

**ПОСТОЯНСТВО И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
МАЙНИКА ДВУЛИСТНОГО (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt)
И ЛИННЕИ СЕВЕРНОЙ (*Linnaea borealis* L.) В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

Н.Б. Леонова*, И.Н. Горяинова*

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Приведены результаты исследования по изменению показателей постоянства двух бореальных видов – линнеи северной и майника двулистного – в лесных сообществах, что является основой изучения структуры ареалов указанных видов в пределах лесных биомов Европейской России. В анализе использованы выборки геоботанических описаний, собранные из научных публикаций, и результаты полевых исследований авторов в Архангельской и Мурманской областях. Выявлены закономерности изменения постоянства обоих видов на биомном, региональном и локальном уровнях. На широтном градиенте прослежено возрастание постоянства майника двулистного от северотаежных территорий к подтаежным с максимумом в южной тайге и подтайге. Наибольшие показатели постоянства линнеи северной связаны с северной и средней тайгой. На региональном уровне в пределах среднетаежной территории с близкими ландшафтными условиями выявлено увеличение постоянства обоих видов в районах распространения малонарушенных еловых лесов. Степень ценотической связи с еловыми лесами двух видов различна: линнея северная представлена исключительно в малонарушенных еловых лесах, а майник двулистный распространен в различных лесах, в т. ч. и производных. На локальном уровне показано, что линнея северная в средней тайге наиболее часто встречается в синтаксонах сообществ с преобладанием бореальных видов, в условиях повышенного увлажнения и бедности почв, а майник двулистный обладает высоким постоянством в более широком спектре синтаксонов, что подтверждается оценкой по экологическим шкалам. Предложенный алгоритм изучения постоянства видов на биомном, региональном и локальном уровнях может быть использован для анализа структуры ареалов видов и пространственной дифференциации бореальных лесов и их изменений в условиях антропогенного воздействия.

Ключевые слова: бореальные виды растений, бореальные леса, Европейская Россия, структура ареала, постоянство вида, эколого-ценотические связи.

¹Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-05-00961).

Контактное лицо: Леонова Надежда Борисовна, адрес: 119991, Российская Федерация, Москва, ГСП-1, Ленинские горы; e-mail: nbleonova2@gmail.com

Для цитирования: Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. Постоянство и эколого-ценотические связи майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и линнеи северной (*Linnaea borealis* L.) в лесах Европейской России // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2016. № 3. С. 45–58. doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.3.45

Характер распространения вида в рамках ареала контролируется рядом факторов разного уровня: биоклиматическими условиями на зональном уровне; историческими, орографическими, литологическими, ландшафтными факторами на региональном уровне; ценоотическими, экотопическими, антропогенными факторами – на локальном. Поэтому анализ структуры ареалов и эколого-ценотических связей типичных видов биоты может служить одним из подходов к дифференциации биохор разного ранга. В ходе выполнения научно-исследовательских работ по проекту РФФИ № 14-05-00961 в качестве обоснования дифференциации бореальных лесов на территории Европейской России нами был использован анализ структуры ареалов и эколого-ценотических связей типичных видов таежной биоты с учетом показателей активности и постоянства видов.

Цель работы – выявление структуры ареалов типичных бореальных видов – майника двулистного и линнеи северной – на основе показателя их постоянства в лесных сообществах в связи с эколого-географическими факторами дифференциации бореальных лесов Европейской России. В задачи нашего исследования входило выявление закономерностей изменения постоянства видов как на зональном (биомном), так и на региональном и локальном уровнях. Детальное изучение «поведения» видов, показателей их постоянства рассмотрено на примере центрального сектора средней тайги Европейской России, который, в отличие от западного (Республика Карелия) и восточного (Республика Коми), остается слабоизученным.

Исследование структуры ареала видов растений имеет давние традиции в отечественной ботанической географии, начиная с классических трудов А.И. Толмачева [1–3] по выявлению историко-биогеографических закономерностей развития темнохвойной тайги на основе анализа ареалов основных лесообразующих пород и видов наземного покрова. Ареалогический метод рассмотрен в ряде работ, связанных с мониторингом флористического разнообра-

зия бореальных лесов России [4]. Закономерности структуры ареалов выявлены в процессе картографирования находок вида в сопоставлении с ландшафтными характеристиками среды [5]. В.Б. Куваев [6] предложил выделять в пределах вида территорию с его повышенной ценоотической ролью, где он занимает наиболее разнообразные местообитания. Этот подход чаще всего используется при изучении лекарственных растений. Так, И.Л. Крылова [7] выделяет область оптимума ландыша майского в разных подзонах Европейской России.

Б.А. Юрцевым было предложено ввести в круг задач ботанической географии изучение активности видов [8–10]. Согласно его определению активность – это мера преуспевания вида на территории, что отражается в широте эколого-ценотической амплитуды, определяемой по доле экотопов и сообществ, освоенных видом, постоянству и обилию вида в характерных для него экотопах. В работах В.А. Мартыненко [11] проведен анализ географической активности (на основе показателя встречаемости) и ценоотической устойчивости (на основе показателя доминирования) для ряда луговых видов в поймах таежных рек и выявлены закономерности изменения этих показателей в направлении север-юг. Изменчивость ценоотической приуроченности ряда таежных видов рассмотрена в работах И.Б. Кучерова [12].

Материалы и методы

Обоснование выбора объектов исследования и их характеристика. В качестве объектов исследования взяты виды растений таежной биоты – майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и линнея северная (*Linnaea borealis* L.), играющие значимую роль в экосистемах тайги. Майник двулистный и линнея северная широко распространены в таежной зоне, встречаются в лесных сообществах с достаточно высоким обилием, хорошо идентифицируются. По этим критериям они могут служить индикаторами оценки состояния экосистем, в т. ч. мониторинга биоразнообразия по международным стандартам [9, 13]. Оба вида являются типичными представите-

лями темнохвойной тайги, связанными с этим типом растительности общей историей становления и развития в плейстоцене и голоцене [1].

