

УДК 581.526.45 (1-924.9)

DOI: 10.26456/vtbio464

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЕ ПОДГОЛЬЦОВЫХ И ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ СО СХОДНЫМ НАБОРОМ ДОМИНАНТОВ*

И.Б. Кучеров¹, К.В. Щукина¹, А.А. Зверев^{2,3}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

²Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск

³Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

На основе выборки из 164 геоботанических описаний проведено сравнение гераниевых (*Geranium sylvaticum*), аконитовых (*Aconitum septentrionale*), ландсдорфвейниковых (*Calamagrostis langsdorffii*) и двукисточниковых (*Phalaroides arundinacea*) подгорных лугов Северного и Среднего Урала с аналогичными пойменными лугами Русской равнины. Сходство наборов доминантов и внешнего облика подгорных и пойменных лугов и преобладание мезоэвтрофных, в том числе нитрофильных гигромезофитов в их составе обусловлено сходными условиями влажности и минерального богатства почв при высокой влажности воздуха. При сопоставлении подгорных и предгорных ценофлор Урала и Предуралья дополнительным фактором общности выступает сходное «ядро» ценофлор, сформированное евросибирскими видами бетулярного высокотравья. Различия в наборе субдоминантов и сопутствующих видов на однотипных подгорных и пойменных лугах порождены региональными особенностями истории флор и несхождением температурного режима местообитаний. Существенное влияние на видовой состав пойменно- и подгорнолуговых сообществ и на пропорции спектров их ценофлор оказывает принадлежность ценофлоры к тому или иному речному бассейну.

Ключевые слова: Европейская Россия, подгорные луга, пойменные луга, флористическое сходство, Урал.

При первом же знакомстве с подгорным поясом гор Урала бросается в глаза ярко выраженное физиономическое сходство многих типов подгорных и пойменных лугов. Как в низкой пойме рек таежной зоны Русской равнины, так и в нижней части подгорного

* Работа И.Б. Кучерова и К.В. Щукиной выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме № 126020616772-4, А.А. Зверев – согласно госзаданию ЦСБС СО РАН по теме № AAAA-A21-121011290026-9.

пояса Северного и Среднего Урала обычны двукисточниковые (с доминированием *Phalaroides arundinacea*; рис. 1), лангсдорфо- и пурпурновейниковые (с господством соответственно *Calamagrostis langsdorffii* либо *C. purpurea* s.str.), иногда также лисохвостовые (*Alopecurus pratensis*; рис. 2) и костровые (*Bromopsis inermis*) крупнозлаковые луга. В Предуралье и далее на восток к ним добавляются высокоразнотравные луга с господством *Aconitum septentrionale* и экологически близких ему евросибирских бетулярных (от класса *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. 1948) видов (Клеопов, 1941; Камелин, 1998, 2018; Камелин и др., 1999; Кучеров, Зверев, 2022, 2025). На высокой пойме, равно как и в верхней части подгольцового пояса представлены влажные среднеразнотравные луга с господством *Geranium sylvaticum* или (на Северном Урале) родственной *G. krylovii*. В числе сосуществовавших видов выступают *Trollius europaeus*, *Alchemilla* spp. и (особенно на Урале) *Bistorta major*.

Статья посвящена выявлению черт сходства и различия видового состава однотипных (с точки зрения доминантного подхода) подгольцовых и пойменных луговых сообществ, экологической и географической структуры соответствующих ценофлор, в первом приближении – также экологических характеристик их местообитаний.

Использованные данные и методы. В выборку геоботанических описаний, использованную при сравнительном анализе типов луговых сообществ, вошли 164 описания. Из них 69 описаний лугов различных типов выполнены И.Б. Кучеровым. Данные собраны в пойме Верхней Печоры (заповедник «Печоро-Илычский», Предуралье и предгорья Северного Урала, Республика Коми; 1999–2000 г.), в подгольцовом поясе горы Северный Басег (заповедник «Басеги», Средний Урал, Пермский край; 2014 г.) и в пойме р. Кемы (заказник «Ярбозерский бор», бассейн Верхней Волги, Вологодская область; 2013 г.).

Еще 22 описания пурпурновейниковых и двукисточниковых лугов сделаны К.В. Щукиной в пойме р. Вятки, правого притока р. Камы, в ходе полевых исследований 1989 и 1995–2000 гг., преимущественно на территории Лебяжского, Уржумского и Вятско-Полянского районов Кировской области.

Обоими авторами описания выполнялись с оценкой процентов проективных покрытий (ПП) всех видов растений по ярусам; площадь описаний составляла не менее 100 м² в пределах однородного участка луга.

Остальные 73 описания взяты из литературы. В их числе:

– 20 описаний подгольцовых лугов с плато Мань-Пупу-Ньёр (Дёгтева, Дубровский, 2018) и хребта Яны-Пупу-Ньёр (Дёгтева, 1997) (бассейн р. Печоры, Печорский Северный Урал),



А



В

Рис. 1. Двукосточниковые (с *Phalaroides arundinacea*) луга: А – в подгольцовом поясе горы Северный Басег, заповедник «Басеги», Пермский край, VII 2014, В – в пойме р. Валдайки, национальный парк «Валдайский», Новгородская область, VII 2000. Фото И.Б. Кучерова



А



В

Рис. 2. Лисохвостовые (с *Alopecurus pratensis*) луга: А – в подгольцовом поясе горы Северный Басег, заповедник «Басеги», Пермский край, VII 2014, В – в пойме р. Лустовки, заказник «Лисинский», Ленинградская область, VII 2017. Фото И.Б. Кучерова

– 19 описаний аналогичных лугов из Вишерского заповедника и с примыкающей к нему с юга горы Кваркуш (бассейн р. Камы, Вишерский Северный Урал) (Овёснoв А.М., 1948, 1951, 1952),

– 34 описания двукисточниковых лугов из поймы р. Белой (левый приток р. Камы) и ее притоков в заповеднике «Шульган-Таш» и национальном парке «Башкирия» (низкогорья Южного Урала, Республика Башкортостан) (Мартыненко и др., 2005; Ямалов, Султангареева, 2010) (рис. 3).

Для каждой территории описания сгруппированы в типы исходя из доминирования видов (Шенников, 1938). При этом использована интегрированная ботаническая информационная система IBIS 7.2 (Зверев, 2007, 2020), в которой хранятся данные. Описания, выполненные в шкалах Ж. Браун-Бланке, О. Друде или относительных обилий, приведены к шкале ПП (Дёгтева, 1997; Кучеров, 2019).

В результате выделены следующие типы луговых сообществ, представленных как в подгольцовом поясе гор Урала, так и в поймах рек Предуралья и Русской равнины.

1. Гераниевые и купальницевые среднеразнотравные луга высокой поймы и верхней части подгольцового пояса: Мань-Пупу-Ньёр, Шижим, Вишера, Кема.

2. Акониговые луга средней поймы и нижней части подгольцового пояса. Этот тип рассматривается лишь для бассейна Печоры; найти подобные описания из равнинной части бассейна Камы не удалось. Тип не выделен и в подгольцовом поясе Южного Урала. Здесь *Aconitum septentrionale* служит спутником на лугах с господством *Aconogonon alpinum* (Ишбирдин и др., 1996; Ямалов, 2008). Другие упомянутые выше типы лугов отсюда тоже не описаны.

3. Лангсдорфо- и пурпурновейниковые луга низкой поймы и нижней части подгольцового пояса: Мань-Пупу-Ньёр, Шижим, Вишера, Басеги, Вятка.

4. Двукисточниковые крупнотравные луга (на аналогичных экотопах): все обсуждаемые территории, кроме Мань-Пупу-Ньёра.

От вовлечения в анализ таволговых (с господством *Filipendula ulmaria* s.l.) лугов было решено отказаться. Это равнинный тип, лишь изредка встречающийся вдоль нижней границы подгольцового пояса на небольших площадях по краю заболоченных понижений.

Данные по типам лугов, выделенным на разных территориях, сведены в фитоценотические таблицы отдельно для бассейнов Печоры (табл. 1) и Волги и Камы (табл. 2). Флора речного бассейна может рассматриваться как целостная система со свойственными ей чертами видового состава, структуры и истории (Камелин, 1990), что во многом подтверждается при дальнейшем анализе.

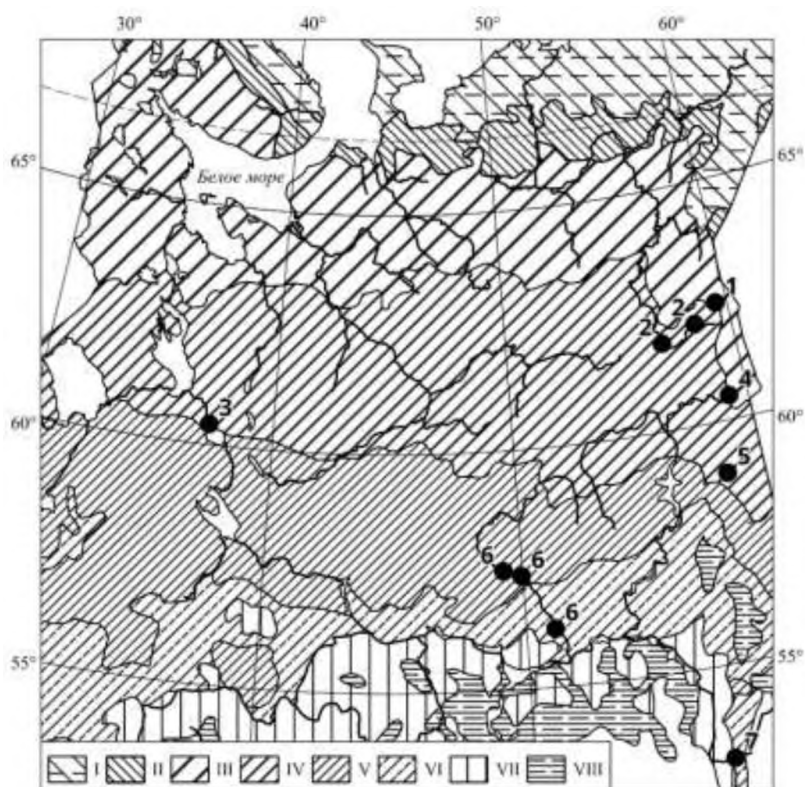


Рис. 3. Местоположение описаний. 1 – плато Мань-Пупу-Ньёр и хребет Яны-Пупу-Ньёр, Печоро-Илычский заповедник; 2 – пойма р. Печоры в районах устья р. Большой Шижим и (ниже по течению) Якшинского борового участка того же заповедника же; 3 – пойма р. Кемы, заказник «Ярбозерский бор»; 4 – Вишерский заповедник и гора Кваркуш, Северный Урал; 5 – заповедник «Басеги», Средний Урал; 6 – пойма р. Вятки в Лебяжском, Уржумском и Вятско-Полянском районах Кировской области; 7 – заповедник «Шульган-Таш» и национальный парк «Башкирия», низкогорья Южного Урала.

Зоны и подзоны (Исаченко, Лавренко, 1980): I – тундра; II – лесотундра и подгольцовые редколесья; III–V – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная, VI – подтайга; VII – широколиственные леса; VIII – луговые степи.

Для каждой из территорий у ценофлор травяного яруса лугов выделенных типов проанализированы их экологические (по отношению к влажности и минеральному богатству почвы) и географические (по широтным и хориономическим геоэлементам) спектры, а также спектры биоморф. Все спектры рассчитаны с учетом ГП видов (табл. 1, 2). Экологические предпочтения видов оценивались с помощью совмещенных фитоиндикационных шкал Л.Г. Раменского и др. (1956) для Русской равнины и И.А. Цаценкина и др. (1978) для Урала, в обоих случаях с последующими уточнениями (Кучеров, 2019). Данные об

ареалах сосудистых растений, лежащие в основе системы широтных геоэлементов, основаны на картографических материалах Э. Гультена и М. Фриза (Hultén, Fries, 1986) и Х. Мойзеля и др. (Meusel et al., 1965–1992) с уточнениями (Камелин и др., 1999; Кучеров, 2019). Хориономические геоэлементы установлены путем соотношения видовых ареалов с выделами системы флористического районирования Земли (Камелин, 2018). Жизненные формы растений выделены по системе И.Г. Серебрякова (1962) в модификации Т.Г. Полозовой для тайги Европейской России (Кучеров, Милевская, Полозова, 2000).

