»

Региональный умеренный комплекс (834 вида) по отношению к фактору тепла подразделяется на более холодостойкую температурную (подтаежные, бореально-неморальные или гемибореальные виды) и более требовательную к теплу

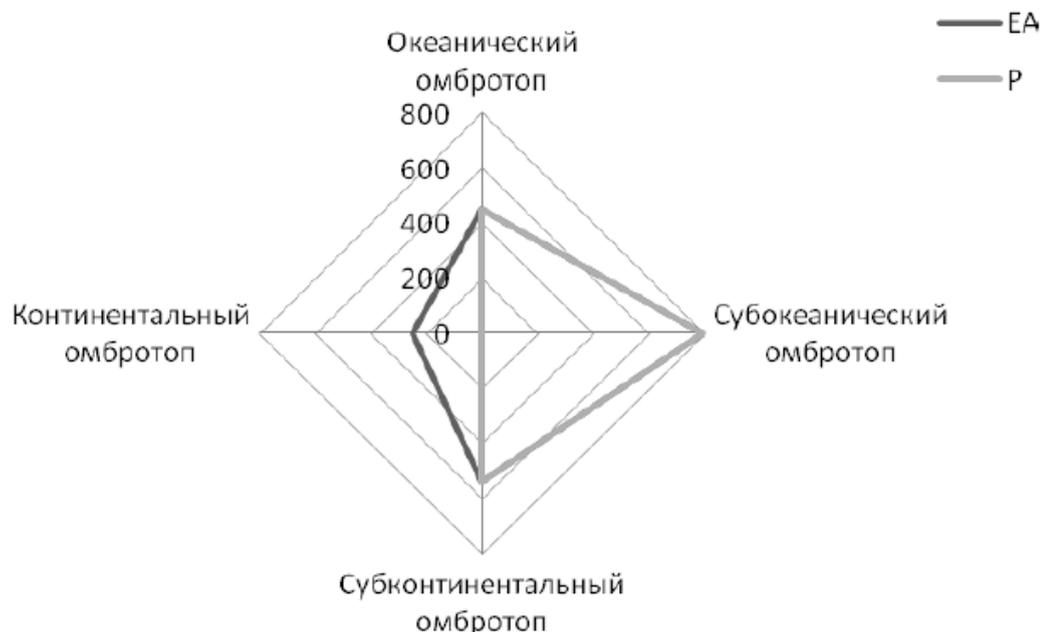


Рис. 8. Распределение ареалов видов умеренного комплекса СЗВЕ: линия Р очерчивает региональное пространство; линия ЕА – пространство за пределами региона на евразийском материке: числа на оси – шкала количества видов в омбротопах – секторах океаничности/континентальности [17]

термотемператную (неморальные виды) свиты [17]. Термоклиматическая зона, которой соответствуют эти термотипические свиты, носит название умеренной, или «der temperaten Zone» [26], тогда как термином «неморальная зона» традиционно обозначают лишь южную часть умеренной зоны Европы. По этой причине термин «эунеморальная» свита должен относиться к видам, имеющим середины своих ареалов в неморальной зоне, то есть соответственно к тем видам, которые Д.Н. Цыганов [23] объединил термином «термонеморальная свита». В этой связи оба термина были отвергнуты и заменены автором на **температную** (по своей сути *подтаежную*) и **термотемператную** (настоящую *неморальную*) зоны. В пределах СЗВЕ только южная окраина региона лежит в подтаежной зоне, тогда как неморальная зона располагается южнее и в регионе не представлена. Сумма активных температур подтаежной зоны СЗВЕ составляет в среднем 2200 °С, в то же время в пределах Евразии она варьирует в диапазоне от 1400 до 2300 °С; сумма активных температур неморальной зоны за пределами региона составляет 2400–3200 °С (табл. 2).

Распределение ареалов представителей умеренного комплекса по секторам океаничности/континентальности (омбротопам) евразийского материка представлено на рис. 8. Для уме-

ренного комплекса характерно преобладание видов, ареалы которых приурочены к довольно влажным секторам с господством в субокеаническом секторе Евразии [17].

Ядро умеренного комплекса флоры СЗВЕ образуют выделенные Н.А. Миняевым (см. [1]) элементы, в их числе евросибирский подтаежный (подтаежный континентальный), сарматский (подтаежный субконтинентальный), неморальный субокеанический, атлантический (неморальный океанический).

Спектр ЖФ в пределах умеренного комплекса флоры СЗВЕ от температурных (подтаежных) к термотемператным (неморальным) (рис. 4) видам изменяется:

1) **увеличивается** более чем в 2 раза **доля терофитов** – с **13% у температурных** видов (*Alopecurus geniculatus* L., *Apera spica-venti* (L.) Beauv., *Bromus secalinus* L., *Blitum rubrum* (L.) Reichb., *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel, *Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Lamium confertum* Fries, *Persicaria mitis* (Schrank) Assenov, *Spergula linicola* Boreau, *Trifolium arvense* L., *Vicia hirsuta* (L.) S.F. и др.) до **27% у термотемператных** видов (*Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Agrostemma githago* L., *Arenaria serpyllifolia* L. s.l., *Atriplex patula* L., *Callitriche stagnalis* Scop., *Consolida regalis* S.F. Gray, *Centaurea cyanus* L., *Dracocephalum thymiflorum* L., *Fumaria officinalis* L., *Gale-*

opsis pubescens Bess., *G. tetrachit* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Lapsana communis* L., *Limosella aquatica* L., *Lithospermum arvense* L., *Matricaria chamomilla* L., *Saxifraga tridactylites* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Urtica urens* L. и др.);