Линнея северная принадлежит к жизненной группе стелящихся вечнозеленых кустарничков. Майник двулистный – представитель бореального мелкотравья, который встречается в лесных сообществах в заметном обилии, поскольку распространяется вегетативным образом, давая побеги от хорошо развитого разветвленного корневища. Оба вида относятся к

бореальной эколого-ценотической группе видов с характерными адаптациями к существованию в темнохвойных лесах, в условиях умеренного континентального климата [14].

Ареал линнеи северной – циркумбореальный, на территории Европейской России его северная граница простирается до тундровой зоны, а южная лежит в пределах подтайги; ареал майника двулистного – евразийский, на территории Европейской России распространен от лесотундры до лесостепи (рис. 1). Согласно

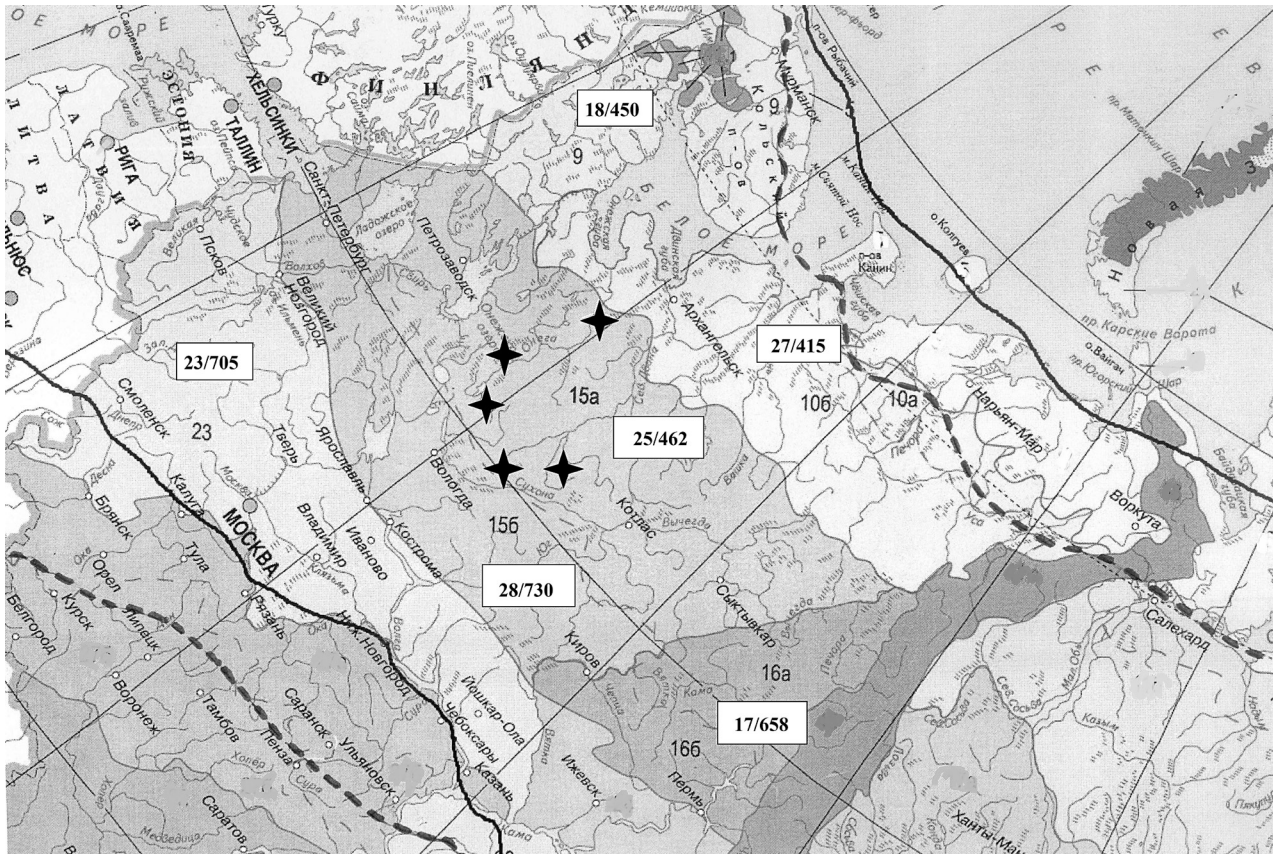


Рис. 1. Объем использованного фактического материала в рамках биомного деления территории. Биомы [17]: 9 – Кольско-Карельский северотаежный; 10 – Мезенско-Печорский (10а – лесотундровый, 10б – северотаежный); 15 – Прибалтийско-Ветлужский (15а – среднетаежный, 15б – южнетаежный); 16 – Приуральский (16а – среднетаежный, 16б – южнетаежный); 23 – Смоленско-Приуральский подтаежный. Обозначения: северная и южная границы ареалов линнеи северной (—) и майника двулистного (---) (по [2]); 17/658 – в числителе – количество использованных источников по изученным биомам, в знаменателе – число геоботанических описаний в выборках по биому; ★ – районы изучения постоянства видов в центральном секторе Прибалтийско-Ветлужского среднетаежного биома

классификации ареалов видов восточно-европейских лесов [5], ареал линнеи северной относится к евразийско-американскому гипоарктическому-бореальному классу, а ареал майника двулистного – к евразийскому гипоарктическому-бореальному классу. По схеме Н.А. Секретаревой [15] ареал линнеи относится к аркто-бореальному монтанному евразийскому типу, а ареал майника – к бореальному евразийскому типу.

Методология. Исследование базируется на биохорологическом подходе в концепции экологической дифференциации биосферы, где на планетарном и региональном уровнях исследования основными подразделениями биосферы являются зональные и региональные биомы. Зональный биом рассматривается как крупная зональная экосистема, объединяющая ряд взаимосвязанных, меньших по размеру экосистем, отражающих взаимодействие климата с региональной биотой и субстратом [16, 17]. Это крупное подразделение дифференциации живого покрова, которое выделяется по господству одного или нескольких типов растительности, соответствующих зональным показателям климата в условиях дренированных водораздельных поверхностей [18].