Для спектров видового состава и хориономических элементов ценофлор каждого из речных бассейнов средствами программ IBIS 7.2 и Statistica 12.0 построены дендрограммы флористического сходства с использованием количественных аналогов бинарного коэффициента Сёренсена-Дайса-Чекановского (рис. 4). Для видовых списков использован индекс *Further simplified Morisita's index of overlap* (Horn, 1966), известный в отечественной геоботанике как «коэффициент Сьеренсена» (Василевич, 1972); в качестве весовых значений выступали средние ПП видов. Для хориономических спектров использован индекс *Percentage similarity* (Renkonen, 1938; Whittaker, 1952), известный в отечественной литературе как «коэффициент сходства Глисона» (Василевич, 1969) и «мера сходства Сьеренсена при процентном выражении веса» (Юрцев, Сёмкин, 1980); при построении элементы спектров взвешены суммами средних ПП видов.

Номенклатура и объем видов сосудистых растений приняты по сводке С.К. Черепанова (1995). Периодизация позднего плейстоцена и голоцена дана по Н.А. Хотинскому (1977).

Таблица 1

Фитоценоотическая и флористическая характеристика травяного яруса
подгольцовых и пойменных лугов бассейна Верхней Печоры

Виды	Типы сообществ по географическим пунктам						
	MPNG	YSG	MPNA	YSA	MPNC	YSC	YSD
<i>Solidago lapponica</i>	80 ²	30 ¹	63 ²	22 ⁺	43 ¹	37 ¹	18 ⁺
<i>Pleurospermum uralense</i>	40 ¹	30 ⁺	38 ¹	22 ⁺	72 ¹	18 ⁺	
<i>Trientalis europaea</i>	80 ¹	10 ⁺	38 ¹	11 ⁺	72 ¹	28 ³	
<i>Bistorta major</i>	80 ⁵	20 ²	75 ⁵		100 ⁵	9 ⁺	
<i>Viola biflora</i>	100 ¹⁴		100 ⁷	34 ³	100 ¹¹	18 ⁺	
<i>Rumex acetosa</i>	60 ¹	40 ¹	100 ¹		100 ²		
<i>Avenella flexuosa</i> subsp. <i>montana</i>	60 ²		75 ¹	11 ⁺	72 ¹		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	60 ¹		50 ¹		57 ²	18 ¹	

<i>Alchemilla murbeckiana</i>	60 ⁵		100 ⁴		100 ¹⁹		
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	60 ¹		38 ³		72 ¹		
<i>Anemonastrum biarmense</i>	40 ¹		38 ¹		72 ²		
<i>Carex vaginata</i>	40 ¹				29 ¹	9 ⁺	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	100 ³³	30 ³	88 ⁴⁰	67 ¹²	100 ²²	91 ³³	18 ³
<i>Geranium krylovii</i>	100 ¹²	70 ²	100 ⁷	67 ³	100 ⁹	46 ²	9 ⁺
<i>Veratrum lobelianum</i>	80 ²	60 ⁴	100 ⁴	78 ¹	100 ²	37 ¹	9 ⁺
<i>Trollius europaeus</i>	20 ⁺	70 ⁷	63 ¹	78 ¹	72 ¹	37 ¹	9 ⁺
<i>Ranunculus subborealis</i>	60 ⁵	30 ¹	50 ⁴	45 ²	100 ⁵	55 ¹	9 ¹
<i>Galium boreale</i>	40 ¹	90 ³	13 ⁺	89 ⁴	29 ¹	46 ¹	9 ¹
<i>Valeriana wolgensis</i>	20 ¹	30 ⁺	38 ¹	45 ¹	43 ¹	64 ¹	9 ¹
<i>Aconitum septentrionale</i>	80 ³	50 ⁺	100 ¹⁸	78 ⁴	86 ²	46 ²	
<i>Angelica sylvestris</i>	40 ¹	50 ²	38 ¹	78 ¹	86 ¹	46 ¹	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	80 ⁸	20 ⁺	88 ⁹	78 ⁴	86 ¹⁴	64 ²	
<i>Geranium sylvaticum</i>	20 ⁺	40 ²	50 ³	45 ²	29 ¹	18 ¹	
<i>Poa pratensis</i>		70 ¹		11 ⁺	15 ⁺	18 ⁺	9 ⁺
<i>Prunella vulgaris</i>		100 ³		34 ¹		9 ⁺	9 ²
<i>Deschampsia cespitosa</i>		90 ⁵		11 ⁺		28 ⁺	18 ⁺
<i>Achillea millefolium</i>		80 ²		11 ⁺		18 ⁺	18 ⁺
<i>Hylotelephium triphyllum</i>		40 ¹		11 ⁺		9 ⁺	9 ⁺
<i>Alchemilla crassicaulis</i>	20 ⁵	40 ⁵				9 ²	
<i>Alchemilla baltica</i>		70 ³		22 ¹		9 ⁺	
<i>Hieracium umbellatum</i>		70 ²		11 ⁺		9 ⁺	
<i>Fragaria vesca</i>		40 ¹		11 ⁺		9 ⁺	
<i>Thalictrum simplex</i> s.l.		40 ¹		11 ²		9 ¹	
<i>Maianthemum bifolium</i>		40 ¹			29 ⁺	18 ⁺	
<i>Agrostis tenuis</i>		70 ¹¹		22 ⁺			9 ⁺
<i>Amoria repens</i>		50 ²		11 ⁺			9 ⁺
<i>Stellaria palustris</i>		40 ⁺				18 ¹	9 ⁺
<i>Leucanthemum vulgare</i>		90 ⁴		22 ¹			
<i>Ranunculus acris</i>		50 ²		22 ¹			
<i>Luzula pallescens</i>		40 ¹		11 ⁺			
<i>Taraxacum officinale</i> s.l.		60 ⁺				9 ⁺	
<i>Cerastium holosteoides</i>		40 ⁺				9 ⁺	
<i>Festuca rubra</i>		60 ¹					

<i>Omalotheca sylvatica</i>		50 ¹				
<i>Rumex acetosella</i>		40 ²				
<i>Trifolium pratense</i>		40 ¹				
<i>Phleum alpinum</i>		30 ⁺	38 ¹		15 ⁺	
<i>Veronica chamaedrys</i>		40 ²		45 ¹		
<i>Cirsium heterophyllum</i>	20 ¹	90 ⁹	25 ¹	78 ⁷	72 ¹	18 ³
<i>Thalictrum kemense</i>	20 ⁺	70 ²	13 ⁺	100 ¹¹	43 ¹	55 ²
<i>Hypericum maculatum</i>	40 ²	60 ³	13 ¹	56 ²	86 ¹⁰	9 ⁺
<i>Equisetum pratense</i>	20 ¹	70 ⁸		78 ¹³		64 ³
<i>Conioselinum tataricum</i>		60 ⁺		89 ¹	15 ⁺	37 ⁺
<i>Vicia sepium</i>		60 ¹		89 ²		55 ¹
<i>Vicia cracca</i>		60 ²		45 ¹		37 ²
<i>Heracleum sibiricum</i>		50 ⁺		56 ⁺		28 ¹
<i>Poa palustris</i>		70 ²	25 ⁺	45 ¹		28 ¹
<i>Lathyrus pratensis</i>		60 ²		56 ²		28 ¹
<i>Veronica longifolia</i>		30 ¹		45 ¹		73 ¹
<i>Angelica decurrens</i>			75 ²			
<i>Anthriscus sylvestris</i> s.l.	20 ²	30 ²	50 ¹	11 ¹	43 ⁺	9 ¹
<i>Athyrium distentifolium</i>	20 ⁺		50 ⁴		57 ²	
<i>Pachypleurum alpinum</i>			38 ¹		43 ⁺	
<i>Geum rivale</i>		30 ⁺	25 ¹	56 ¹		18 ⁺
<i>Athyrium filix-femina</i>				45 ⁺		9 ⁺
<i>Crepis sibirica</i>	20 ¹	20 ²	38 ¹	67 ¹⁰	43 ¹	9 ¹
<i>Milium effusum</i>	20 ¹	30 ⁺	25 ²	45 ²	43 ¹	18 ⁺
<i>Senecio nemorensis</i>		10 ⁺		45 ⁺		55 ¹
<i>Cacalia hastata</i>		10 ⁺		45 ²		55 ¹
<i>Atragene sibirica</i>				56 ¹		46 ¹
<i>Festuca ruprechtii</i>	20 ⁺		13 ⁺		43 ⁺	
<i>Hieracium</i> cf <i>pseudirectum</i>	20 ¹		25 ¹		57 ¹	
<i>Tephrosieris igoschinae</i>			13 ⁺		43 ⁺	
<i>Hieracium vulgatum</i> s.l.					43 ⁺	
<i>Crepis paludosa</i>				22 ⁺	15 ⁺	55 ¹
<i>Viola epipsila</i>						46 ³
<i>Linnaea borealis</i>						37 ³

<i>Calamagrostis purpurea</i>						18 ⁶	
<i>Angelica archangelica</i>	20 ¹	10 ⁺		11 ⁺		46 ¹	46 ¹
<i>Ranunculus repens</i>		20 ⁺		22 ⁺		46 ¹	91 ⁵
<i>Carex acuta</i>		10 ⁺		11 ⁺		28 ¹	37 ³
<i>Caltha palustris</i>		10 ⁺				28 ¹	37 ⁸
<i>Carex aquatilis</i>						46 ¹	28 ²
<i>Mentha arvensis</i>		10 ⁺				9 ⁺	46 ¹
<i>Phalaroides arundinacea</i>				11 ⁺			100 ³⁹
<i>Equisetum fluviatile</i>						9 ⁺	37 ²
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l.	20 ¹	80 ⁴	25 ¹	100 ⁸	43 ¹	74 ¹¹	46 ⁺
<i>Alopecurus pratensis</i> s.l.	40 ²	50 ²	50 ⁴	45 ¹	43 ¹	28 ⁺	37 ²
<i>Myosotis palustris</i> s.l.	40 ⁺	30 ⁺	38 ⁺	34 ⁺	43 ⁺	18 ⁺	46 ¹
<i>Equisetum sylvaticum</i>	20 ¹	30 ¹	38 ⁴	45 ³	29 ³	64 ⁶	
<i>Rubus saxatilis</i>	40 ¹	30 ¹	25 ¹	45 ¹	72 ²	28 ²	
<i>Stellaria bungeana</i>	40 ¹		50 ²	45 ¹	57 ²	28 ¹	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	40 ⁹		38 ¹	11 ²	57 ³	37 ¹	
<i>Rubus arcticus</i>	40 ¹	10 ⁺	25 ¹		29 ⁺	28 ⁺	
<i>Pedicularis compacta</i>		10 ⁺	38 ⁺		43 ⁺		
<i>n</i> ($\Sigma = 61$)	5	10	8	9	7	11	11
Экоэлементы ценофлор по отношению к богатству почвы, %							
Олиготрофы	-	-	-	-	+	-	-
Олигомезотрофы	4	1	2	-	3	6	-
Мезотрофы	38	47	29	34	52	28	5
Мезоэвтрофы	57	49	69	61	45	63	45
Эвтрофы	1	3	+	5	+	3	50
Экоэлементы ценофлор по отношению к влажности почвы, %							
Ксеромезофиты	-	+	+	-	+	-	-
Сухолуговые мезофиты	+	20	1	11	1	1	1
Влажнолуговые мезофиты	42	55	33	55	44	32	10
Гигромезофиты	57	24	65	32	55	56	10
Мезогигрофиты	1	1	1	2	+	8	55
Гигрофиты	-	+	-	+	-	3	22
Гелофиты	-	-	-	-	-	+	2
Широтные геоэлементы ценофлор и их объединения, %							
Арктический и арктоальпийский	-	+	-	-	-	-	-

Гипоарктический и гипоарктомонтанный	19	3	16	6	27	2	1
Бореальный	75	49	77	67	67	72	24
Бореонеморальный	5	13	7	19	5	16	5
Неморальный	-	-	-	-	-	+	-
Полизоональный	1	35	+	8	1	10	70
Хориономические геоэлементы ценофлор и их объединения, %							
Плюрирегиональный	-	+	+	-	+	-	-
Голарктический	44	14	40	27	33	42	66
Восточноамерикано-евразийский и атлантический	1	2	5	2	2	2	2
Евразийский и евразийско- западноамериканский	27	25	34	26	25	19	20
Евросибирский	17	26	11	19	21	20	4
Евросибирско- и европейско- средиземноморские	6	24	8	22	17	14	7
Европейский и уральский	5	9	1	4	2	3	1
Азиатский и сибирский	-	+	1	+	+	+	-
Группы жизненных форм в составе ценофлор, %							
Всходы деревьев и кустарников	-	1	-	1	+	1	+
Кустарнички и полукустарнички	1	+	1	-	1	3	+
Поликарипические травы:							
стебнекорневые	-	2	1	+	+	1	+
длиннокорневищно- стебнекорневые	1	2	+	3	1	1	1
длиннокорневищные	40	29	38	36	31	54	72
короткорневищные	44	36	45	41	47	22	5
рыхлодерновинные	1	13	3	6	1	1	3
плотнoderновинные	2	4	-	+	1	+	+
корнеотпрысковые	7	2	7	3	12	2	-
столонообразующие	1	2	1	4	2	10	15
надземноползучие	1	3	2	3	2	2	3
клубневые и луковичные	-	1	-	+	-	+	+
Монокарпические травы	2	5	2	3	2	3	1

Примечания: в заголовке таблицы для типов сообществ по отдельным территориям использованы составные буквенные идентификаторы: MPN – плато Мань-Пупу-Ньёр и хребет Яны-Пупу-Ньёр, YS – пойма р. Печоры в пределах Якшинского участка Печоро-Илычского заповедника и в районе устья р. Большой Шижим; дуга: G – гераниевые, A – аконитовые, C – лангсдорфо- и пурпуровойниковые, D – двукисточниковые.

Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП) (%). Детерминантные группы выделены серым фоном и жирной рамкой; виды в них сортированы по убыванию встречаемости во всем массиве описаний таблицы. У доминантов и субдоминантов значения постоянства и ПП выделены полужирным шрифтом. Среднее ПП видов менее 0.5% отмечено плюсом «+». Исключены сопутствующие виды со встречаемостью 20% и менее в каждом из типов сообществ, всходы и поросль деревьев и кустарников; *n* – число описаний. В спектрах эко- и геоэлементов ценофлор «+» – присутствие элемента в спектре с весом менее 1% (с учетом округления), «-» – отсутствие элемента в спектре.

Таблица 2

Фитоценотическая и флористическая характеристика травяного яруса
подгольцовых и пойменных лугов бассейна рек Волги и Камы

Виды	Типы сообществ по географическим пунктам									
	ViG	KG	ViC	BasC	VyaC	ViD	BasD	BD	VyaD	KD
<i>Ranunculus subborealis</i>	100 ⁶		20 ¹	1 ⁺		22 ¹				
<i>Omalotheca norvegica</i>	60 ²		20 ⁺			11 ⁺				
<i>Hieracium pseudorectum</i>	60 ²					11 ⁺	23 ⁺			
<i>Anemonastrum biarmense</i>	100¹⁰		20 ¹							
<i>Avenella flexuosa</i> subsp. <i>montana</i>	100 ⁵		20 ¹							
<i>Luzula frigida</i>	80 ²									
<i>Phleum alpinum</i>	60 ³									
<i>Euphrasia frigida</i>	60 ²									
<i>Tephrosia igoschiae</i>	60 ²									
<i>Pachypleurum alpinum</i>	40 ¹									
<i>Valeriana wolgensis</i>	40 ¹		40 ¹	1 ⁺		56 ¹	8 ⁺			
<i>Alchemilla crassicaulis</i>	100²¹		40 ⁶			66 ⁴	23 ⁺			
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	100⁹		20 ⁺			34 ¹	16 ⁺			
<i>Geranium krylovii</i>	100¹⁵		40 ¹			34 ¹				
<i>Viola biflora</i>	100 ⁵		80 ³			44 ³				
<i>Alopecurus glaucus</i>	40 ²		60 ²			44 ³				
<i>Pedicularis compacta</i>	40 ¹		40 ¹			34 ¹				
<i>Geranium sylvaticum</i>	20 ¹	2 ⁴	80¹⁰	4 ²	12 ⁺	89 ⁴	100 ⁴	18 ¹		
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	60 ²	1 ⁺	40 ¹	2 ²		66 ²	62⁷	14 ⁺		
<i>Hypericum maculatum</i>	60 ³	4 ⁶				56 ²	100 ⁵	9 ⁺		
<i>Campanula glomerata</i>	60 ²	2 ¹				56 ¹	54 ⁺			
<i>Angelica sylvestris</i>	80 ³	2 ¹	60 ²	4 ¹		89 ³	100 ⁴	36 ¹		
<i>Vicia sepium</i>	40 ¹	3 ⁺	20 ⁺	4 ¹		34 ¹	77 ¹	36 ¹		

<i>Crepis sibirica</i>	60 ²	1 ¹	20 ¹	2 ¹		78 ⁶	46 ¹	26 ¹		
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	60 ²		100 ³³	4 ⁴⁸		100 ²¹	31 ¹	14 ¹		
<i>Veratrum lobelianum</i>	80 ³		80 ⁵	3 ¹		56 ¹	84 ³	30 ¹		
<i>Cirsium heterophyllum</i> s.l.	100 ³		60 ²	2 ⁺		78 ²	84 ¹	50 ¹		
<i>Thalictrum minus</i> s.l.	60 ²		20 ¹	1 ⁺		78 ⁴	92 ²	3 ⁺		
<i>Trollius europaeus</i>	80 ⁵	3 ⁹	60 ³		12 ⁺	56 ¹	54 ¹	53 ¹		
<i>Bistorta major</i>	100 ⁴	1 ⁵	40 ¹			34 ¹	84 ⁷	88 ²		14 ⁺
<i>Poa pratensis</i>	100 ¹¹	1 ⁺	20 ¹			34 ¹	31 ⁺	20 ⁺		
<i>Rumex acetosa</i>	60 ³	2 ¹	40 ¹			66 ¹	84 ¹	6 ⁺		
<i>Ranunculus auricomus</i>		2 ⁺			25 ⁺		8 ⁺	3 ⁺		
<i>Cirsium setosum</i>		2 ¹			25 ⁺			18 ⁺	22 ²	
<i>Galium album</i>		4 ⁵					16 ⁺	3 ⁺	7 ¹	
<i>Phleum pratense</i>		4 ¹					8 ⁺	20 ¹		14 ⁺
<i>Carex pallescens</i>		2 ⁺					16 ⁺	20 ¹		
<i>Ranunculus polyanthemos</i>		2 ⁺					8 ⁺	6 ⁺		
<i>Equisetum arvense</i>		2 ¹						6 ⁺	7 ⁺	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2	2 ¹					8 ⁺			
<i>Ajuga reptans</i>	2	2 ¹					8 ⁺			
<i>Stellaria graminea</i>	2	4 ²						18 ⁺		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	2	2 ¹						12 ⁺		
<i>Hieracium umbellatum</i>	2	2 ¹						12 ⁺		
<i>Potentilla erecta</i>	2	4 ¹						3 ⁺		
<i>Trifolium pratense</i>	2	2 ²						3 ⁺		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2	4 ¹								14 ⁺
<i>Centaurea phrygia</i>		4 ¹¹								
<i>Alchemilla monticola</i>		3 ⁶								
<i>Clinopodium vulgare</i>		3 ³								
<i>Knautia arvensis</i>		3 ²								
<i>Picris hieracioides</i>		3 ²								
<i>Leontodon hispidus</i>		3 ²								
<i>Pimpinella saxifraga</i>		3 ¹								
<i>Briza media</i>		3 ⁺								
<i>Alchemilla subcrenata</i>		2 ²								
<i>Centaurea scabiosa</i>		2 ²								
<i>Plantago lanceolata</i>	1	2 ⁺								

<i>Leontodon autumnalis</i>	1	2 ⁺							
<i>Deschampsia cespitosa</i>		2 ⁺		1 ⁺		84 ¹	24 ¹		
<i>Agrostis tenuis</i>		3 ¹		1 ⁺		62 ¹			
<i>Veronica chamaedrys</i>		4 ³				92 ³	18 ⁺		
<i>Alchemilla acutiloba</i>		4 ¹⁶				54 ¹			
<i>Festuca rubra</i>		2 ¹				46 ⁺			
<i>Dactylis glomerata</i>		3 ⁸				8 ⁺	59 ¹		14 ⁺
<i>Achillea millefolium</i>		3 ¹				23 ⁺	30 ¹		14 ⁺
<i>Festuca pratensis</i>		4 ⁴					30 ⁺		
<i>Aegopodium podagraria</i>		3 ³					50 ¹		
<i>Geranium pratense</i>		2 ¹		12 ⁺			56 ¹		43 ²
<i>Trifolium medium</i>		2 ⁹					18 ⁺		28 ¹
<i>Valeriana officinalis</i>		2 ¹					12 ⁺		57 ¹
<i>Crepis paludosa</i>	20 ⁺	1 ¹	60 ³	1 ⁺		34 ¹	3 ⁺		
<i>Equisetum sylvaticum</i>			80 ⁵	1 ¹		11 ¹	16 ⁺	20 ¹	
<i>Myosotis nemorosa</i>	20 ⁺		60 ¹						
<i>Ligularia sibirica</i>	20 ⁺		40 ¹						
<i>Allium schoenoprasum</i>			40 ¹						
<i>Parnassia palustris</i>			40 ¹						
<i>Geum rivale</i>	1 ⁺	40 ¹	3 ⁴			34 ¹	92 ⁹	80 ²	28 ⁺
<i>Aconitum septentrionale</i>		40 ⁴	3 ¹³			89 ⁴	77 ⁴	24 ⁺	
<i>Cirsium oleraceum</i>	1 ⁺		2 ¹	12 ¹			32 ¹		
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>			3 ¹				16 ⁺		
<i>Cerastium davuricum</i>			2 ¹				16 ⁺		
<i>Cicerbita uralensis</i>			2 ²					9 ⁺	
<i>Poa trivialis</i>			2 ¹					6 ⁺	
<i>Cacalia hastata</i>			2 ⁺					3 ⁺	
<i>Milium effusum</i>	20 ⁺	20 ¹	2 ¹			66 ²	8 ⁺	12 ⁺	
<i>Conioselinum tataricum</i>		20 ¹	2 ⁺			56 ²	84 ⁺	18 ⁺	
<i>Angelica decurrens</i>		20 ⁺	3 ¹			22 ⁺	69 ¹		
<i>Anthriscus sylvestris subsp. aemula</i>			3 ²			44 ²	62 ²	9 ⁺	
<i>Stellaria bungeana</i>			4 ³			44 ¹	38 ¹		
<i>Glechoma hederacea</i>			2 ²				92 ²	50 ¹	14 ⁺
<i>Lamium album</i>			3 ¹				46 ⁺	12 ⁺	

<i>Ranunculus repens</i>			20 ⁺	2 ⁷	25 ¹	11 ⁺	31 ⁺	50 ¹	22 ⁴	14 ⁺
<i>Galeopsis bifida</i>				2 ⁺			23 ¹	36 ¹		
<i>Carex vulpina</i>					50 ¹				22 ³	
<i>Calamagrostis purpurea</i>					100 ⁵⁸		46 ⁶		7 ²	
<i>Carex acuta</i>					62 ¹⁴		8 ⁺	3 ⁺	50 ⁵	28 ²
<i>Carex cespitosa</i>		1 ¹			38 ³		8 ⁺	20 ¹		57 ⁸
<i>Pleurospermum uralense</i>	20 ⁺		20 ⁺			34 ¹	54 ¹			
<i>Poa sibirica</i>				1 ⁺		34 ¹	46 ⁺			
<i>Stellaria holostea</i>	20 ⁺	1 ⁺				11 ⁺	69 ¹	9 ⁺		
<i>Lathyrus vernus</i>	20 ⁺				12 ⁺	11 ¹	46 ¹	3 ⁺		
<i>Oberna behen</i>		1 ⁺				11 ⁺	54 ¹			
<i>Aconogonon alpinum</i>				1 ⁺			100 ¹²	14 ⁺		
<i>Alchemilla lindbergiana</i>				1 ⁺			84 ¹			
<i>Lathyrus gmelinii</i>							62 ¹	3 ⁺		
<i>Poa insignis</i>							69 ¹			
<i>Myosotis imitata</i>							69 ⁺			
<i>Chaerophyllum prescottii</i>			1 ¹				77 ¹	41 ¹		
<i>Veronica longifolia</i>		1 ⁺			38 ¹	11 ¹	77 ²	12 ⁺	57 ¹	100 ⁴
<i>Poa palustris</i>		1 ⁺			12 ¹		46 ⁺	47 ²	36 ²	28 ⁺
<i>Carex atherodes</i>			20 ¹			11 ¹		56 ⁵		
<i>Galium rivale</i>								76 ³		
<i>Polemonium caeruleum</i>								38 ¹		
<i>Lysimachia vulgaris</i>		1 ⁺			12 ³			38 ¹	22 ⁺	57 ²
<i>Angelica archangelica</i>					12 ⁺	11 ¹		38 ¹	14 ¹	72 ²
<i>Bromopsis inermis</i>						11 ⁺	16 ³	36 ¹	64 ⁴	43 ⁸
<i>Ptarmica cartilaginea</i>					12 ⁺				57 ¹	
<i>Thalictrum flavum</i>		1 ¹			12 ⁺				43 ³	86 ⁴
<i>Mentha arvensis</i>					12 ⁺			9 ⁺	28 ¹	14 ⁺
<i>Stachys palustris</i>					12 ¹			6 ⁺	28 ¹	28 ¹
<i>Scutellaria galericulata</i>								6 ⁺	14 ⁺	28 ¹
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l	40 ¹	4 ⁴	80 ¹⁰	4 ²⁰	62 ¹¹	89 ⁴	100 ⁹	100 ²³	72 ²	86 ¹¹
<i>Phalaroides arundinacea</i>	40 ¹		80 ²	3 ⁶	25 ⁴	100 ⁴⁴	100 ⁴⁵	100 ²⁸	100 ⁷⁰	100 ⁵⁹
<i>Galium boreale</i>	20 ⁺	2 ¹			38 ⁺	11 ⁺	54 ¹	62 ²	57 ²	43 ¹
<i>Lathyrus pratensis</i>		4 ²			38 ¹	22 ¹	69 ¹	62 ¹	7 ⁺	43 ¹