2) **уменьшается** в 2 раза **доля фанерофитов** – с **8% у температурных** видов (*Acer platanoides* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pendula* Roth, *Cotoneaster integerrimus* Medik., *Myrica gale* L., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Rosa mollis* Smith, *Salix daphnoides* Vill., *Tilia cordata* L., *Ulmus laevis* L. и др.) до **4% термотемператных** видов (*Berberis vulgaris* L., *Cornus sanguinea* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Prunus spinosa* L., *Rhamnus cathartica* L., *Rosa glabrifolia* L., *Ulmus glabra* Huds. и др.);

3) **уменьшается** в 2 раза **доля хамефитов** – с **2% у температурных** видов (*Equisetum hyemale* L., *Helianthemum chamaecistus* Mill., *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Stellaria holostea* L., *Thymus ovatus* Mill., *T. serpyllum* L. и др.) до **1% термотемператных** видов (*Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Solanum dulcamara* L. и др.);

4) **уменьшается** **доля гемикриптофитов** – с **59% у температурных** видов (*Ajuga pyramidalis* L., *Armeria vulgaris* Willd., *Asarum europaeum* L., *Astragalus danicus* Retz., *Briza media* L., *Campanula latifolia* L., *Cirsium rivulare* (Jacq.) All., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren., *Minjaevia rupestris* (L.) Tzvel., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Phyteuma spicatum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *P. pratensis* (L.) Mill., *Silene tatarica* (L.) Pers., *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh., *Viola riviniana* Reichb. и др.) до **51% у термотемператных** видов (*Alyssum gmelinii* Jord., *Chaerophyllum aromaticum* L., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Mercurialis perennis* L., *Oxytropis pilosa* L., *Pulmonaria angustifolia* L., *Pulsatilla nigricans* Stoerck, *Stachys recta* L., *Veronica spicata* L. и др.);

5) **почти не изменяется** **доля криптофитов: 18% у температурных** видов (*Allium ursinum* L., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *D. majalis* (Reichb. fil.) P.F. Hunt et Summerhayes, *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl., *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Swartz, *Monotropa hypopitys* L., *Schoenus ferugineus* L., *Stratiotes aloides* L., *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. и др.) и **17% у термотемператных** видов (*Allium angulosum* L., *Colchicum autumnale* L., *Dentaria bulbifera* L., *Ficaria verna* Huds., *Lathraea squamaria* L., *Monotropa hypophegea* Wallr., *Orchis militaris* L., *Polygonatum*

multiflorum (L.) All., *P. odoratum* (Mill.) Druce, *Saxifraga granulata* и др.).

Объединенный спектр ЖФ умеренного комплекса флоры региона (рис. 6) коренным образом отличается от спектра ЖФ биома земного шара «лес умеренно теплой зоны», а именно:

1) **уменьшается почти в 7 раз** **доля фанерофитов** (8 и 54% соответственно);

2) **уменьшается в 9 раз** **доля хамефитов** (1 и 9% соответственно);

3) **увеличивается в 5 раз** **доля терофитов** (20 и 4% соответственно);

4) **увеличивается более чем в 2 раза** **доля гемикриптофитов** (51 и 24% соответственно);

5) **увеличивается почти в 2 раза** **доля криптофитов** (17 и 9% соответственно).

Явственно заметно, что **в структуре ЖФ умеренный комплекс флоры региона несет наиболее выраженные следы воздействия плейстоценовых ледниковых эпох**, особенно поздневалдайского ледниковья, **обусловившие резкое обеднение представителей с почками возобновления над поверхностью земли**, наименее защищенными от климатического воздействия. С другой стороны, **значительное возрастание роли терофитов связано с формированием агрофитоценозов**, в составе которых в лесную флору региона они проникли как сорные (сегетальные) растения, причем их местные популяции уже в исторический период прошли эволюционный отбор на устойчивость к региональным климатическим и эдафическим (почвенным) условиям.

3.5. Спектр ЖФ субмеридионального комплекса флоры СЗВЕ

и его сравнение со спектрами жизненных форм лесостепного и степного биомов земного шара

Региональный субмеридиональный комплекс (259 видов) по отношению к фактору тепла делится на менее требовательную к теплу криомеридиональную (лесостепные виды) и более требовательную к теплу мезомеридиональную (степные виды) свиты [17]. Представители криомеридиональной и мезомеридиональной термотопических свит имеют географический оптимум своих ареалов в меридиональном направлении в лесостепной и степной зонах Евразии соответственно (табл. 2). Распределение ареалов представителей субмеридионального комплекса по секторам океаничности/континентальности (омбротопам) евразийского материка представлено на

рис. 9. Для субмеридионального комплекса характерно преобладание видов, ареалы которых приурочены к менее влажным секторам с отчетливым господством в субконтинентальном секторе Евразии [17].

Ядро аридных элементов [1] во флоре СЗВЕ представляет собой несомненные реликты (в географическом смысле) предыдущих этапов формирования природных экосистем региона; в то же время многие представители субмеридионального комплекса в настоящее время относятся к адвентивному элементу флоры региона и распространяются с помощью человека как сеgetальные и рудеральные растения.

Для субмеридионального комплекса характерно изменение и упрощение структуры спектров жизненных форм (рис. 6) от лесостепных к степным видам, выражающееся в следующем:

1) **уменьшение почти вдвое доли гемикриптофитов от криомеридиональных видов** (*Ajuga genevensis* L., *Ammopila arenaria* (L.) Link, *Arabis sagittata* (Bertol.) DC., *Artemisia austriaca* Jacq., *Bellis perennis* L., *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Carex hirta* L., *Corynephorus canescens* (L.)