Структура ареалов видов выявляется в процессе анализа изменения их постоянства в составе лесных сообществ на протяжении их ареала в Европейской России в сочетании с изучением изменений в климатических, ландшафтных условиях и антропогенном воздействии на биоту. Показатель постоянства определяется как доля описаний с участием изучаемого вида в общем объеме выборки описаний лесных сообществ данной территории, выраженная в процентном отношении.

Материалы исследования. Для подсчета постоянства были использованы геоботанические описания, полученные из опубликованных источников (база данных по 110 источникам содержится в отчетных материалах по проекту РФФИ № 14-05-00961). Выборки по конкретным районам содержат разное количество описаний, однако в целом репрезентативность по лесным биомам Европейской России достаточно высока. Также для выборок были использованы геоботанические описания, составленные авто-

рами в ходе полевых исследований на юге Архангельской области (Устьянский район) в 2003–2014 годах (300 описаний) и в Мурманской области (Кандалакшский район) в 2010–2013 годах (30 описаний).

Для анализа на региональном уровне была выбрана территория в пределах среднетаежной подзоны Архангельской области, на левобережье р. Северной Двины, где сравнивались массивы геоботанических описаний, собранных в Обозерском лесхозе [19–21], Кенозерском национальном парке [22], Коношском и Няндомском лесхозах [23–25], в Устьянском районе (описание авторов) и в Тотемском районе Вологодской области на границе средней и южной тайги [26, 27]. Путем сравнения ландшафтных условий и характера антропогенных воздействий выявлялись факторы, определяющие постоянство изучаемых видов в пределах данной территории.

Анализ эколого-ценотических связей видов на ландшафтном уровне осуществлялся путем оценки их постоянства по единицам классификации растительности, организованным по ведущим факторам – увлажнению и богатству почв. О последнем в таежной зоне можно судить по доле участия неморальных и бореальных видов [28]. Экологические ареалы видов по увлажнению и богатству почв устанавливались при камеральной обработке описаний по шкалам Л.Г. Раменского [29].

Результаты и обсуждение

Биомный уровень. Анализ показателей постоянства майника двулистного и линнеи северной в рамках биомного деления территории [17] показывает тенденции его изменения в широтном направлении (рис. 2). Постоянство майника растет от сообществ северной тайги к подтаежным лесам (от 8 % в Кольско-Карельском северотаежном биоме до 68 % в Смоленско-Приуральском подтаежном). Линнея северная наиболее активна в северотаежном Мезенско-Печорском и Приуральском таежном биоме. К югу в подтаежных лесах ее постоянство заметно уменьшается. Для широколиственных лесов и лесостепи объем собранного материала еще недостаточен для обобщений, причем южная граница ареала линнеи примерно соответству-

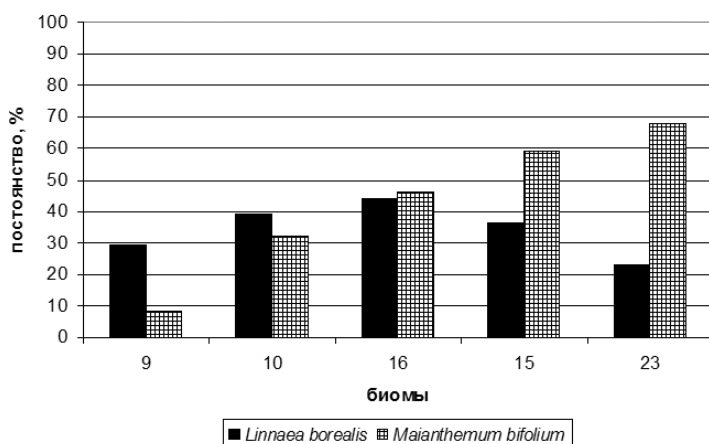


Рис. 2. Изменение постоянства линнеи северной и майника двулистного в лесных биомах Европейской России (нумерация биомов в соответствии с рис. 1)

ет южной границе подтайги. Как было сказано ранее, преуспевание вида на определенной территории, включая его высокое постоянство в сообществах, соответствует оптимуму его ареала [2, 8]. Поэтому можно констатировать, что оптимальные условия существования для майника двулистного и его значимая роль в сообществах

связаны с южной тайгой и подтайгой, а для линнеи северной – со средней и северной тайгой.

Биомное деление во многом связано с климатическими показателями, которые часто совпадают с границами ареалов таксонов, границами зональных и подзональных типов растительных сообществ. В табл. 1 приведены

Таблица 1

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛЕСНЫХ БИОМОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Биом	Зональное положение	Сумма активных температур выше 10 °С, °С	Количество осадков за год, мм	Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом, дн.
Карельско-Кольский	Гипарктический северотаежный	700	600	170
Мезено-Печорский	Лесотундровый	600–700	625	200
	Северотаежный	1200	600	170
Приуральский	Среднетаежный	1200	900	200
	Южнотаежный	1600	450	160
Прибалтийско-Ветлужский	Среднетаежный	1700	576	160
	Южнотаежный	2000	565	150
Смоленско-Приволжский	Подтаежный широколиственно-хвойнолесной	1800	700	130

Примечание. Названия биомов и климатические характеристики в таблице приведены в соответствии с картой «Биомы России» [17].

показатели уровня теплообеспеченности, годового количества осадков и продолжительности периода устойчивого снежного покрова для лесных биомов Европейской России. Сравнение областей оптимумов ареалов двух видов с климатическими характеристиками показывает, что для майника двулистного область максимальных показателей постоянства ограничивается суммами активных температур выше 10 °С, равных 1800–2000 °С, и 130–150-дневной продолжительностью периода с устойчивым снежным покровом, а для линнеи северной эти показатели составляют 1200–1600 °С и 180–200 дней соответственно.