<i>Vicia cracca</i>		4 ⁴			50 ⁺	22 ¹	16 ⁺	20 ¹	43 ¹	86 ²
<i>Heracleum sibiricum</i>		4 ¹		4 ³		56 ¹	84 ²	30 ¹	14 ⁺	14 ⁺
<i>Urtica dioica</i>				4 ³	25 ⁺	11 ¹	8 ⁺	47 ¹	36 ¹	43 ²
<i>Alopecurus pratensis</i>	20 ⁺		20 ⁺		12 ⁺	66 ¹	31 ¹	56 ¹	57 ¹	
<i>Ranunculus acris</i>		3 ¹		1 ⁺	12 ⁺		69 ¹	76 ²		14 ⁺
<i>Hylotelephium triphyllum</i>			40 ¹		12 ⁺	11 ⁺	38 ⁺	20 ⁺		28 ⁺
<i>Sanguisorba officinalis</i>	20 ¹		60 ³			22 ¹		70 ²	14 ⁺	
<i>Solidago lapponica</i>	80 ³		20 ⁺			11 ⁺	38 ¹			
<i>n</i> ($\Sigma = 103$)	5	4	5	4	8	9	13	34	14	7
Экоэлементы ценофлор по отношению к богатству почвы, %										
Олигомезотрофы	4	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Мезотрофы	60	53	25	4	57	13	29	8	3	-
Мезоэвтрофы	36	44	70	83	37	51	37	56	23	41
Эвтрофы	1	2	4	13	6	36	34	36	74	59
Экоэлементы ценофлор по отношению к влажности почвы, %										
Ксеромезофиты	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-
Сухолуговые мезофиты	5	24	1	1	+	6	3	6	2	3
Влажнолуговые мезофиты	73	49	25	15	2	27	38	20	9	15
Гигромезофиты	21	25	66	75	69	34	27	35	7	14
Мезогигрофиты	1	1	3	10	12	33	31	32	73	65
Гигрофиты	-	-	4	-	16	1	+	6	9	4
Гелофиты	-	-	-	-	+	-	-	-	1	1
Широтные геоэлементы ценофлор и их объединения, %										
Арктический и арктоальпийский	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гипоарктический и гипоарктомонтанный	35	-	9	-	-	7	1	-	-	-
Бореальный	48	40	70	58	57	42	29	12	3	4
Бореонеморальный	5	21	15	28	12	11	22	35	3	13
Неморальный	1	1	-	-	1	-	1	4	1	1
Лесостепной и степной	-	1	-	-	-	-	8	4	-	-
Полизоальный	10	37	6	14	30	40	39	45	93	82
Хориономические геоэлементы ценофлор и их объединения, %										
Плюрирегиональный	2	-	1	+	1	-	+	+	+	-
Голарктический	15	4	41	45	5	51	35	35	68	53
Восточноамерикано-евразийский и амфиатлантический	11	+	2	3	+	1	6	3	2	1

Евразийский и евразийско-западноамериканский	14	11	15	22	6	21	17	15	10	16
Евросибирский	26	45	6	3	58	5	14	9	2	1
Евросибирско- и европейско-древнесредиземноморские	7	37	23	25	29	15	27	37	17	28
Европейский и уральский	23	3	9	2	1	3	+	1	1	1
Азиатский и сибирский	1	-	1	-	-	2	1	-	-	-
Сибирско-американский	1	-	2	-	-	2	-	-	-	-
Группы жизненных форм в составе ценофлор, %										
Всходы деревьев и кустарников	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Кустарнички и полукустарнички	+	-	+	-	+	-	-	+	-	-
Поликарпические травы:										
стержнекорневые	2	4	2	2	-	1	1	3	1	+
длиннокорневищно-стержнекорневые	+	10	-	+	+	+	9	2	4	1
длиннокорневищные	16	27	43	49	81	58	45	45	82	77
короткорневищные	59	42	46	35	12	27	29	35	3	11
рыхлодерновинные	12	11	1	1	4	4	2	7	4	7
плотнoderновинные	4	+	1	+	-	-	1	1	-	-
корнеотпрысковые	4	1	1	1	-	3	5	1	-	-
столonoобразующие	+	1	1	6	1	+	+	1	4	+
надземноползучие	+	1	1	3	1	2	3	1	1	2
клубневые и луковичные	-	+	1	-	+	+	+	+	-	+
Монокарпические травы	3	3	3	3	1	5	5	4	1	2

Примечания: идентификаторы территорий: Vi – Вишерский заповедник и гор Кваркуш, К – пойма р. Кемы, Bas – заповедник «Басеги», Vuа – пойма р. Вятки, В – пойма р. Белой и ее притоков в заповеднике «Шульган-Таш» и национальном парке «Башкирия». Для синтаксонов с числом описаний менее 5 указано число описаний, где встречен вид, исключены сопутствующие виды, встреченные в единственном описании. Прочие обозначения как в табл. 1.

Экологическое сходство подгольцово- и пойменно-луговых местообитаний выражено в отношении как влажности, так и богатства почв, хотя механизмы, обуславливающие это сходство, во многом различны в горах и на равнине.

Повышенная влажность пойменных экотопов, как всем известно, достигается в результате их весеннего затопления; затем в течение лета уровень грунтовых вод снижается. Лишь в низкой пойме на эту тенденцию наслаиваются колебания уровня поверхностных вод вслед за изменением водности речного русла после осадков. В результате для большинства пойменных местообитаний характерна выраженная

переменность увлажнения (Шенников, 1938). Между тем повышенная влажность горно-луговых почв обусловлена постоянным поступлением капельно-жидкой влаги из облаков и (на наветренных склонах гор) за счет осадков предвосхождения. Другим важным источником увлажнения выступает мощный снежный покров, накапливающийся за зиму в подгольцовом поясе, особенно вдоль границы леса. Этот же слой снега защищает растения от зимнего вымерзания (Горчаковский, 1975), что, впрочем, характерно и для пойм. Дополнительным источником влаги служат ручьи, стекающие по горным склонам. В результате условия увлажнения на горном лугу более стабильны, чем на пойменном. Здесь не выражены экстремумы увлажнения, регулярно повторяющиеся в пойме.

В среднем, однако, условия почвенной влажности очень близки, и это находит свое отражение в спектрах экоэлементов луговых ценофлор. Для гераниевых и аконитовых лугов характерно сосущество гигромезофитов и мезофитов влажнолугового увлажнения, для пурпуровой вейниковых – господство гигромезофитов, а для двукисточниковых – мезогигрофитов, что выражено на территории обоих рассматриваемых речных бассейнов (табл. 1, 2).

И для горно-, и для пойменно-луговых (как минимум в центральной и притеррасной пойме) почв характерен утяжеленный гранулометрический состав: в пойме вследствие аккумуляции тонкодисперсного аллювия, в горах – из-за сочетания делювиального процесса с метаморфизацией иллювиального горизонта горно-луговых почв, по своему генезису близких буроземам (Kubiëna, 1953; Забоева, 1975; Герасимова, 1987). Утяжеление состава сочетается с хорошей аэрацией почвы – в горах благодаря грубому скелету из выветренного щебня, в поймах за счет пустот и скважин, порожденных водными потоками. И горно-, и пойменно-луговым почвам свойственна слабокислая либо нейтральная реакция (Овёснóв А.М., 1948; Ямалов, 2008; Ямалов, Султангареева, 2010; Leuschner, Ellenberg, 2017; Telyatnikov et al., 2024). В совокупности все эти факторы ведут к высокой скорости разложения и последующей нитрификации травяного опада, и в почве преобладают нитратные формы азота (Leuschner, Ellenberg, 2017).

В результате в спектрах большинства рассматриваемых ценофлор преобладают мезозвтрофы, а в спектрах равнинных (Якша, Вятка, Кема) двукисточниковых лугов – даже звтрофы (за счет доминирования *Phalaroides arundinacea*). Лишь на гераниевых и купальницевых лугах бассейна Волги, а также в некоторых ценофлорах вейниковых лугов (Мань-Пупу-Ньёр, Вятка) на первое место выходят

мезотрофы, что в каждом случае обусловлено своим сочетанием региональных доминантов (табл. 1, 2).

Как для пойменных, так и для подгольцовых лугов характерны нитрофилы, в том числе облигатные. Достаточно вспомнить обычность и обилие *Urtica dioica* на таволговых и двукисточниковых лугах Вологодской области (табл. 2) или Центрально-Лесного заповедника в Тверской области (Чередниченко, 2017), да и в Центральной Европе (Chytrý, 2010). На подгольцовых лугах к нитрофилам можно отнести *Aconitum septentrionale* и сопровождающие его виды высокотравья: *Delphinium elatum*, *Thalictrum kemense*, *Paeonia anomala*, *Pleurospermum uralense*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*. Многие луговые злаки (например, *Alopecurus pratensis* и *Deschampsia cespitosa*), а также нередкие на подгольцовых лугах крупные папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. expansa*) и *Chamaenerion angustifolium* в эксперименте тоже проявляют себя как факультативные нитрофилы, резко увеличивая ПП при внесении азотных удобрений (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Сходство условий микроклимата подгольцовых и пойменных лугов выражается в высокой влажности воздуха в течение всего периода вегетации. Это особенно характерно для крупных горных узлов, где выпадает наибольшее количество осадков, а также для наветренных склонов (Горчаковский, 1975). Тем не менее, микроклимат пойм и подгольцового пояса гор выраженно различен с точки зрения суммарной теплообеспеченности (существенно большей на равнине) и суточного хода температур воздуха. В пойме суточные колебания температур сглажены, тогда как для подгольцового пояса характерны их значительные амплитуды и резко выраженные максимумы и минимумы. Конечно, в пойму с водораздела по ночам тоже стекает холодный воздух (Гольцберг, 1967; Stoutjesdijk, Barkman, 1992), отчасти создавая подобие континентальности микроклимата подгольцового луга. Однако его влияние несравнимо с нивелирующим эффектом речной воды, аккумулирующей тепло.

Таким образом, если на подгольцовых лугах наблюдается бóльшая стабильность условий увлажнения, то на пойменных – температурных условий.

Сходство ярусной структуры и набора доминантов. И на пойменных, и на подгольцовых лугах хорошо выражена ярусность травостоя. В первом (верхнем) ярусе высокотравных лугов в зависимости от их типа доминируют *Calamagrostis langsdorffii*, *Phalaroides arundinacea*, *Aconogonon alpinum* либо *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica* и т. д., во втором – *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Bistorta major* и *Alchemilla* spp., образующие верхний

ярус среднетравного луга. Нижний (приземный) ярус сформирован *Stellaria nemorum* или *S. bungeana*, *Lysimachia nummularia*, *Glechoma hederacea*, в горах *Viola biflora* и др.

Многоярусность мезофильных пойменных лугов характерна и для Центральной Европы. Здесь в верхнем ярусе доминируют *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata* и *Festuca pratensis* при участии *Anthriscus sylvestris* и *Heracleum sphondylium*, в среднем – *Festuca rubra*, *Agrostis* spp., *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Cynosurus cristatus* и виды разнотравья, а в затененном нижнем – *Bellis perennis*, *Glechoma hederacea*, *Prunella vulgaris*, *Amoria repens*, *Ajuga reptans* (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Сложная ярусная структура высокотравных лугов указывает на их естественную природу и на благоприятные условия их формирования, а упрощение структуры среднетравных лугов – на возрастание уровня стресса, прежде всего климатического (например, в верхней части подгольцового пояса близ границы с горной тундрой), из-за чего редуцируется верхний ярус.