Beauv., *Cruciata laevipes* Opiz, *Daucus carota* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Silene borysthena* (Gruner) Walters, *Solidago taurica* Juz., *Veronica jacquinii* Baumg., *Viola odorata* L. и др.) **к мезомеридиональным видам** (*Aristolochia clematitis* L., *Armoracia rusticana* Gaertn., B. Mey. et Scherb., *Carduus thoermeri* Weinm., *Carex stenophylla* Wahlenb., *Nepeeta grandiflora* Bieb., *Nonea rossica* Steven, *Salvia nemorosa* L., *S. tesquicola* Klokov et Pobed., *Sanicula europaea* L. и др.);

2) значительное **возрастание доли терофитов от криомеридиональных видов** (*Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Anthemis cotula* L., *Avena strigosa* Schreb., *Brassica nigra* (L.) Koch, *Bromus mollis* L., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Cuscuta epilinum* Weibe, *Salsola tragus* L., *Suaeda maritima* (L.) Dumort., *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. и др.) **к мезомеридиональным видам** (*Camelina sativa* (L.) Crantz, *Centunculus minimus* L., *Cyperus fuscus* L., *Erodium cicutarium* L'Herit, *Lolium multiflorum* Lam., *Persicaria maculosa* S.F. Gray, *P. minor* (Huds.) Opiz, *Setaria pycnocoma* (Steud.) Henr. ex Nakai, *S. verticillata* (L.) Beauv., *Sinapis alba* L., *Solanum luteum* Mill., *S. nigrum* L. и др.);

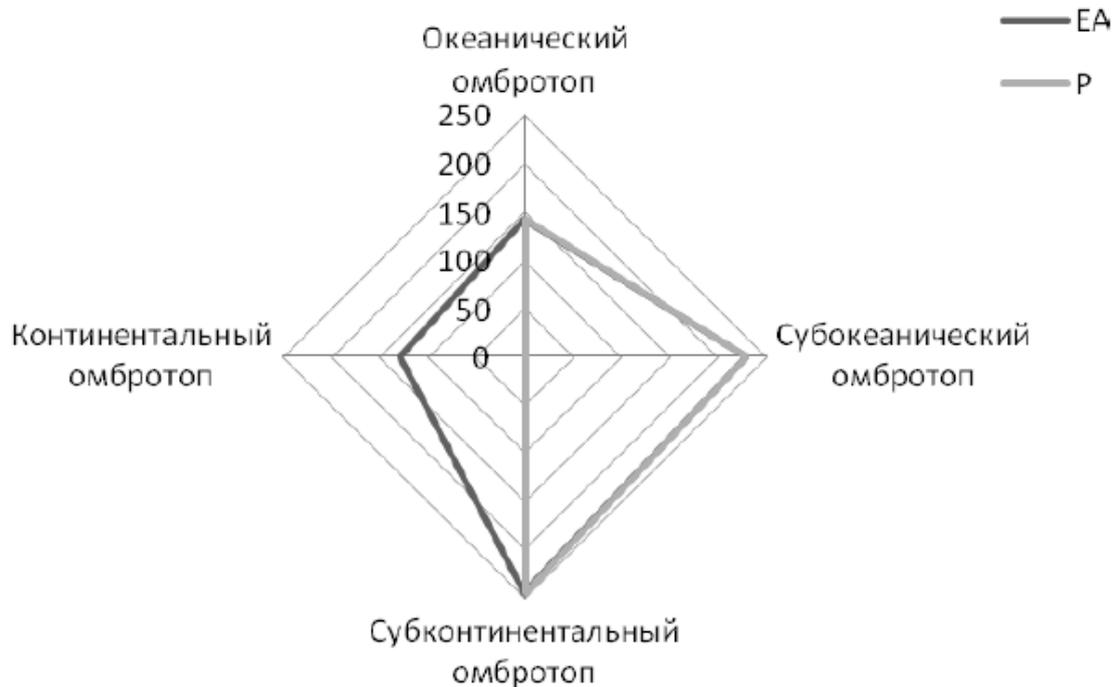


Рис. 9. Распределение ареалов видов субмеридионального комплекса СЗВЕ: линия P очерчивает региональное пространство; линия EA – пространство за пределами региона на евразийском материке: числа на оси – шкала количества видов в омбротопях – секторах океаничности/континентальности [17]

3) полное исчезновение фанерофитов от криомеридиональных видов (*Crataegus rhipidophylla* Gand., *Malus sylvestris* (L.) Mill., *Populus nigra* L., *Salix alba* L., *S. purpurea* L.) к мезомеридиональным видам;

4) полное исчезновение хамефитов от криомеридиональных видов (*Artemisia pontica* L., *Lycopodium complanatum* L., *Thymus marschallianum* Willd.) к мезомеридиональным видам;

5) некоторое увеличение доли криптофитов от криомеридиональных видов (*Berula erecta* (Huds.) Coville, *Calystegia sepium* (L.) R.Br., *Leersia oryzoides* (L.) Swartz, *Orobanche bartlingii* Griseb., *O. elatior* Sutt., *Phlomis tuberosa* L. и др.) к мезомеридиональным видам (*Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Convolvulus arvensis* L., *Orobanche lutea* Baumg., *Potamogeton crispus* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Ruppia brachypus* J. Gay, *Zannichellia pedunculata* Reichenb., *Z. repens* Boenn. и др.).

В общем спектре ЖФ субмеридионального комплекса флоры СЗВЕ (рис. 6) доля гемикриптофитов слегка превышает долю терофитов, доля криптофитов почти в два раза меньше доли гемикриптофитов, очень незначительными являются доли фанерофитов (2%) и хамефитов (1%).