Региональный уровень. Анализ пространственной динамики постоянства двух видов на региональном уровне был проведен в пределах центральной части Прибалтийско-Ветлужского среднетаежного биома, на территории левобережья р. Северной Двины, где были выбраны пять лесных массивов, обеспеченных крупными выборками описаний (см. рис. 1). Сравнение показало, что постоянство майника двулистного и линнеи северной в них заметно различается. Максимальные показатели постоянства характерны для лесов Кенозерского национального парка в центральной части рассматриваемой территории и для Тотемского района Вологодской области – на юге; минимальные показатели – в Устьянском районе (табл. 2). Это нельзя

объяснить ни климатическими, ни геолого-геоморфологическими факторами, поскольку в биомном делении рассматриваемые участки едины, а в ландшафтном отношении – близки. Они относятся к среднетаежным ландшафтам возвышенных платформенных равнин Онего-Двинской и Двинско-Мезенской среднетаежных провинций [30, 31]. Поверхностные отложения представлены моренными или покровными суглинками с небольшим участием флювиогляциальных песков [32]. Коренными лесами в этих ландшафтах являются ельники [33].

Рассмотренные районы различаются по соотношению ельников, сосняков, мелколиственных лесов в массивах использованных описаний, что можно связать со степенью антропогенного воздействия.

Таким образом, максимальные показатели постоянства двух бореальных видов в пределах средней тайги левобережья р. Северной Двины наблюдаются на территории с господством еловых лесов, а минимальные – на территории с наиболее нарушенным в ходе многолетних рубок и распашки лесным покровом, в котором преобладают вторичные сосновые, хвойно-мелколиственные и мелколиственные леса.

Локальный уровень. Выявление эколого-ценотической амплитуды майника и линнеи проведено для двух из рассмотренных выше

Таблица 2

ПОСТОЯНСТВО МАЙНИКА ДВУЛИСТНОГО И ЛИННЕИ СЕВЕРНОЙ В ОПИСАНИЯХ И СООТНОШЕНИЕ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ, % ОТ ЧИСЛА ОПИСАНИЙ В ВЫБОРКЕ

Район	Всего описаний	Постоянство, %		Лесные формации, %				
		линнеи	майника	еловые	сосновые	лиственничные	мелколиственно-хвойные	мелколиственные
Обозерский	74	23	42	26	59	11	–	4
Кенозерский	195	61	93	100	–	–	–	–
Коношо-Няндомский	40	53	44	65	7,5	–	15	12,5
Устьянский	274	3	42	9	23	–	29	39
Тотемский	37	81	92	100	–	–	–	–

районов средней тайги, в разной степени измененных антропогенным воздействием: в малонарушенных еловых лесах Кенозерского национального парка [22] и антропогенно-трансформированных лесах Устьянского района. При сравнении использованы единицы классификации лесных сообществ, выделенные доминантно-флористическим методом для Кенозерского национального парка [22] и эколого-флористическим методом Браун-Бланке для Устьянского района [34].

На рис. 3 представлено соотношение показателей постоянства майника и линнеи в 9 ассоциациях ельников Кенозерского на-

соком постоянстве майника двулистного во всех ассоциациях (от 80 до 100 %) постоянство линнеи северной нарастает по экологическому ряду от 50 % в кислотно-черничных сообществах ассоциаций *Oxalidoso-Piceetum* и *Myrtillo-Piceetum* в условиях нормального увлажнения до 83 % в хвощевых ельниках *Equiseto sylvatici-Piceetum* в более увлажненных местообитаниях. При дальнейшем нарастании застойного увлажнения в сфагновых ельниках наблюдается убывание постоянства вида. Самый низкий показатель постоянства линнеи (14 %) отмечен в ассоциации *Calamagrostio arundinaceae-Piceetum*,

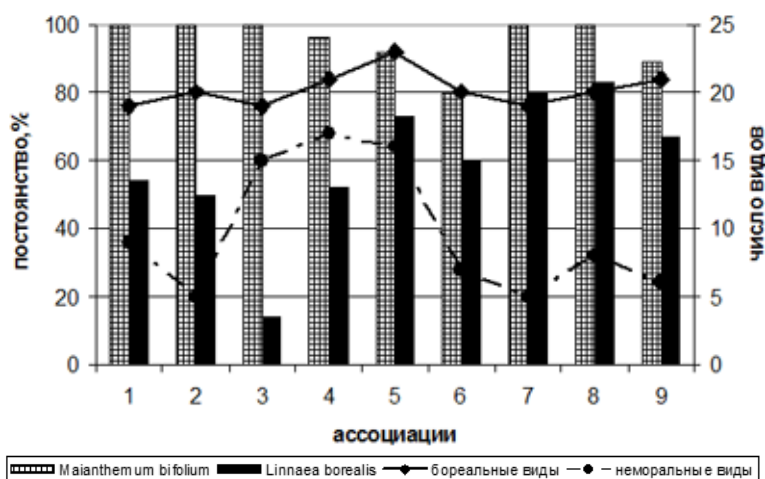


Рис. 3. Постоянство майника двулистного и линнеи северной и соотношение числа бореальных и неморальных видов в лесных сообществах Кенозерского национального парка. Цифрами обозначены ассоциации [22]: 1 – *Myrtillo-Piceetum*, 2 – *Oxalidoso-Piceetum*, 3 – *Calamagrostio arundinaceae-Piceetum*, 4 – *Aconito-Piceetum*, 5 – *Filipendulo-Piceetum*, 6 – *Menyantho-Piceetum*, 7 – *Rubo humulifolii-Piceetum*, 8 – *Equiseto sylvatici-Piceetum*, 9 – *Sphagno girgensohni-Piceetum*

ционального парка. О бореальном характере этих сообществ свидетельствует преобладание бореальных видов над неморальными в их составе. Лишь в трех синтаксонах: *Calamagrostio-arundinaceae-Piceetum*, *Aconito-Piceetum* и *Filipendulo-Piceetum* – заметно присутствие неморальных видов. При вы-