Для сравнения, травостой вторичных лугов почти всегда одноярусны. Таковы даже высокотравные луга – например, из *Dactylis glomerata* и *Festuca pratensis*, сложившиеся после аэросева в 60-е годы XX в. на залежах Нечерноземья Русской равнины. В таких травостоях наблюдаются лишь фрагменты приземного яруса из сорно-луговых видов, чье ПП возрастает после покоса: *Stellaria graminea*, *Cerastium holosteoides*, *Plantago major*, *Leontodon autumnalis*, *Taraxacum officinale*.

О тождестве доминантов и порождаемом им физиономическом сходстве подгольцовых и пойменных лугов было сказано выше. Во всех обсуждаемых типах, однако, наблюдаются отличия в числе и наборе доминантов 2-го порядка. На подгольцовых лугах их, как правило, несколько, о чем неоднократно говорилось в литературе (Горчаковский, 1975; Баландин, Ладыгин, 2002; Овёсцов С.А., 2009). На лугах с господством *Phalaroides arundinacea* в подгольцовом поясе горы Северный Басег доминантами 2-го порядка могут служить *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamaenerion angustifolium* и/или *Aconitum septentrionale*. На аконитовых лугах в число доминантов 2-го порядка могут входить *Crepis sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Pleurospermum uralense* и опять-таки *Calamagrostis langsdorffii*. В то же время пойменные луга обычно монодоминантны, реже бидоминантны – например, при согосподстве *Phalaroides arundinacea* и *Filipendula ulmaria* s.l. на двукисточниковом лугу высокого уровня (Щукина, 2011). *Trollius europaeus*, а иногда и *Bistorta major*, доминанты 2-го порядка подгольцовых гераниевых лугов, на верховолжских влажных

среднеразнотравных лугах высокой поймы замещают *Geranium sylvaticum* и согосподствуют, часто при участии *Centaurea phrygia*.

Сходство доминантов влечет за собой сходство спектров биоморф, рассчитанных с учетом покрытия видов. На гераниевых и аконитовых лугах преобладают короткокорневищные травы, на втором месте в спектре – длиннокорневищные. В спектрах пурпуровойниковых лугов последние выходят на первое место, а на двукисточниковых лугах – безраздельно господствуют. Удельный вес других биоморф незначителен. Подгольцовые луга по характеру спектров биоморф почти не отличаются от пойменных, а луга бассейна Печоры – от лугов волжского бассейна (табл. 1, 2).

Несмотря на все сказанное выше, включая и сходство доминантов, однотипные пойменные и подгольцовые луга могут существенно различаться по набору сопутствующих видов. Эти различия имеют под собой как региональные особенности истории флоры, так и, прежде всего, различия в режиме теплообеспеченности местообитаний и суточном ходе температур воздуха. В синтаксономической системе Ж. Браун-Бланке одни и те же (с точки зрения доминантного подхода) типы лугов в горах и на равнине часто относятся не только к разным ассоциациям, но и к разным классам.

Флористическое сходство и различие однотипных подгольцовых и пойменных лугов проявляется по-разному в зависимости от речного бассейна.

В бассейне Верхней Печоры (табл. 1) почти все рассматриваемые типы объединяет группа видов-интеграторов, формирующих «ядра» соответствующих ценофлор. Это бетулярные, в основном евразийские или евросибирские континентальные гигромезофильные и мезофильные виды высоко- и среднетравья, распространявшиеся с востока и юго-востока на запад и северо-запад в гляциальные периоды позднего плейстоцена в составе сообществ холодной лесостепи, а затем в «березовое время» пребореального периода голоцена (Клеопов, 1941; Миняев, 1966; Кучеров, Зверев, 2025). В их числе такие доминанты и субдоминанты, как *Calamagrostis langsdorffii*, *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Chamaenerion angustifolium*, а из более поздних (субатлантических) евросибирских мигрантов (Ребристая, 1977, 2013) – *Geranium krylovii*. Из сопутствующих видов в «восточную» группу мигрантов входят *Veratrum lobelianum*, *Ranunculus subborealis*, *Angelica sylvestris*, *Valeriana wolgensis*, *Galium boreale*. Лишь для *Trollius europaeus* вероятен западный путь расселения. Именно благодаря видам-интеграторам возникает физиономическое сходство однотипных лугов подгольцового пояса и предгорной поймы Верхней Печоры.

Рассмотренная группа интеграторов нехарактерна лишь для наиболее обособленной ценофлоры предгорных двукисточниковых лугов. Это сырые, длительно затапливаемые и нередко обводненные луга низкого уровня печорской поймы (*Phalaridetum arundinaceae typicum* Корецкий 1967 (Щукина, 2011)), бедные по видовому составу, основу которого составляют мезогигрофиты и гигрофиты. Кроме *Phalaroides arundinacea*, это *Equisetum fluviatile*, *Mentha arvensis* и объединяющие такие луга с предгорными лангсдорфвейниковыми *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Angelica archangelica*. Подгольцовые двукисточниковые луга на Печорском Урале не отмечены (Горчаковский, 1975; Дёгтева, Дубровский, 2018).

К константным видам, объединяющим все верхнепечорские типы лугов, включая и двукисточниковые, относятся *Alopecurus pratensis* s.l., *Filipendula ulmaria* s.l. и *Myosotis palustris* s.l. (incl. *M. nemorosa*). Как минимум первые два вида – равнинные растения, в то или иное время проникшие в горы и (в случае *Alopecurus pratensis*) породившие особые горные подвиды.

Однако, кроме интеграторов и констант, практически ни для одного из типов лугов не выявлено видов, которые сближали бы подгольцовые луга с пойменными. Исключение – группа в составе *Thalictrum kemense*, *Hypericum maculatum* и *Cirsium heterophyllum*, объединяющая пойменные луга необводненных типов с горными лангсдорфвейниковыми. Все эти виды в тех или иных условиях могут входить в число субдоминантов (табл. 1). Кроме того, на лугах влажных типов – горных вейниковых и пойменных аконитовых – постоянны *Crepis sibirica* (субдоминант) и *Milium effusum*.

В то же время представлены многовидовые группы, объединяющие только подгольцовые или только пойменные луга.

Для всех типов подгольцовых лугов в противовес пойменным характерны гипоарктомонтанные *Alchemilla murbeckiana*, *Viola biflora* (субдоминанты), *Anthoxanthum alpinum* и *Anemonastrum biarmense*, психрофильная *Avenella flexuosa* subsp. *montana*, олигомезотрофные и мезотрофные бореально-лесные *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea* и *Solidago lapponica*, кроме того – *Bistorta major*, *Rumex acetosa* и *Pleurospermum uralense*. Подгольцовые гераниевые и вейниковые луга объединяет между собой *Carex vaginata*, аконитовые и вейниковые – *Athyrium distentifolium*, *Anthriscus sylvestris* subsp. *aemula* и *Pachypleurum alpinum*.

На пойменных лугах всех типов в противовес подгольцовым, в том числе и на двукисточниковых, постоянны полизональные *Poa palustris*, *Lathyrus pratensis* и *Veronica longifolia*, на лугах необводненных типов – также *Equisetum pratense* (субдоминант), *Vicia*

cracca, *V. sepium*, *Conioselinum tataricum*, *Heracleum sibiricum*. Пойменные гераниевые и аконитовые луга объединяет *Veronica chamaedrys*, аконитовые и вейниковые – чернево-таежные *Atragene sibirica* и *Cacalia hastata*. Большое число видов специфично для пойменных гераниевых лугов, в их числе такие широко распространенные на равнинных лугах полизональные мезофиты, как *Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *Alchemilla baltica*, *Leucanthemum vulgare*, *Hieracium umbellatum*.

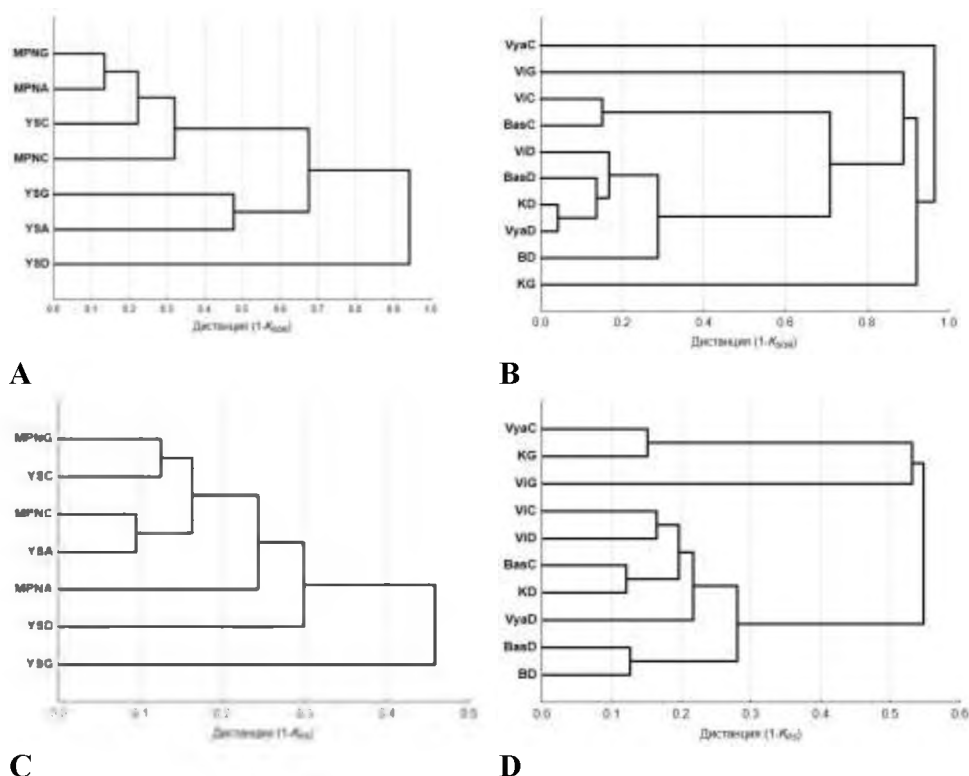


Рис. 4. Дендрограммы флористического сходства луговых ценофлор: А, В – по видовому составу травяного яруса с учетом среднего проективного покрытия видов, %; бассейны: А – Верхней Печоры, В – Волги и Камы; С, D – по составу процентных спектров групп хориономических фракций ценофлор (аналогично).

Идентификаторы территорий и типов сообществ по осям абсцисс – как в табл. 1, 2. По оси ординат – дистанция связывания $(1-K)$, где K – количественный аналог коэффициента сходства Сёренсена-Чекановского, рассчитанный соответственно для спектров видового состава (K_{SOR}), либо для процентных спектров групп хориономических фракций ценофлор, взвешенных средними проективными покрытиями видов (K_{PS}). Коэффициенты приведены в разделе «Использованные данные и методы».

Дендрограмма *сходства видового состава печорских луговых ценофлор* с учетом ПП видов (рис. 4, А) помимо обособленности двукисточниковых лугов выявляет кластеризацию ценофлор по сходству ландшафтов: подгольцовые ценофлоры объединяются с подгольцовыми, пойменные гераниевые и аконитовые – тоже между собой. Однако пойменные лангсдорфовойниковые луга (наиболее влажные, не считая двукисточниковых), включаются в кластер подгольцовых ценофлор. Этим подтверждается значимость упомянутых выше групп дифференциальных видов, сближающих эти луга с пойменными. Предгорные и даже равнинные пойменные луга Верхней Печоры расположены сравнительно недалеко от подгольцовых лугов Яны-Пупу-Ньёра – не более 100 км вниз по реке, – что делает возможным проникновение горных луговых видов на пойменные луга, в том числе посредством вторичной гидрохории.