При сравнении спектра ЖФ криомеридиональных видов субмеридионального комплекса региона со спектром ЖФ лесостепного биома земного шара, названного Р. Уиттэйкером «дубовое редколесье», наблюдается его десятикратная обедненность фанерофитами и более чем десятикратная обедненность хамефитами при пятикратном увеличении роли терофитов, четырехкратном увеличении роли криптофитов и некотором увеличении роли гемикриптофитов (рис. 6).

Спектр ЖФ мезомеридиональных видов субмеридионального комплекса региона в сравнении со спектром ЖФ степного биома земного шара отличается значительной упрощенностью (отсутствием хамефитов и фанерофитов), увеличением почти в четыре раза доли терофитов и более чем в два раза доли криптофитов и очень значительным, почти в три раза, снижением доли гемикриптофитов (рис. 6).

Коренные различия в структурах спектров ЖФ как криомеридиональных, так и мезомеридиональных видов субмеридионального комплекса флоры СЗВЕ и соответствующих им природных биомов земного шара являются, по-видимому, с одной стороны, следствием развития плейстоценовых ледовых

и водных покровов на территории региона (обеднение хамефитами и фанерофитами), а с другой стороны, следствием усиливающегося антропогенного воздействия в исторический период (увеличение терофитов, большинство из которых является сорными растениями).

3.6. Спектр ЖФ меридионального комплекса флоры СЗВЕ и его сравнение со спектром ЖФ пустынного биома земного шара

Меридиональный комплекс во флоре региона представлен всего 6 видами, имеющими середину своих ареалов в меридиональной (преимущественно полупустынной) зоне Евразии [17]. Численность и видовое разнообразие меридионального комплекса в регионе может варьировать в разные годы и в значительной степени определяется, с одной стороны, климатическими условиями вегетационного сезона конкретного года и их проявлениями в конкретных биотопах, а с другой стороны – особенностями антропогенного воздействия. Распределение ареалов представителей субмеридионального комплекса по секторам океаничности/континентальности (омбротопам) евразийского материка представлено на рис. 10. Для крайне малочисленного в регионе меридионального комплекса очень характерно преобладание видов, ареалы которых приурочены к континентальному сектору Евразии [17].

Спектр ЖФ меридионального комплекса региона может быть с большой условностью (ввиду крайней малочисленности) построен и сопоставлен со спектрами жизненных форм биомов земного шара, при этом некоторое сходство (преобладание терофитов) может быть отмечено со спектром ЖФ пустыни (рис. 6).

3.7. Спектр ЖФ флоры СЗВЕ и его сравнение со спектрами ЖФ биомов земного шара

Спектр ЖФ флоры СЗВЕ, несмотря на численное преобладание видов умеренного комплекса, по структуре наиболее соответствует спектру ЖФ биома «лес умеренно холодной зоны» и спектру ЖФ регионального бореального комплекса (рис. 6).

Наиболее существенным признаком сходства является роль фанерофитов, занимающих весьма скромное положение – в пределах 6% (спектр ЖФ флоры СЗВЕ) и 10% (спектр ЖФ биома «лес умеренно холодной зоны»).

Обеднение фанерофитами спектра ЖФ флоры СЗВЕ по сравнению со спектром ЖФ

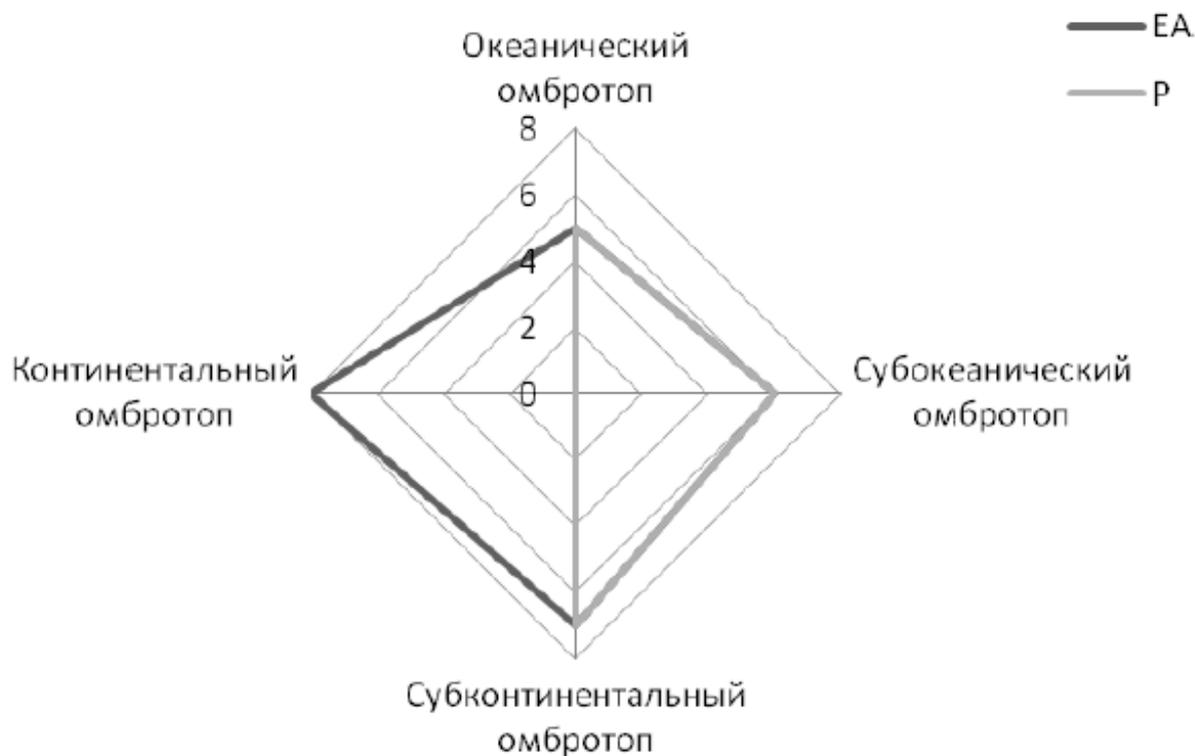


Рис. 10. Распределение ареалов видов меридионального комплекса СЗВЕ: линия P очерчивает региональное пространство; линия EA – пространство за пределами региона на евразийском материке; числа на оси – шкала количества видов в омбротопах – секторах океаничности/континентальности [17]