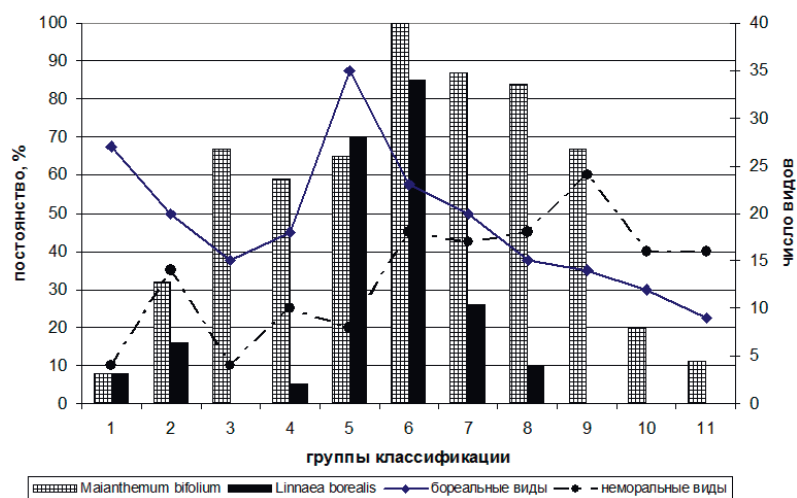
что связано, по-видимому, с конкуренцией в травяном покрове.

В лесных сообществах Устьянского района (рис. 4а, см. с. 52) постоянство двух видов оценено по ряду синтаксонов от наиболее бедных сообществ группы *Calluna vulgaris*, представляющих собой боры-беломошники на бедных

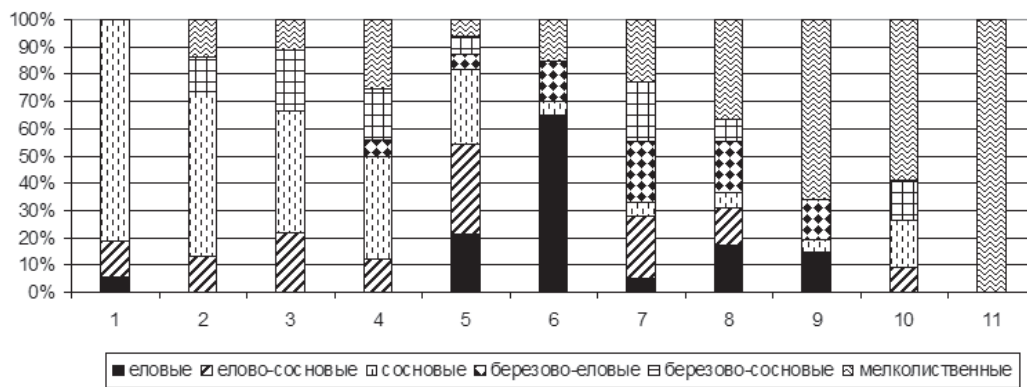
песчаных почвах, до влажнотравных лесов группы *Trollius europaeus* с участием неморальных видов, произрастающих на плодородных аллювиальных почвах в долинах малых рек. По данному экологическому ряду меняется и набор доминирующих древесных пород (рис. 4б). Первые четыре синтаксона представляют преимущественно сосновые производные леса, группа *Linnaea borealis* – сочетание еловых, со-

сново-еловых и сосновых лесов; в группе *Gymnocarpium dryopteris* преобладают ельники, а начиная с группы *Oxalis acetosella* возрастает доля вторичных елово-березовых и лиственных лесов (из березы, осины, ольхи серой).

Выявлено, что с наибольшим постоянством майник двулистный участвует в еловых и березово-еловых лесах групп *Gymnocarpium dryopteris* и *Oxalis acetosella*, произрастающих



а



б

Рис. 4. Постоянство майника двулистного и линнеи северной, соотношение числа boreальных и неморальных видов (а) и состав лесообразующих пород (б) по единицам флористической классификации в Устьянском районе. Цифрами обозначены синтаксоны: 1 – *Calluna vulgaris*; 2 – *Lycopodium clavatum*; 3 – *Vaccinium uliginosum*; 4 – *Veronica officinalis*; 5 – *Linnaea borealis*; 6 – *Gymnocarpium dryopteris*; 7 – *Oxalis acetosella*; 8 – *Stellaria holostea*; 9 – *Asarum europaeum*; 10 – *Viola canina*; 11 – *Trollius europaeus*

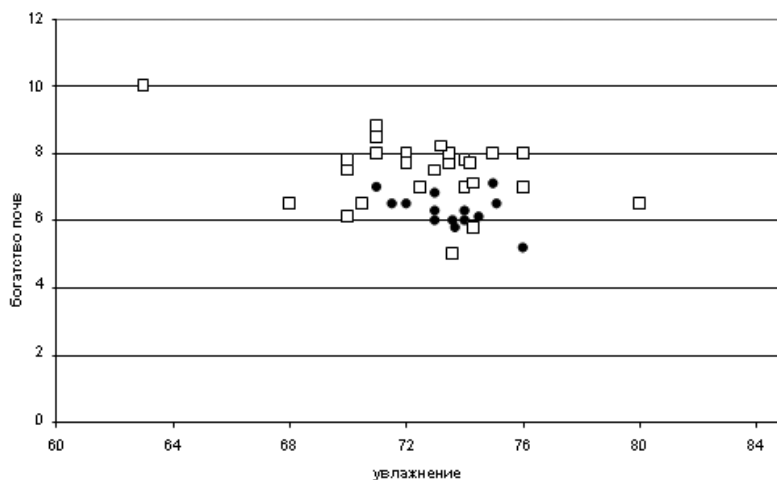


Рис. 5. Экологические ареалы сообществ на основе шкал Л.Г. Раменского (□ – описания с участием *Maianthemum bifolium*; ● – описания с участием *Linnaea borealis* и *Maianthemum bifolium*)

в небогатых по плодородию местообитаниях, и в субнеморально-бореальных лесах групп *Stellaria holostea* и *Asarum europaeum*, характеризующихся участием неморальных видов трав и произрастающих в более богатых местообитаниях. Линнея северная с высоким постоянством присутствует только в бореальных лесах групп *Linnaea borealis* и *Gymnocarpium dryopteris*, где преобладают еловые и елово-сосновые леса.