Несмотря на значительные различия набора сопутствующих видов, следует особо указать на сходство «ядер» ценофлор подгольцовых и пойменных гераниевых лугов. Сообщества этого типа широко распространены в средней и северной тайге, а также в южной части тундровой зоны Европейской России и Урала (Кучеров и др., 2024), равно как и зарубежной горной Фенноскандии (*Geranietum sylvatici* Nordh. 1943 (Nordhagen, 1943; Dierßen, 1996)). Сформировавшись, по всей видимости, в перигляциальной зоне среднего плейстоцена, они в дальнейшем распространились из нее в различные регионы, как горные, так и равнинные. Последующая дивергенция, однако, породила значительные различия в региональных наборах сопутствующих видов, из-за чего этот генетически единый тип в разных регионах часто описывают как разные ассоциации под разными именами. Так, луга с господством *Geranium krylovii* на Полярном Урале названы *Hylocomiastro pyrenaici-Luzuletum frigidae* Telyatnikov et al. 2024 (Telyatnikov et al., 2024), а с господством *Geranium sylvaticum* в пойме р. Варзуги в Мурманской области – *Anthoxantho alpini-Geranietum sylvatici* Koroleva et Kopeina 2018 (Королёва, Копейна, 2018). Реликтовые купальницево-гераниевые луга с *Trollius altissimus* в субальпийском поясе гор Центральной Европы, обогащенные одновременно *Dactylis glomerata*, *Poa chaixii* и *Mercurialis perennis* и развитые в условиях повышенной нивальности, описаны как *Trollio altissimi-Geranietum sylvatici* Jeník et al. 1980 (Chytrý, 2010). Большинство перечисленных ассоциаций в системе Браун-Бланке включено в союз *Adenostylion alliariae* Br.-Bl. 1926 и класс *Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944, объединяющий субальпийское и подгольцовое высокотравье. Однако ассоциация

Anthoxantho-Geranium отнесена к классу вторичных лугов *Molinio-Arrhenatheretea* Тх. 1937, что кажется нам ошибочным.

В бассейне Камы и Волги (табл. 2) географические пункты, откуда собраны данные, значительно более удалены друг от друга, чем в бассейне Верхней Печоры, особенно на равнине (рис. 3). Вследствие этого единой группы видов-интеграторов, объединяющих подгольцовые и пойменные луга разных регионов, здесь выявить не удалось. Константных видов только два, оба индикаторы избыточной влажности – *Filipendula ulmaria* s.l. и *Phalaroides arundinacea*. Константные мезофиты типа *Alopecurus pratensis*, в отличие от верхнепечорских сообществ, отсутствуют. Не выражена и группа видов, объединяющих пойменные луга в противовес подгольцовым.

Хорошо выделяются лишь группы, специфичные для подгольцовых лугов и дифференцирующие их от пойменных. Для всех обсуждаемых типов лугов Вишерского Урала и Басег характерны мезофиты *Geranium sylvaticum*, *Chamaenerion angustifolium* (доминанты и субдоминанты), *Hypericum maculatum* и *Campanula glomerata*, для лангсдорфовейниковых и двукисточниковых лугов – также субдоминанты-гигромезофиты *Aconitum septentrionale* и *Geum rivale*.

Большое число мезофитов и гигромезофитов объединяет подгольцовые луга Вишеры и Басег с низкорослыми пойменными лугами Башкирии. Это доминирующий *Calamagrostis langsdorffii*, также *Poa pratensis*, *Veratrum lobelianum*, *Rumex acetosa*, *Bistorta major*, *Trollius europaeus*, *Thalictrum minus* s.l., *Vicia sepium*, *Angelica sylvestris*, *Cirsium heterophyllum* s.l. (incl. *C. helenioides*), *Crepis sibirica*. Многие из этих видов на Верхней Печоре служили интеграторами. В бассейне Камы они вновь связывают подгольцовые луга с низкорослыми и предгорными, но не равнинными. Вейниковые и двукисточниковые луга Басег и Башкирии сближает также группа видов нижних ярусов травостоя, от мезофитов до мезогигрофитов: *Ranunculus repens*, *Galeopsis bifida*, *Glechoma hederacea*, *Lamium album*.

Только на подгольцовых лугах Вишерского Урала постоянны *Alopecurus glaucus*, *Anthoxanthum alpinum*, *Alchemilla crassicaulis*, *Geranium krylovii*, *Viola biflora*, *Pedicularis compacta*, *Valeriana wolgensis* – виды, сближающие эти сообщества с верхнепечорскими.

В равнинных поймах южной тайги сравнительно с подгольцовым поясом существенно видоизменяются гераниевые луга. В подтайге Удмуртского Прикамья *Geranium sylvaticum* еще достаточно обычна, а *Trollius europaeus* редка (Баранова, Пузырёв, 2012). Однако во многих других регионах *Geranium sylvaticum* становится редкой и малообильной, и господство переходит к *Trollius europaeus*. В число субдоминантов часто входят другие виды – *Bistorta major* и *Cirsium*

heterophyllum, обилие которых говорит о горных урало-сибирских ценогенетических связях сообществ. Эта тенденция отчасти видна даже на Шижиме (см. выше). В Германии и Чехии такие луга были описаны как ассоциация *Polygono bistortae-Trollietum europaeae* (Hundt 1964) Bal.-Tul. 1981 (Василевич, 2006), а в лесном поясе гор Южно-Уральского заповедника – как *Anthoxanthi odorati-Trollietum europaeae* Yamalov 2008 (Ямалов, 2008).

В нашей выборке подобные луга представлены на высокой пойме р. Кемы. Сравнительно с иными типами подгольцовых и пойменных лугов их отличает известное флористическое своеобразие. Во многовидовой детерминантной группе лидируют бореальные (*Centaurea phrygia* (один из доминантов), *Alchemilla monticola*, *A. subcrenata*, *Potentilla erecta*) и полизональные (*Phleum pratense*, *Briza media*, *Ranunculus polyanthemus*, *Leucanthemum vulgare*, *Hieracium umbellatum*) мезофиты, в том числе сухолуговые (*Pimpinella saxifraga*, *Galium album*, *Knautia arvensis*, *Centaurea scabiosa*). С двукисточниковыми лугами Басег рассматриваемые луга связывают *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*, *Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla acutiloba*, *Veronica chamaedrys*, с аналогичными лугами Башкирии, а также своего региона – характерные для пойм волжского бассейна *Geranium pratense*, *Trifolium medium* и *Valeriana officinalis*.

Вместе с тем хорошо выражены группы, объединяющие двукисточниковые луга. Всех их, кроме флористически обедненных вишерских, объединяют *Veronica longifolia* и *Poa palustris*, низкогорные и равнинные пойменные без подгольцовых – также *Bromopsis inermis*, *Angelica archangelica*, *Lysimachia vulgaris*, равнинные (Вятка и Кема) – альпетапальные (Зозулин, 1973) *Thalictrum flavum*, *Mentha arvensis*, *Scutellaria galericulata*, *Stachys palustris*.

Пойменные двукисточниковые луга волжского бассейна, вошедшие в выборку, сравнительно с печорскими приурочены к большим отметкам относительных высот, не обводнены и заливаются не столь длительно, вследствие чего закономерно богаче видами. Они обогащены *Filipendula ulmaria* s.l., *Bromopsis inermis*, *Lysimachia vulgaris* и другими гигромезофитами, нередко, как в Башкирии и на Кеме, даже мезофитами – *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Aegopodium podagraria*, *Achillea millefolium*. В Центральной Европе такие луга описаны как особая субассоциация *Phalaridetum arundinaceae filipenduletosum* (Passarge 1955) Корецкий 1960 (Щукина, 2011). Бедные видами околотовные двукисточниковые луга, тоже присутствующие в поймах и сходные с печорскими, в выборку не вошли ввиду их флористической обособленности.

Подгольцовые двукисточниковые луга Вишеры и Басег от пойменных отличают *Poa sibirica* и *Pleurospermum uralense*. Для вишерских лугов особенно характерно согосподство *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis langsdorffii* и видов двудольного высокотравья (Овёсов С.А., 2009). Только в Басегах на двукисточниковых лугах постоянны лесостепные евросибирско- и сибирско-древнесредиземноморские (*Aconogonon alpinum*, *Lathyrus gmelinii*, *Myosotis imitata*) и монтанные уральские (*Poa insignis*) виды в сочетании с бореонеморальными *Stellaria holostea* и *Lathyrus vernus*. Территория хребта Басеги не подвергалась покровным оледенениям (Баландин, Ладыгин, 2002; Овёсов С.А., 2009), и его флора сохраняет древние позднечетвертичные и плейстоценовые черты, как и флора Южного Урала (Камелин и др., 1999; Ямалов, 2008; Ямалов, Султангареева, 2010). Для последнего, в частности, характерны широкая ценотическая ниша *Carex atherodes* и обычность этого бореального гигрофита в составе влажнолуговых сообществ. Западнее *C. atherodes* встречается лишь по окраинам болот (Кучеров, Милевская, Тихомиров, 2000; Разумовская и др., 2012) и берегам лесных рек (Чередниченко, 2017). Для двукисточниковых лугов низкогорных пойм Южного Урала (*Bistorto majoris-Phalaroidetum arundinaceae* Filinov 2005 (Мартыненко и др., 2005)) типичен также *Galium rivale* – евросибирско-горнозападноазиатский неморальный околотовидный вид, свойственный подтайге и широколиственно-лесной зоне.

Наиболее специфичны в составе выборки луга с господством *Calamagrostis purpurea* s.str. (*Calamagrostietum purpureae* Taran 1995 (Щукина, 2011)) в пойме р. Вятки. В отличие от лугов с *C. langsdorffii* они приурочены к береговым валам, сложенным грубопесчаным аллювием. Их ценофлора почти лишена бетулярных видов, чье место занимают альнетальные (*Filipendula ulmaria* s.l.), околотовидные (*Carex acuta*) и болотные (*C. vulpina*, *C. cespitosa*).

Доминирующий *Calamagrostis purpurea* s.str. в Кировской области (Тарасова, 2007) и Удмуртии (Баранова, Пузырёв, 2012) типичен для прирусловой поймы, тогда как *C. langsdorffii* – для мезоэвтрофных ельников болотно-травяных и лесных болот с елью. Западнее *C. purpurea* встречается в основном в ивняках и других пойменных сообществах, редко и, как правило, в малом обилии. Однако в составе этих сообществ он достигает Карелии (Кучеров и др., 2000) и Ленинградской области, проникая западнее, чем *C. langsdorffii* (Цвелёв, 2000). Экологически эти виды различаются: *C. purpurea* – мезоэвтроф, *C. langsdorffii* – мезоэвтроф.

На Северном Басеге *C. purpurea* изредка произрастает на двукисточниковых лугах в примеси к *C. langsdorffii* (табл. 2), но

намного чаще – в поясе горных тундр, где луга уже отсутствуют. Вид широко распространен также на гольцах Сибири и в зональных южных тундрах всего востока Евразии, в которые *C. langsdorffii* едва заходит (Цвелёв, Пробатова, 2019).

Морфологически виды разнятся не только шириной листьев, размерами и густотой колосков (Цвелёв, 1976, 2000), но в ряде регионов и жизненной формой. По данным Т.Г. Полозовой (Юрцев и др., 2010), на Чукотке *C. purpurea* свойственна длиннокорневищная модель роста, а *C. langsdorffii* – рыхлодерновинная парциально-кустовая с сочетанием нижних экстравагинальных и верхних интравагинальных побегов. В то же время в Южной Карелии у обоих видов представлена длиннокорневищная парциально-кустовая модель роста (Кучеров, Милевская, Полозова, 2000). Набор хромосомных чисел у *C. langsdorffii* и *C. purpurea* совпадает ($2n = 28, 42, 56$); каждому из видов в той или иной мере свойствен апомиксис (Цвелёв, 2000; Юрцев и др., 2010; Цвелёв, Пробатова, 2019). Видимо, отделение евразийского пойменно-гольцового *C. purpurea* от голарктического (с учетом близкородственного североамериканского *C. canadensis*) бетулярного *C. langsdorffii* s.l. началось в перигляциале плейстоцена Евразии и еще не завершилось окончательно.

Дендрограмма сходства видового состава подгольцовых и пойменных лугов бассейнов Волги и Камы с учетом ПП видов (рис. 4, В) демонстрирует сходство части ценофлор по типам сообществ, выделенным по доминантам. В один кластер объединились все двукисточниковые луга (при этом наиболее обособлены башкирские), в другой – подгольцовые луга Вишерского Урала и Басег с обилием *C. langsdorffii*. Крайне отличаются как друг от друга, так и от других луговых ценофлор вишерские гераниевые луга и купальнищевые луга с Кемы, а также вятские луга с *C. purpurea*. Причиной различий всюду выступает разница в составе не только видов-спутников, но и доминантов и субдоминантов.