биома «лес умеренно холодной зоны» и, особенно, со спектром ЖФ биома «лес умеренно теплой зоны» связано с ее относительной молодостью ввиду недавнего господства ледниковых и водно-ледниковых покровов на территории региона в течение эпохи позднелейстоценового поздневалдайского ледникового, миграционным характером флоры и формированием в условиях недостаточной теплообеспеченности. Ледниковый и водный покровы полностью уничтожили более богатую и разнообразную древесно-кустарниковую флору микулинского межледникового, известную по ископаемым остаткам на территории СЗВЕ [7]. Только после деградации ледового покрова и приледниковых бассейнов на освободившуюся сушу начали проникать прежде всего наиболее устойчивые к неблагоприятным условиям представители фанерофитов, сохранявшихся в рефугиумах в различных секторах перигляциальной зоны за пределами региона [1, 7, 11].

С другой стороны, различия в соотношениях жизненных форм флоры региона и лесных биомов земного шара связана с принци-

пиальным отличием флоры как особого, биотического, типа организации живой материи от биома как экосистемного типа соответствующей организации. Флора региона имеет преимущественно лесной характер, но в ее составе огромную роль играют виды нелесных сообществ, значительная часть из которых в той или иной степени в своем распространении зависит от деятельности человека [18], трансформирующего экологическое пространство лесных биомов и создающего агрофитоценозы. В этой связи в спектре ЖФ флоры СЗВЕ закономерно увеличивается доля терофитов и, соответственно, уменьшается доля фанерофитов.

3.8. Основные закономерности эволюции соотношений ЖФ региональных флористических комплексов и флоры региона в целом

Основное направление эволюции ЖФ – снижение риска повреждения почек возобновления за счет все большего их укрытия у поверхности земли – хорошо прослеживается как в пределах

региональных лесных комплексов (бореального и умеренного) и региональной флоры в целом: в этой связи исходным типом ЖФ являются фанерофиты. Этот тезис можно проиллюстрировать выявленными трендами изменения основных типов ЖФ флоры СЗВЕ и ее региональных бореального и умеренного комплексов (рис. 11) в сопоставлении с соответствующими трендами изменения основных типов ЖФ лесных биомов земного шара (умеренно холодной и умеренно теплой зон).

Линейные тренды отражают основные тенденции изменения соотношений ЖФ. Они наиболее близки у региональной флоры в целом и ее бореального комплекса. На рис. 11 они изображены линией 1 (флора) и линией 2 (бореальный комплекс) соответственно. Помимо этого, аналогичные тенденции характерны для соотношений ЖФ умеренного комплекса региональной флоры (линия 3). Эти тренды наглядно подчеркивают большое сходство в закономерностях рассмотренных спектров ЖФ лесных бореального и умеренного комплексов, а также региональной флоры в целом. Во всех случаях явно прослеживается общая закономерность: увеличение видового разнообразия с большей защищенностью почек возобновления при дефиците тепла.

В то же время тенденция изменения соотношения жизненных форм биома «лес умеренно теплой зоны» (рис. 11, линия 5) имеет прямо противоположную направленность, что обусловлено его формированием в условиях с высокой теплообеспеченностью, которая существовала в северной половине Голарктики (включая территорию региона) только до начала плейстоцена. В подобном температурном режиме эволюция была направлена в сторону выработки жизненных форм, не прячущих свои почки возобновления под дополнительными покровами (таких как почва, вода и т. д.) помимо формируемых растениями защитных структур (например, почечных чешуй, опушения и т. д.).

Сильная обедненность региональной флоры фанерофитами обусловлена закономерностями ее развития в эпоху после деградации поздневалдайского оледенения [2]. Можно отметить три существенных аспекта: во-первых, ледниковая эпоха полностью элиминировала фанерофиты не только на территории региона, но и в прилегающей перигляциальной зоне; во-вторых, в этой связи представители фанерофитов на начальном этапе проиграли в возможности расселения на освободившиеся территории растениям иных жизненных форм с защищен-