Экологические условия произрастания майника двулистного и линнеи северной оценены с помощью экологических шкал Л.Г. Раменского (рис. 5). На основе выборки из 40 геоботанических описаний лесных сообществ построены экологические ареалы двух типов сообществ, в первом из которых присутствует только майник, во втором – линнея и майник.

Наблюдается приуроченность сообществ с участием линнеи северной к условиям повышенного увлажнения (ступени 71–76) и более бедных почв (ступени 5–7), при этом экологический ареал – компактный. В то же время сообщества с участием только майника двулистного обладают более широким экологическим ареалом, охватывающим ступени увлажнения

68–80 (влажнолуговое и сыролуговое) и ступени богатства почв 5–10 (бедные и небогатые).

Таким образом, на локальном уровне прослежено тяготение двух анализируемых видов к малонарушенным еловым лесам, причем линнея северная ограничена влажными и относительно небогатыми почвами, характерными для темнохвойной тайги, а майник двулистный обладает высоким постоянством в широком спектре местообитаний с относительно богатыми почвами. В Кенозерском национальном парке линнея северная осваивает все разнообразие ельников, а в Устьянском районе не проникает на наиболее богатые почвы.

Заключение

В рамках исследования структуры ареалов двух бореальных видов – линнеи северной и майника двулистного – в пределах лесных биомов Европейской России установлено следующее.

На биомном уровне выявлено, что постоянство видов в разных биомах заметно различается. На широтном градиенте прослежено возрастание постоянства майника двулистного от северотаежных биомов к подтаежным, с максимумом в южной тайге и подтайге. Линнея

северная в целом характеризуется меньшим постоянством в сообществах по сравнению с майником на протяжении всех биомов, при этом наибольшие показатели наблюдаются в северотаежных и среднетаежных биомах. Различия в постоянстве двух видов соответствуют различиям биоклиматических условий лесных биомов Европейской России.

На региональном уровне в рамках среднетаежной территории с близкими ландшафтными условиями выявлено увеличение активности обоих видов в районах распространения малонарушенных еловых лесов. Данная закономерность хорошо иллюстрирует приуроченность этих видов к темнохвойным лесам, неоднократно описанную в литературе [1, 5, 14]. Однако степень ценотической связи с еловыми лесами двух видов различна: если линнея северная представлена исключительно в малонарушен-

ных еловых лесах, то майник двулистный распространен и в других, в т. ч. и производных.

На локальном уровне показано, что линнея северная в средней тайге наиболее часто встречается в сообществах синтаксонов с преобладанием бореальных видов, в условиях повышенного увлажнения и бедности почв, а майник двулистный обладает высоким постоянством в более широком спектре синтаксонов, что подтверждается оценкой по экологическим шкалам.

Предложенный алгоритм изучения постоянства видов на биомном, региональном и локальном уровнях может быть использован для анализа структуры ареалов видов, создания карт структуры ареалов и пространственной дифференциации бореальных лесов и их изменений в условиях антропогенного воздействия.

Список литературы

1. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 155 с.
2. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 224 с.
3. Толмачев А.И. Основы учения об ареалах. Л., 1962. 100 с.
4. Носова Т.М., Тихонова Е.В. Ареалогический метод и его роль в организации мониторинга флористического разнообразия бореальных лесов России // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 115–119.
5. Носова Л.М., Леонова Н.Б., Зимин М.В. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса // Восточно-европейские леса. Т. 1. М., 2004. С. 270–282.
6. Куваев В.Б. Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 8. С. 1121–1126.
7. Крылова И.Л. *Convallaria majalis* L. как компонент растительных сообществ // Растит. ресурсы. 1993. Т. 29, вып. 2. С. 1–10.
8. Юрцев Б.А. Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 375–391.
9. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7–21.
10. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.
11. Мартыненко В.А. Изменение ценотической роли некоторых видов луговых растений в поймах таежных рек // Структура и видовой состав растительных сообществ Европейского Севера СССР: тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1985. № 72. С. 44–51.
12. Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, № 6. С. 479–500.
13. Global Biodiversity Assessment. Cambridge, 1995. 350 p.
14. Рысин Л.П. Конспект лесной флоры средней полосы Русской равнины (сосудистые растения). М., 2009. 117 с.

15. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.
16. Огуреева Г.Н. Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. Сб. 134. Актуальная биогеография. М., 2012. С. 58–81.
17. Биомы России. М. 1:8 000 000 // Карты для высшей школы. М., 2015. С. 200.
18. Одум Ю. Экология. Т. 1. М., 1986. 328 с.
19. Алексеев С.В., Молчанов А.А. Выборочные рубки в лесах Севера. М., 1954. 148 с.
20. Молчанов А.А., Преображенский И.Ф. Лес и лесное хозяйство Архангельской области. М., 1957. 238 с.
21. Соколова Л.А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. Т. 2. Л., 1937. С. 9–80.
22. Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область) // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 9. С. 1268–1298.
23. Воропанов П.В. Ельники Севера. М.; Л., 1950. 80 с.
24. Шиманюк А.П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 103 с.
25. Самбук Ф.В. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. Рус. ботан. общ-ва. 1927. Т. 2, № 1–2. С. 33–58.
26. Корчагин А.А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 287–327.
27. Гаврилов К.А., Карпов В.Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. ин-та леса и древесины Сиб. отд-ния АН СССР. 1962. Т. 52. С. 5–118.
28. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н., Леонова Н.Б., Родман Л.С. Эколого-географическая дифференциация биоразнообразия и ее отражение на крупномасштабных картах // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: материалы XI Перфильевских науч. чт. Ч. 1. Архангельск, 2007. С. 231–235.
29. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
30. Ландшафтная карта СССР / под ред. А.Г. Исаченко. М. 1:4 000 000. М., 1988.
31. Добрынин Д.А., Столбовский А.П. Ландшафтное разнообразие и система особо охраняемых природных территорий Архангельской области. Архангельск, 2008. 36 с.
32. Савинов Ю.А. Геоморфологические районы Архангельской области // Северо-Запад европейской части СССР. Л., 1967. Вып. 6. С. 66–81.
33. Растительность европейской части СССР / под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л., 1980. 429 с.
34. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н., Леонова Н.Б. Закономерности эколого-географической дифференциации биоразнообразия в ландшафтах средней тайги Европейской России // Биогеография в Московском университете. 60 лет кафедре биогеографии: сб. М., 2008. С. 52–71.