Анализ спектров широтных геоэлементов в бассейне Верхней Печоры (табл. 1) выявляет их зависимость от ландшафтной приуроченности ценофлор. В силу высотно-поясной приуроченности подгольцовых ценофлор для них характерно согосподство бореальных видов с гипоарктомонтанными. Среди первых наиболее значимы доминирующие *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium krylovii*, *Chamaenerion angustifolium*, на аконитовых лугах также *Aconitum septentrionale*, на лангсдорфовойниковых *Hypericum maculatum*, среди вторых – *Viola biflora* и (на вейниковых лугах) *Alchemilla murbeckiana*. У большинства пойменных ценофлор в предгорьях и боровом Предуралье выражено согосподство бореальных и бореонеморальных видов. Список

бореальных доминантов с наибольшим вкладом в спектр варьирует от типа к типу. На вейниковых лугах это *Calamagrostis langsdorffii*, на аконитовых и гераниевых – также *Equisetum pratense* и *Cirsium heterophyllum*, только на аконитовых – *Thalictrum kemense* и *Crepis sibirica*, превосходящие *Aconitum septentrionale* по обилию, только на гераниевых – *Trollius europaeus*. Кроме того, на лугах последнего типа возрастает роль полизональной *Agrostis tenuis*. Из бореонеморальных видов наибольшее ПП у *Filipendula ulmaria* s.l. На двукисточниковых лугах преобладают полизональные виды (*Phalaroides arundinacea*), на втором месте бореальные (*Caltha palustris*).

Ценофлоры Волжско-Камского бассейна более разнородны. Вишерские гераниевые луга наиболее напоминают подгольцовые печорские сочетанием бореальных (*Geranium krylovii*, *Alchemilla crassicaulis*) и гипоарктомонтанных (*Anthoxanthum alpinum*, *Anemonastrum biarmense*) доминантов. На подгольцовых вейниковых лугах Вишеры и Басег, как и в печорской пойме, сосуществуют бореальные и бореонеморальные виды. Список первых возглавляет *Calamagrostis langsdorffii* в сочетании с соответственно *Geranium sylvaticum* или *Aconitum septentrionale*, вторых – вновь *Filipendula ulmaria* s.l. Спектр ценофлоры купальнищевых лугов на Кеме наиболее приближен к суходольно-луговым. Здесь сосуществуют три элемента – бореальный (*Trollius europaeus*, *Alchemilla acutiloba*, *Centaurea phrygia*), бореонеморальный (*Dactylis glomerata*) и полизональный (*Trifolium medium*).

Для спектров двукисточниковых лугов характерно сочетание бореальных видов с полизональными. На Вишере бореальные виды удерживают первое место в спектре за счет ПП *Calamagrostis langsdorffii*, *Crepis sibirica* и других бегулярных видов, которые в сумме «перевешивают» ПП *Phalaroides arundinacea*. Такие же пропорции спектра и у вейниковых лугов в пойме Вятки, но здесь среди бореальных видов первенствует *Calamagrostis purpurea*, а среди полизональных – гигрофильные *Carex acuta* и *C. cespitosa*.

В спектрах прочих ценофлор двукисточниковых лугов полизональные виды выходят на первое место, причем на Вятке, где *Phalaroides arundinacea* сочетается с гигрофильными осоками (см. выше), это единственный господствующий элемент. В подгольцовой ценофлоре Басег полизональные виды (*P. arundinacea*, *Aconogonon alpinum*) сосуществуют с бореальными (*Calamagrostis langsdorffii*, *Chamaenerion angustifolium*, *Bistorta major*) и бореонеморальными (*Filipendula ulmaria* s.l.). В оставшихся двух ценофлорах бореальный элемент не входит в число господствующих. Из полизональных видов в

Башкирии обилён только *Phalaroides arundinacea*, на Кеме – также *Bromopsis inermis* и *Carex cespitosa*.

Во всех случаях закономерно усиление «южных» черт в спектрах широтных геоэлементов как при переходе от подгольцовых ценофлор к пойменным, так и при сопоставлении низкой поймы с центральной или высокой.

Анализ спектров хориономических геоэлементов ценофлор Верхней Печоры (табл. 1; рис. 4, С) в большинстве случаев выявляет преобладание голарктического элемента в сочетании с евразийским, что подчеркивает «северные» черты ценофлор. В составе голарктического элемента на подгольцовых лугах преобладают *Calamagrostis langsdorffii* s.l. и *Chamaenerion angustifolium*, евразийского – *Viola biflora* и *Aconitum septentrionale*. Если, однако, рассматривать *Calamagrostis langsdorffii* в узком смысле, не включая в него *C. canadensis*, то голарктический характер спектров сменится на евразийский. На пойменных аконитовых лугах *Chamaenerion angustifolium* уступает свою роль в формировании спектра *Equisetum pratense*, а *Viola biflora* – *Thalictrum kemense*. Аналогичный спектр характерен и для двукисточниковых лугов, где преобладание голарктического элемента обеспечивают *Phalaroides arundinacea* и *Caltha palustris*, а евразийский элемент выходит на второе место благодаря сопутствующим видам.

На вейниковых лугах, равно подгольцовых и пойменных, возрастает роль евросибирских видов, выходящих на третье место в спектре. В подгольцовом поясе это происходит за счет высокого ПП *Geranium krylovii* и *Hypericum maculatum*, в пойме – за счет суммы ПП сопутствующих видов. На пойменных гераниевых лугах евразийские и евросибирские виды оттесняют голарктические с лидирующих позиций. При этом если роль евросибирских видов обеспечивается высоким ПП *Trollius europaeus* и *Cirsium heterophyllum*, то евразийских – исключительно суммарным эффектом ПП сопутствующих видов. В результате спектр приобретает более «южные» черты.

Примечательно, что подгольцовые и пойменные ценофлоры формируют общий кластер (рис. 4, С), что указывает на их единый генезис. При этом существенно обособлены как двукисточниковые, так и гераниевые пойменные луга. Из подгольцовых ценофлор несколько более обособлены аконитовые луга, что скорее случайно.

Для хориономических спектров ценофлор Волжско-Камского бассейна (табл. 2; рис. 4, D) наиболее характерно сочетание голарктических видов (*Calamagrostis langsdorffii* s.l. или *Phalaroides arundinacea*, также *Chamaenerion angustifolium*) с евросибирско- и европейско-древнесредиземноморскими (*Filipendula ulmaria* s.l., также,

в зависимости от ценофлоры, *Geranium sylvaticum*, *Aconogonon alpinum*, *Carex acuta* либо *Bromopsis inermis*). В спектре башкирских двукисточниковых лугов, зонально наиболее южных, названные элементы меняются местами на фоне доминирования тех же видов. В то же время на двукисточниковых лугах подгольцового пояса Басег второе место в спектре занимает евразийский элемент за счет обилия *Crepis sibirica* и других видов бетулярного высокотравья.

В спектрах двух типов равнинных пойменных лугов, вейниковых на Вятке и купальнищевых на Кеме, на первое место поднимаются евроазиатские виды. В первом случае это происходит за счет ПП *Calamagrostis purpurea*, во втором – *Trollius europaeus*, *Alchemilla acutiloba*, *Centaurea phrygia* и *Trifolium medium*. На втором месте по-прежнему виды древнесредиземноморского происхождения, но если на Вятке это все та же *Filipendula ulmaria* s.l., то на Кеме – *Dactylis glomerata* в сопровождении ряда спутников.

Обособленное положение занимает спектр вишерских гераниевых лугов, демонстрирующий их преимущественно региональный (уральский) генезис за счет согосподства евроазиатских (*Anthoxanthum alpinum*, *Geranium krylovii*) и уральских (*Anemonastrum biarmense*, *Alchemilla crassicaulis*) видов.

Перечисленные особенности спектров в полной мере отражены дендрограммой их сходства (рис. 4, D). За исключением вишерских гераниевых лугов, ценофлоры сравнительно с печорскими демонстрируют более южные черты генезиса, что соответствует их зональному положению (рис. 3).

Вероятное время формирования ценофлор различается для лугов разных типов. Наиболее древней представляется формация двукисточниковых лугов. Особый подвид *Phalaroides arundinacea*, subsp. *caesia* (Nees) Tzvel., изолированно распространен в Южной Африке (Цвелёв, 1976; Hultén, Fries, 1986), где тоже приурочен к пойменным и субальпийским лугам (Voshell et al., 2011). Голаркто-капский ареал предполагает палеогеновый возраст вида (Камелин, 2018). Возможно, это справедливо и для двукисточниковых лугов как формации в наиболее древней африканской части ее ареала.

С учетом событий четвертичной истории, двукисточниковые луга Европейской России, несомненно, намного более молоды. При реконструкции истории флоры Северо-Запада бывшего СССР Н.А. Миняев (1966) относит *Phalaroides arundinacea* к геминеморальному субконтинентальному элементу из группы неморальных элементов. Неморальность вида подтверждается его субокеанической экологией: зависимость его ПП от коэффициента континентальности Конрада на двукисточниковых лугах, рассчитанная

как коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s , составляет -0.5 на уровне значимости $\alpha = 0.05$ при выборке из 24 географических пунктов Европейской России и Урала. Расселение видов геминеморального субконтинентального элемента реконструируется при потеплениях климата в аллереде и особенно в атлантическом оптимуме голоцена (Миняев, 1966). В это время *Phalaroides arundinacea* мог проникнуть из равнинных пойм на подгольцовые луга Среднего и Северного Урала, где и произошло обогащение двукисточниковых лугов бетулярными видами. Двукисточниковых лугов нет в подгольцовом и горно-лесном поясах Южного Урала (Ямалов, 2008). Они появляются лишь в низкогорных речных долинах (Ямалов, Султангареева, 2010), что, видимо, предполагает их равнинную и миграционную, а не реликтовую природу, хотя и не исключает обогащения реликтовыми видами.

Aconitum septentrionale, *Calamagrostis langsdorffii* и другие представители бетулярного высокотравья в ходе своего расселения с востока на запад появились на Урале, а затем и в Европейской России в верхнем плиоцене (Клеопов, 1941) либо даже в более ранние гигротические интервалы последнего. При этом, однако, они произрастали не на лугах, а под пологом темнохвойной тайги с участием *Abies sibirica*, а в периоды холодного и сухого климата – в березовых (*Betula pendula*, *B. pubescens* s.l.) и лиственничных (*Larix sibirica*) редколесьях (Камелин, 1998; Камелин и др., 1999; Кучеров, Зверев, 2025). В какие-то из плейстоценовых гляциалов, когда редколесья на Среднем и Южном Урале существовали значительно ниже современных высотных отметок, сформировались и высокотравные луга как типы сообществ (Ямалов, 2008). Учитывая влаголюбие высокотравья, это, скорее всего, происходило в гигротические интервалы в начале или на исходе гляциалов. Устойчивое сочетание лугов с подгольцовыми криволесьями и редколесьями на Урале сложилось позже, уже в голоцене (Ямалов, 2008; Овёснор С.А., 2009; Кучеров, Зверев, 2025). Современные типы лангсдорфовой и высокоразнотравных подгольцовых лугов Урала могли сформироваться уже в «березовое время» первой половины пребореального периода, в дальнейшем обогащаясь *Filipendula ulmaria* s.l. и другими атлантическими, а также более поздними голоценовыми мигрантами.

Ценофлоры пойменных лугов аналогичных типов много моложе, чему у подгольцовых лугов Среднего и Южного Урала, не испытавшего прямого влияния оледенений (Камелин и др., 1999; Баландин, Ладыгин, 2002). Они формировались начиная с позднего плейстоцена, прежде всего под воздействием нисходящей миграции евросибирских бетулярных видов вдоль рек, стекающих с Урала. В то же время в

аллерёде и атлантическом периоде голоцена происходило обогащение ценофлор полизонально-луговыми и бореонеморальными видами за счет встречного миграционного потока с запада.

Формирование гераниевых лугов из *Geranium sylvaticum* в перигляциале среднего плейстоцена подтверждается тем, что в Центральной Европе этот вид считается субальпийским и тяготеет к еловым и березовым лесам Альп и Карпат, а луга с его господством развиваются вдоль горных ручьев (Leuschner, Ellenberg, 2017). Н.А. Миняев (1966) относит *Geranium sylvaticum* к древнетаежному бореальному элементу, тогда как *Trollius europaeus* – к горно-таежному. Горно-лесные и тем более пойменные луга с преобладанием *T. europaeus* представляются производными от гераниевого типа. Возможно, они выделились из него уже в позднеледниковье одновременно с периодом миграции на восток *Picea abies*, *Alnus incana* и других видов горно-таежного элемента, в аллерёде достигших бассейна Верхней Волги (Миняев, 1966).

Самой молодой оказалась ценофлора подгольцовых лугов с господством *Geranium krylovii*. Судя по рубежам ее ареалов на Ямале и в Большеземельской тундре, последняя проникла по долине Енисея и в эти регионы, и на Урал от Полярного до Северного лишь в субатлантическое время, в «малом ледниковом периоде» XIV–XIX вв. н. э. (Ребристая, 1997, 2013).