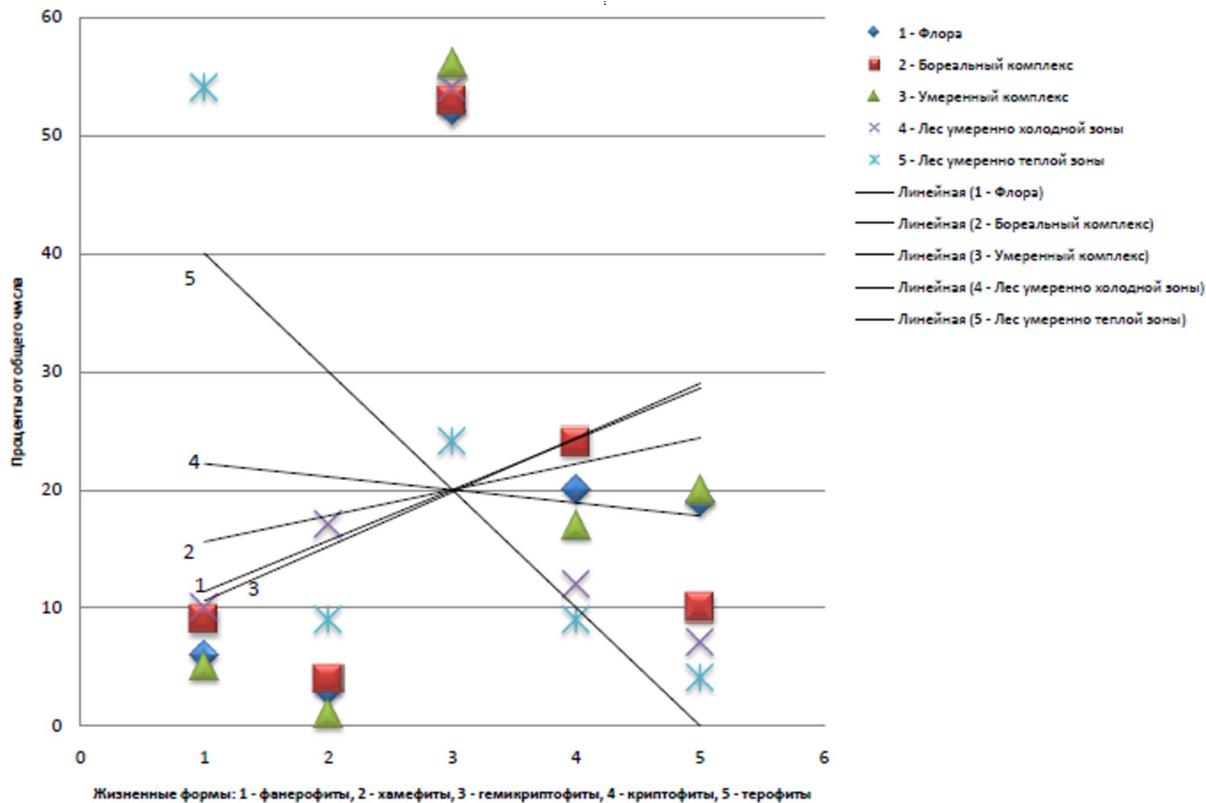


Рис. 11. Жизненные формы и линейные тренды их соотношений основных флористических комплексов, флоры региона в целом и лесных биомов земного шара (умеренно холодного и умеренно теплого (по Уиттэйкеру [22]))

ными тем или иным способом почками возобновления, преобладавшим в перигляциальной зоне; в-третьих, время от поздневалдайского ледниковья до наших дней (от 10 до 20 тысяч лет) в планетарных масштабах можно считать близким к «началу отсчета» для формирования спектра ЖФ, более или менее отражающего в своей структуре температурные возможности региона. *Еще раз надо подчеркнуть, что в понятие «формирование» вкладывается географический, а не биологический смысл* (то есть ЖФ не создаются вновь, а отбираются в результате миграций тем или иным путем с других территорий).

Тренд соотношения ЖФ биома «лес умеренно холодной зоны» (рис. 11, линия 4) в некоторой степени имеет промежуточный характер между соответствующими трендами региональной флоры, ее бореального и умеренного комплексов, и трендом биома «лес умеренно теплой зоны».

Бедность фанерофитами (деревьями, кустарниками, кустарничками, одревесневающими лианами и эпифитами) региональной флоры по сравнению с биомам «лес умеренно холодной зоны» и, особенно с биомам «лес умеренно теплой зоны», кроме того, свидетельствует о существовании свободных экологических ниш в региональных экосистемах, которые обязательно будут заполняться выходцами из соответствующих природных зон, в том числе и с других континентов. В частности, развитие индивидуальных дачных и садоводческих хозяйств привело к значительному расширению ассортимента выращиваемых в регионе декоративных и плодовых лиан, кустарничков, кустарников и деревьев, многие из которых способны к акклиматизации на СЗВЕ. Таким путем флора региона уже на рубеже 3-го тысячелетия обогатилась рядом фанерофитов, например *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Aronia mitschurinii* A. Skvorts. et Maytulina, *Hippophae rhamnoides* L. и т. д. Расселение первоначально происходит благодаря человеку в местообитаниях с нарушенным естественным покровом, например, вдоль автомобильных и железных дорог (например, *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Malus domestica* (L.) Mill.), по открытым берегам водоемов (*Salix repens* L.). Потепление климата создает предпосылки для натурализации этих видов, а включение их плодов в пищевую рацион птиц и животных создает возможность для дальнейшего внедрения их в состав природных и полуприродных экосистем региона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В серии предыдущих публикаций с анализом экологической структуры флоры СЗВЕ было показано, что флора региона (биотический уровень) по температурным характеристикам ареалов слагающих ее видов *имеет более умеренный характер*, чем предполагают современные условия теплообеспеченности региона [18].

Общий фитоценотический спектр флоры СЗВЕ характеризуется высокой концентрацией числа видов в 10 ведущих классах (62%) с преобладанием в совокупности интразональной растительности (опушечная, луговая, болотная, прибрежно-водная и приморская) при заметной совокупной доле (15%) зональной лесной растительности (класса широколиственных лесов *Quercus-Fagetum* и класса бореальных лесов *Vaccinio-Piceetum*) и чуть меньшей совокупной долей азональной синантропной растительности (12%). Иными словами, несмотря на принадлежность территории к лесной зоне (тайги и, отчасти, подтайги), на биоценоцистическом уровне *наибольшее число видов флоры принимает участие в сложении нелесных сообществ* [15–17].