References

1. Tolmachev A.I. *K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi* [On the Emergence and Development of Dark Coniferous Taiga]. Moscow; Leningrad, 1954. 155 p.
2. Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiyu rasteniy* [Introduction to Plant Geography]. Leningrad, 1974. 224 p.
3. Tolmachev A.I. *Osnovy ucheniya ob arealakh* [Tenets of Habitats]. Leningrad, 1962. 100 p.
4. Nosova T.M., Tikhonova E.V. *Arealogicheskii metod i ego rol' v organizatsii monitoringa floristicheskogo raznoobraziya boreal'nykh lesov Rossii* [Arealogical Method and Its Role in the Organization of Monitoring of Floristic Diversity of Russian Boreal Forests]. *Monitoring bioraznoobraziya* [Monitoring of Biodiversity]. Moscow, 1997, pp. 115–119.
5. Nosova L.M., Leonova N.B., Zimin M.V. *Analiz arealov osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rasteniy lesnogo poyasa* [Analysis of the Areas of the Basic Ecological and Cenotic Groups of Plant Species of the Forest Belt]. *Vostochno-evropeyskie lesa. T. 1* [Eastern European Forests. Vol. 1]. Moscow, 2004, pp. 270–282.

6. Kuvaev V.B. Ponyatiya golo- i tsenoareala na primere nekotorykh lekarstvennykh rasteniy [Concepts of Holo- and Cenotic Range in the Example of Some Medicinal Plants]. *Botanicheskiy zhurnal*, 1965, vol. 50, no. 8, pp. 1121–1126.
7. Krylova I.L. *Convallaria majalis* L. kak komponent rastitel'nykh soobshchestv [*Convallaria majalis* L. as a Component of Plant Communities]. *Rastitel'nye resursy*, 1993, vol. 29, no. 2, pp. 1–10.
8. Yurtsev B.A. Ispol'zovanie indeksov regional'noy vstrechaemosti i regional'noy aktivnosti dlya botaniko-geograficheskogo analiza rastitel'nogo pokrova [The Use of the Regional Occurrence and Regional Activities Indices for the Botanical and Geographic Analysis of Vegetation]. *Botanicheskiy zhurnal*, 2006, vol. 91, no. 3, pp. 375–391.
9. Yurtsev B.A. Ekologo-geograficheskaya struktura biologicheskogo raznoobraziya i strategiya ego ucheta i okhrany [Ecological and Geographical Structure of Biological Diversity and the Strategy of Its Registration and Protection]. *Bioraznoobraziye: podkhody k izucheniyu i sokhraneniuyu* [The Biodiversity: the Approaches to the Study and Conservation]. Saint Petersburg, 1992, pp. 7–21.
10. Yurtsev B.A. *Flora Suntar-Khayata: problemy istorii vysokogornyykh landshaftov severo-vostoka Sibiri* [Flora of Suntar-Hayat: the History Problems of Mountainous Landscapes of Northeast Siberia]. Leningrad, 1968. 235 p.
11. Martynenko V.A. Izmenenie tsenoticheskoy roli nekotorykh vidov lugovykh rasteniy v poymakh taezhnykh rek [A Change of Cenotic Role of Certain Species of Meadow Plants in the Flood Plains of the Taiga Rivers]. *Struktura i vidovoy sostav rastitel'nykh soobshchestv Evropeyskogo Severa SSSR: tr. Komi fil. AN SSSR* [Structure and Species Composition of Plant Communities in the European North of the USSR: Proc. Komi Branch of the USSR Academy of Sciences]. Syktyvkar, 1985, no. 72, pp. 44–51.
12. Kucherov I.B. Geograficheskaya izmenchivost' tsenoticheskoy priurochennosti rasteniy i ee prichiny (na primere lesov Evropeyskogo Severa) [Geographic Variation of the Cenotic Confinement of Plants and Its Causes (the Case of the Forests of the European North)]. *Zhurnal obshchey biologii* [Biology Bulletin Reviews], 2003, vol. 64, no. 6, pp. 479–500.
13. *Global Biodiversity Assessment* [The Global Biodiversity Assessment]. Cambridge, 1995. 350 p.
14. Rysin L.P. *Konspekt lesnoy flory sredney polosy Russkoy ravniny (sosudistye rasteniya)* [The Abstract of Forest Flora of the Midland of the Russian Plain (Vascular Plants)]. Moscow, 2009. 117 p.
15. Sekretareva N.A. *Sosudistye rasteniya Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy* [Vascular Plants of the Russian Arctic and Adjacent Territories]. Moscow, 2004. 131 p.
16. Ogureeva G.N. Ekologo-geograficheskyy podkhod k izucheniyu raznoobraziya i geografii nazemnykh ekosistem [Ecological and Geographical Approach to the Study of Diversity and Geography of Terrestrial Ecosystems]. *Voprosy geografii. Sb. 134. Aktual'naya biogeografiya* [Issues of Geography. Coll. 134. Current Biogeography]. Moscow, 2012, pp. 58–81.
17. Biomy Rossii. M. 1:8 000 000 [Biomes of Russia. 8 Millionth-Scale]. *Karty dlya vysshey shkoly* [Maps for the Higher Education]. Moscow, 2015, p. 200.
18. Odum Yu. *Ekologiya. T. 1* [Ecology. Vol. 1]. Moscow, 1986. 328 p.
19. Alekseev S.V., Molchanov A.A. *Vyborochnye rubki v lesakh Severa* [Selective Logging in the Forests of the North]. Moscow, 1954. 148 p.
20. Molchanov A.A., Preobrazhenskiy I.F. *Les i lesnoe khozyaystvo Arkhangel'skoy oblasti* [A Forest and a Forestry in Arkhangelsk Region]. Moscow, 1957. 238 p.
21. Sokolova L.A. Materialy k geobotanicheskomu rayonirovaniyu Onego-Severodvinskogo vodorazdela i Onezhskogo poluostrova [Materials to the Geobotanical Zoning of the Onega and Severodvinsk Watershed and Onega Peninsula]. *Trudy Botanicheskogo Instituta AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika. T. 2* [Proc. Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Ser. 3. Geobotany. Vol. 2]. Leningrad, 1937, pp. 9–80.
22. Kucherov I.B., Razumovskaya A.V., Churakova E.Yu. Elovye lesa natsional'nogo parka "Kenozerskiy" (Arkhangel'skaya oblast') [Spruce Forests of the Kenozero National Park (Arkhangelsk Region)]. *Botanicheskiy zhurnal*, 2010, vol. 95, no. 9, pp. 1268–1298.
23. Voropanov P.V. *El'niki Severa* [Spruce Forests of the North]. Moscow; Leningrad, 1950. 80 p.
24. Shimanyuk A.P. *Opyt izucheniya severnykh lesov* [The Experience of Studying the Northern Forests]. Moscow; Leningrad, 1931. 103 p.