Выводы. 1. Сходство наборов доминантов и внешнего облика подгольцовых и пойменных лугов, а также преобладание мезоэвтрофных, в том числе нитрофильных гигромезофитов в составе их травостоев обусловлено сходными условиями влажности и минерального богатства почв при высокой влажности воздуха.

2. Дополнительным фактором общности подгольцовых и предгорно-пойменных луговых ценофлор Урала и Предуралья выступает сходство их «ядра», сформированного евросибирскими видами бетулярного высокотравья.

3. Различия в наборе субдоминантов и сопутствующих видов на однотипных подгольцовых и пойменных лугах порождены региональными особенностями истории флор, а также несходством температурного режима местообитаний.

4. Гераниевые (с господством *Geranium sylvaticum*) луга предположительно имеют перигляциальное происхождение, купальницевые (с *Trollius europaeus*) и аконитовые (с *Aconitum septentrionale* и его спутниками) в поймах рек Русской равнины – горное (соответственно европейское либо урало-сибирское), двукисточниковые (с *Phalaroides arundinacea*) луга в подгольцовом поясе Урала – равнинное.

5. Существенное влияние на видовой состав пойменно- и подгольцово-луговых сообществ и на пропорции спектров их ценофлор оказывает принадлежность ценофлоры к тому или иному речному бассейну.

6. Роль южных широтных и/или миграционно-генетических элементов в составе луговых ценофлор закономерно возрастает при переходе от подгольцовых ценофлор к пойменным, а в поймах – по мере приближения к руслу реки и роста уровня влажности почвы.

Авторы признательны д.б.н. В.Ю. Нешатаевой (БИН РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи.

Список литературы

- Баландин С.В., Ладыгин И.В. 2002. Флора и растительность хребта Басеги (Средний Урал). Пермь: Изд. Богатырев П.Г. 191 с.
- Баранова О.Г., Пузырёв А.Н. 2012. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). М.; Ижевск: Ин-т компьютерн. исследований. 212 с.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. 232 с.
- Василевич В.И. 1972. Оценка межвидовых сопряженностей по зонам высокой встречаемости видов // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М.: Наука. С. 16-23.
- Василевич В.И. 2006. Влажные разнотравные луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. Т. 91. № 9. С. 1313-1328.
- Герасимова М.И. 1987. География почв СССР. М.: Высш. школа. 224 с.
- Гольцберг И.А. (ред). 1967. Микроклимат СССР. Л.: Гидрометеиздат. 286 с.
- Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука. 283 с.
- Дёгтева С.В. 1997. Растительность ключевого участка в верховьях р. Печоры // Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург: УрО РАН. С. 94-174.
- Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А. 2018. Ценоотическое разнообразие растительности горно-тундрового и подгольцового поясов хребта Маньпупунёр (Северный Урал, Печоро-Илычский заповедник) // Растительность России. № 34. С. 47-84. DOI: 10.31111/vegrus/2018.34.47
- Забоева И.А. 1975. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. 344 с.
- Зверев А.А. 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 304 с.
- Зверев А.А. 2020. Методические аспекты применения фитоиндикационного анализа в изучении биоразнообразия // Сибирский экологический журн. Т. 27. № 4. С. 401-415. DOI: 10.15372/SEJ20200401
- Зозулин Г.М. 1973. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1081-1092.

- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10-22.
- Ишбирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И.* 1996. Растительность горного массива Иремель: синтаксономия и вопросы охраны. Уфа: УНЦ РАН. 108 с.
- Камелин Р.В.* 1990. Флора Сырдарьинского Каратау: Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л.: Наука. 146 с.
- Камелин Р.В.* 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Барнаул. ун-та. 240 с.
- Камелин Р.В.* 2018. География растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 306 с.
- Камелин Р.В., Овёсцов С.А., Шилова С.И.* 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. 83 с.
- Клеонов Ю.Д.* 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 183-256.
- Королёва Н.Е., Копеина Е.И.* 2018. Луга класса *Molinio-Arrhenatheretea* Тх. 1937 в пойме р. Варзуга (Мурманская область) // Растительность России. № 34. С. 85-100. DOI: 10.31111/vegrus/2018.34.85
- Кучеров И.Б.* 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Зверев А.А.* 2022. Ценотические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // *Turczaninowia*. Т. 25. № 3. С. 129-152. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
- Кучеров И.Б., Зверев А.А.* 2025. Ценотические позиции континентальных бетулярных и чернево-таежных видов растений в таежной и широколиственно-лесной зонах Европейской России и Урала // *Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология*. № 72. С. 137-181. DOI: 10.17223/19988591/72/6
- Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В.* 2024. Ценотические позиции гипоаркто-бореальных видов растений и лишайников в сообществах тундры и тайги Европейской России // *Разнообразие растительного мира*. № 1. С. 4-45.
- Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Полозова Т.Г.* 2000. Структура флоры заповедника «Кивач» в контексте сравнения локальных флор на широтном профиле Восточной Фенноскандии // *Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы*. СПб.: БИН РАН. С. 63-83.
- Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Тихомиров А.А.* 2000. Сосудистые растения заповедника Кивач (Аннотированный список видов) // *Флора и фауна заповедников*. Вып. 84. М.: ИПЭЭ РАН. 108 с.
- Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А.* 2005. Растительность государственного природного заповедника «Шульган-Таш». Уфа: Гилем. 272 с.

- Миняев Н.А. 1966. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ им. А.А. Жданова. 38 с.
- Ниценко А.А. 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 1002-1013.
- Овёсцов А.М. 1948. Горные луга Вишерского Урала // Тр. Естественнаучн. ин-та при Пермск. ун-те. Т. 10. № 1. 86 с.
- Овёсцов А.М. 1951. Естественные луга в верховьях р. Вишеры (Северный Урал) // Изв. Естественнаучн. ин-та при Пермск. ун-те. Т. 13. № 2-3. С. 219-240.
- Овёсцов А.М. 1952. Горные луга Лопьинского камня и хребта Оше-Ньёр (Северный Урал) // Изв. Естественнаучн. ин-та при Пермск. ун-те. Т. 13. № 4-5. С. 289-313.
- Овёсцов С.А. 2009. Местная флора. Флора Пермского края и ее анализ. Пермь: Изд-во ПГУ. 215 с.
- Разумовская А.В., Кучеров И.Б., Пучнина Л.В. Сосудистые растения национального парка «Кенозерский» (Аннотированный список видов). Северодвинск: Партнер НП. 162 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Ребристая О.В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука. 334 с.
- Ребристая О.В. 2013. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб.: Изд-во ЛЭТИ. 312 с.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа. 378 с.
- Тарасова Е.М. 2007. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. Киров: Кировск. обл. типогр. 440 с.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука. 248 с.
- Хотинский Н.А. 1977. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 200 с.
- Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. 1978. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса. 302 с.
- Цвелёв Н.Н. 1976. Злаки СССР. Л.: Наука. 789 с.
- Цвелёв Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА. 781 с.
- Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М.: КМК. 646 с.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья-95». 991 с.
- Чередниченко О.В. 2017. Флористическая классификация гигрофитной растительности в местах поселений бобров в пойме реки Мёжа (Центрально-Лесной заповедник, Тверская область) // Бюл. Брянск. отд. РБО. № 1 (9). С. 37-49.

- Шенников А.П. 1938. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 429-647.
- Щукина К.В. 2011. Типы сообществ влажных лугов поймы реки Вятки // Бот. журн. Т. 96. № 12. С. 1590-1605.
- Юрцев Б.А., Королёва Т.М., Петровский В.В., Полозова Т.Г., Жукова П.Г., Катенин А.Е. 2010. Конспект флоры чукотской тундры. СПб.: ВВМ. 628 с.
- Юрцев Б.А., Сёмкин Б.И. 1980. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. Т. 65. № 12. С. 1706-1718.
- Ямалов С.М. 2008. Синтаксономия луговых сообществ. // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем. С. 256-265, 457-464 (табл.).
- Ямалов С.М., Султангареева Л.А. Травяная растительность // Флора и растительность национального парка «Башкирия». Уфа: Гилем, 2010. С. 155-238, 415-455 (табл.).
- Chytrý M. (ed.). 2010. Vegetace České republiky. 1. Travninná a keříčková vegetace. Praha: Academia. 527 s.
- Dierßen K. 1996. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart: Ulmer. 839 S.
- Horn H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // The American Naturalist. V. 100. N 914. P. 419-424. DOI: 10.1086/282436
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 p.
- Kubiěna W.L. 1953. The soils of Europe: Illustrated diagnosis and systematics: with keys and descriptions for easy identification of the most important soil formations of Europe with consideration of the most frequent synonyms. Madrid; London: Consejo Superior de Investigaciones Cientificas; Thomas Murby and Co. 317 p.
- Leuschner C., Ellenberg H. 2017. Vegetation ecology of Central Europe. Cham: Springer. V. I: Ecology of Central European forests. 971 p. – V. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p.
- Meusel H., Jäger E., Weinert R. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer. Bd 1. 258 S. – 1978. Bd 2. 419 S. – 1992. Bd 3. 333 S.
- Nordhagen R. 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Museum Skrifter. V. 22. 607 S.
- Renkonen O. 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicæ Vanamo. V. 6. № 1. P. 1-231.
- Stoutjesdijk P., Barkman J.J. 1992. Microclimate, vegetation and fauna. Uppsala: Opulus Press. 205 p.
- Telyatnikov M.Yu., Khitun O.V., Kudr E.V., Pisarenko O.Yu., Prist'yazhnyuk S.A., Ermokhina K.A. 2024. Meadow, mire and shrub vegetation in the axial part of the Polar Urals (Russia) // Botanica Pacifica. V. 13. N 2. P. 131-146. DOI: 10.17581/bp.2024.13206

Voshell S.M., Baldini R.M., Kumar R., Tatalovich N., Hilu K.W. 2011. Canary grasses (*Phalaris*, Poaceae): Molecular phylogenetics, polyploidy and floret evolution // *Taxon*. V. 60. N 5. P. 1306-1316.

Whittaker R.H. 1952. A study of summer foliage insect communities in Great Smoky Mountains // *Ecological Monographs*. V. 22. N 1. P. 1-44. DOI: 10.2307/1948527

FLORISTICAL AND ECOLOGICAL SIMILARITY AND DIFFERENCE OF SUBALPINE AND FLOODPLAIN MEADOWS WITH SIMILAR DOMINANTS

I.B. Kucherov¹, K.V. Shchukina¹, A.A. Zverev^{2,3}

¹V.L. Komarov Botanical Institute, RAS, St.Petersburg

²Tomsk National Research State University, Tomsk

³Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk

The paper presents the results of comparative analysis of the subalpine crane's-bill (*Geranium sylvaticum*), wolfsbane (*Aconitum septentrionale*), purple reedgrass (*Calamagrostis langsdorffii*), and Canary grass (*Phalaroides arundinacea*) meadows of the Northern and Middle Urals with the analogous floodplain meadows of the Russian Plain, based upon the set of 164 relevés. Likewise conditions of soil humidity and mineral richness together with those of permanently high air humidity result in the dominant set and physiognomical similarity of subalpine and floodplain tall-herb meadows and the prevalence of mesoeutrophic, even nitrophilous hygromesophytes in their composition. The additional factor of similarity in comparing the Uralian subalpine and the Cis-Uralian floodplain coenotic floras is that of their likewise "core", composed of the Eurosiberian tall-herb species. Differences in subdominant and accompanying species sets in subalpine and floodplain meadows of similar types are caused by regional peculiarities of the flora history as well as dissimilarities in air temperature regimes of the ecotopes. Both the species composition and the proportions of the ecological or geographical element spectra of the coenotic floras are profoundly influenced by the affiliation of the latter to a given river basin.

Keywords: *European Russia, floodplain meadows, floristical similarity, subalpine meadows, Urals.*

Об авторах:

КУЧЕРОВ Илья Борисович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, лит. В, e-mail: IKuchеров@binran.ru.

ЩУКИНА Ксения Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, лит. В, e-mail: Schukina@binran.ru.

ЗВЕРЕВ Андрей Анатольевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050, Томск, пр. Ленина, д. 36, e-mail: ibiss@rambler.ru.

Кучеров И.Б. Флористическое и экологическое сходство и различие подгольцовых и пойменных лугов со сходным набором доминантов / И.Б. Кучеров, К.В. Щукина, А.А. Зверев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2026. № 2(82). С. 114-152.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.05.26

Дата подписания рукописи в печать: 01.06.26