В дополнение к уже отмеченным особенностям флоры СЗВЕ структура ее спектра ЖФ с пониженной ролью фанерофитов (биомный аспект) особенно ярко подчеркивает «молодость» и «отставание» в освоении экологических ниш, которые предоставляет современный температурный режим природной зональности; то есть *планетарные закономерности теплообеспеченности предоставляют гораздо большие возможности в формировании лесного растительного покрова в регионе, чем они уже реализованы молодой флорой СЗВЕ*.

Сравнительный анализ спектров ЖФ региональных флористических комплексов, флоры СЗВЕ и соответствующих биомов земного шара показал следующее.

1. Структура спектра ЖФ флоры СЗВЕ в целом и структуры спектров ЖФ отдельных комплексов имеют свои специфические черты, обусловленные не только современным уровнем теплообеспеченности, но и относительно недавней историей формирования наземных экосистем региона (не более 20 тысяч лет).

2. Флора СЗВЕ, несмотря на явное численное господство в своей структуре видов зональных лесных комплексов (бореального и умеренного), в значительной степени обеднена фанерофитами по сравнению с биомам «лес умеренно холодной зоны» и, особенно, с биомам «лес умеренно теплой зоны», что связано с относи-

тельной молодостью природных экосистем региона, миграционным характером региональной естественной флоры и формированием на начальном этапе в условиях недостаточного теплообеспечения.

3. Структуры спектров ЖФ отдельных флористических комплексов – в той или иной степени соответствуют спектрам ЖФ биомов, в которых совокупности представляющих их видов имеют свой температурный оптимум.

3.1. Особенности структуры объединенного спектра ЖФ региональных арктического и гипоарктического комплексов указывают на сопряженное формирование этих холодостойких флористических комплексов и тундровой растительности, происходившее в регионе в течение позднего плейстоцена.

3.2. Структура спектра ЖФ регионального бореального комплекса по сравнению со спектром ЖФ биома земного шара «лес умеренно холодной зоны» имеет большую в 2 раза долю криптофитов (24 и 12% соответственно) и значительно меньшую (более чем в 4 раза) долю хамефитов (4 и 17% соответственно), при этом роль терофитов отличается незначительно (10 и 7% соответственно), в то же время гемикриптофиты (55 и 54% соответственно) и фанерофиты (9 и 10% соответственно) представлены почти одинаково, что в значительной степени сближает оба спектра.

3.3. В структуре спектра ЖФ умеренный комплекс флоры региона несет наиболее выраженные следы воздействия плейстоценовых ледниковых эпох, особенно поздневалдайского ледникового, обусловившие резкое обеднение представителей с почками возобновления над поверхностью земли, наименее защищенны-

ми от климатического воздействия. С другой стороны, значительное возрастание роли терофитов связано, несомненно, с формированием агрофитоценозов, в составе которых в лесную флору региона они проникли как сорные (сегетальные) растения, причем их местные популяции уже в исторический период прошли эволюционный отбор на устойчивость к региональным климатическим и эдафическим (почвенным) условиям.

3.4. Коренные различия в структурах спектров ЖФ как криомеридиональных, так и мезомеридиональных видов субмеридионального комплекса СЗВЕ и соответствующих им природных биомов земного шара являются, по-видимому, с одной стороны, следствием развития плейстоценовых ледовых и водных покровов на территории региона (обеднение хамефитами и фанерофитами), а с другой стороны, следствием усиливающегося антропогенного воздействия в исторический период (увеличение терофитов, большинство из которых является сорными растениями).

4. Свободные экологические ниши фанерофитов в региональных экосистемах в перспективе способны успешно заполняться выходцами из соответствующих природных зон, в том числе и других континентов, расселение которых первоначально происходит благодаря человеку в местообитаниях с нарушенным естественным покровом. Потепление климата создает предпосылки для натурализации этих видов, а включение их в пищевую рацион птиц и животных создает возможность для дальнейшего внедрения в природные и полуприродные экосистемы региона.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Бубырева ВА, Теплякова ТЕ. Николай Александрович Миняев: флорогенетик, систематик, педагог (1909–1995). Вестник СПбГУ Сер Биол. 2013;3(3):169-80.
2. Будыко МИ. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеиздат; 1980.
3. Виймстра ТА. Палеоботаника и изменение климата. В кн.: Изменения климата. Л.: Гидрометеиздат; 1980. с. 44-70.
4. Воронов АГ. Геоботаника. М.: Высшая школа; 1963.
5. Гамалей ЮВ. Транспортная система сосудистых растений: Происхождение, структура, функции, развитие, анализ разнообразия типов по таксономическим и эколого-географическим группам растений, эволюция и экологическая специализация транспортной системы. СПб.: Изд-во СПбГУ; 2004.

6. Григорьев АА. Закономерности строения и развития природной среды. М.: Мысль; 1966.
 7. Гричук ВП. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука; 1989.
 8. Дорофеев ПИ. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР: Вып. 4. М., Л.; 1964. с. 5-180.
 9. Камелин РВ. Процесс эволюции растений в природе и некоторые проблемы флористики. В кн.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука; 1987. с. 36-42.
 10. Маевский ПФ. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2014.
 11. Миняев НА. История развития флоры северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена: Доклад о работах, представленных к защите на соискание ученой степени доктора биологических наук. Л.: ЛГУ; 1966.
 12. Миркин БМ, Наумова ЛГ, Соломещ АИ. Современная наука о растительности. М., Логос; 2002.
 13. Секретарева НА. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК; 2004.
 14. Тарлинг ДГ. Геологические и геофизические аспекты ледниковых эпох. В кн.: Изменения климата. Л.: Гидрометеоздат; 1980. С. 16-44.
 15. Теплякова ТЕ. Основные факторы экологического пространства флоры Северо-Запада Восточной Европы. Биосфера. 2012;4:27-68.
 16. Теплякова ТЕ. Экотопические структуры основных флористических комплексов Северо-Запада Восточной Европы. I: Арктический, гипоарктический и бореальный. Биосфера. 2012;4:177-205.
 17. Теплякова ТЕ. Экотопические структуры основных флористических комплексов Северо-Запада Восточной Европы. II: Умеренный, субмеридиональный и меридиональный. Биосфера. 2012;4:397-426.
 18. Теплякова ТЕ. Экологический анализ флоры северо-запада Восточной Европы. В кн.: Материалы X Международной школы-семинара «Толмачевские чтения». Краснодар; 2014. с. 148-9.
 19. Теплякова ТЕ. Экологический анализ флоры северо-запада Восточной Европы: итоги и значение для формирования системы экологической безопасности региона. Региональная экология. 2015;2(37):33-43.
 20. Толмачев АИ. Введение в географию растений. Л.; 1974.
 21. Тушинский ГК, Давыдова МИ. Физическая география СССР. М.: Просвещение; 1976.
 22. Уиттэйкер РХ. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс; 1980.
 23. Цыганов ДН. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М.; 1976.
 24. Юрцев БА. Флора как природная система. Бюлл МОИП отд биол. 1982;8(4):3-22.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Bubyreva VA, Teplyakova TE. [Nikolai Aleksandrovich Miniayev: Florogeneticist, taxonomist, pedagogue (1909–1995)]. Vestnik SPbGU Ser Biol. 2013;3(3):169-80. (In Russ.)
 2. Budyko MI. Klimat v Proshlom i Buduschem. Leningrad, Gidrometeoizdat; 1980.
 3. Viymstra TA. [Paleobotany and Climatic Changes]. In: Izmeneniye Klimata. Leningrad, Gidrometeoizdat; 1980. P. 44-70. (In Russ.)
 4. Voronov AG. Geobotanika. Moscow, Vusshaya Shkola; 1963.
 5. Gamaley YuV. Transportnaya Sistema Sodudistyykh Rasteniy. Saint Petersburg, Izdatelstvo SPbGU; 2004.
 6. Grigoryev AA. Zakonomernosti Stroyeniya i Razvitiya Prirodnoy Sredy. Moscow, Mysl'; 1966.
 7. Grichuk VP. Istoriya Flory i Rastitelnosti Russkoy Ravniny v Pleistotsene. Moscow, Nauka; 1989.
 8. Dorofeyev PI. [New data on Pleistocene Floras of Belorussia and Smolensk Oblast]. In: Materialy po Istorii Flory i Rastitelnosti SSSR. Vypusk 4. Moscow-Leningrad; 1964. P. 5-180.
 9. Kamelin RV. [The process of evolution of plants in Nature and some floristic problems]. In: Teoreticheskiye i Metodicheskiye Problemy Sravnitelnoy Floristiki. Leningrad, Nauka; 1987. P. 36-42.
 10. Mayevskiy PF. Flora Sredney Polosy Yevropeyskoy Chasti Rossii. Moscow, KMK; 2014.
 11. Miniayev NA. Istoriya Razvitiya Flory Severo-Zapada Yevropeyskoy Chasti

- RSFSR s Kontsa Pleistotsena. PhD Theses. Leningrad, LGU; 1966.
12. Mirkin BM, Naumova LG, Solomesh AI. *Sovremennaya Nauka o Rastitelnosti*. Moscow, Logos; 2002.
 13. Sekretareva NA. *Sosudistye Rateniya Rossiyskoy Arktiki i Sopredelnykh Territoriy*. Moscow, KMK; 2004.
 14. Tarling DG. [Geological and geophysical aspects of Glacial Epochs]. In: *Izmeneniya Klimata*. Leningrad, Gidrometeoizdat; 1980. P. 16-44.
 15. Tepliakova TYe. [The main factors of the ecological space of flora in the northwest of Eastern Europe]. *Biosfera*. 2012;4:27-68.
 16. Tepliakova TYe. [The ecotopic structures of the main floristic complexes of the northwest of Eastern Europe. I. Arctic, Hypoarctic and Boreal]. *Biosfera*. 2012;4:177-205.
 17. Tepliakova TYe. [The ecotopic structures of the main floristic complexes of the northwest of Eastern Europe. II. Temperate, Submeridional and Meridional]. *Biosfera*. 2012;4:177-205.
 18. Tepliakova TYe. [Ecological analysis of flora of northwest of Eastern Europe]. In: *Materialy X Mezhdunarodloy Shkoly-Seminara "Tolmachevskiye Chteniya"*. Krasnodar; 2014. P. 148-9.
 19. Tepliakova TYe. [Ecological analysis of flora of northwest of Eastern Europe: Results and their significance for developing a system of environmental safety of the region]. *Regionalnaya Ekologiya*. 2015;2(37):33-43.
 20. Tolmachev AI. *Vvedeniye v Geografiyu Rasteniy*. Leningrad; 1974.
 21. Tushinskiy GK, Davydova MI. *Fizichaskaya Geografiya SSSR*. Moscow, Prosvescheniye; 1976.
 22. Wittaker RH. *Communities and Ecosystems*. London: Collier Macmillan; 1970.
 23. Tsyganov DN. *Ekomorfy Flory Khvoino-Shirokolistvennykh Lesov*. Moscow; 1976.
 24. Yurtsev DN. [Flora as a natural system]. *Bulleten MOIP Ser Biol*. 1982;8(4):3-22.
 25. Raunkiaer C. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford, Clarendon Press; 1934.
 26. Rothmaler W. *Exkursionflora: Berlin, Kritischer Band*; 1976.