25. Sambuk F.V. Rastitel'nye assotsiatsii na zhelto-podzolistykh pochvakh Konoshskoy dachi Vologodskoy gubernii [Vegetable Associations in the Yellow-Podzolic Soils of the Konosha Cottage of the Vologda Province]. *Zhurnal Russkogo botanicheskogo obshchestva*, 1927, vol. 2, no. 1–2, pp. 33–58.

26. Korchagin A.A. K voprosu o tipakh lesa po issledovaniyu v Totemskom uезде Vologodskoy gubernii [On the Issue of Forest Types after the Research in the Totemsk County of the Vologda Province]. *Ocherki po fitosotsiologii i fitogeografii* [Essays on Phytosociology and Phytogeography]. Moscow, 1929, pp. 287–327.

27. Gavrilov K.A., Karpov V.G. Glavneyshie tipy lesa i pochvy Vologodskoy oblasti v rayone rasprostraneniya karbonatnoy moreny [The Principal Types of Forests and Soils of the Vologda Region in the Habitat of Carbonate Moraine]. *Trudy instituta lesa i drevesiny Sib. otd-niya AN SSSR* [Proceedings of the Forest and Wood Institute of the USSR Academy of Sciences], 1962, vol. 52, pp. 5–118.

28. Myalo E.G., Goryainova I.N., Leonova N.B., Rodman L.S. Ekologo-geograficheskaya differentsiatsiya bioraznoobraziya i ee otrazhenie na krupnomasshtabnykh kartakh [Ecological and Geographical Differentiation of Biodiversity and Its Reflection in the Large-Scale Maps]. *Bioraznoobrazie, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie rastitel'nykh resursov Severa: materialy XI Perfil'evskikh nauch. cht. Ch. 1* [Biodiversity, Protection and Rational Use of Plant Resources in the North: Proc. 11th Perfil'ev's Sci. Readings. Part 1]. Arkhangel'sk, 2007, pp. 231–235.

29. Ramenskiy L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodyy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological Evaluation of the Forage Lands by a Vegetation Cover]. Moscow, 1956. 472 p.

30. *Landshaftnaya karta SSSR. M. 1:4 000 000* [Physical Map of the USSR. Chart Scale 1:4 000 000]. Ed. by A.G. Isachenko. Moscow, 1988.

31. Dobrynin D.A., Stolpovskiy A.P. *Landshaftnoe raznoobrazie i sistema osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Arkhangel'skoy oblasti* [Landscape Diversity and the System of Specially Protected Natural Territories of Arkhangel'sk Region]. Arkhangel'sk, 2008. 36 p.

32. Savinov Yu.A. Geomorfologicheskie rayony Arkhangel'skoy oblasti [Geomorphological Districts of Arkhangel'sk Region]. *Severo-Zapad evropeyskoy chasti SSSR* [The North-West of the European Part of the USSR]. Leningrad, 1967, iss. 6, pp. 66–81.

33. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the European Part of the USSR]. Ed. by S.A. Gribova, T.I. Isachenko, E.M. Lavrenko. Leningrad, 1980. 429 p.

34. Myalo E.G., Goryainova I.N., Leonova N.B. Zakonomernosti ekologo-geograficheskoy differentsiatsii bioraznoobraziya v landshaftakh sredney taygi Evropeyskoy Rossii [Patterns of Ecological and Geographical Differentiation of Biodiversity in the Middle Taiga Landscapes of European Russia]. *Biogeografiya v Moskovskom universitete. 60 let kafedre biogeografii: sb.* [Biogeography at the University of Moscow. 60 Years to the Department of Biogeography: Coll.]. Moscow, 2008, pp. 52–71.

doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.3.45

Nadezhda B. Leonova, Ingrid N. Goryainova**

*Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation)

**CONSTANCY AND ECOLOGICAL-COENOTIC CONNECTIONS OF MAY LILY
(*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) AND NORTH TWINFLOWER (*Linnaea borealis* L.)
IN THE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA**

The paper presents the study results of the constancy indices for two boreal plant species – may lily and north twinflower (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L.) in the forest communities, which is the basis for studying the range structure of these species within the forest biomes of European Russia. The survey is based on data collected from the geobotanical descriptions, scientific publications and the results of the field studies received by the authors in Arkhangel'sk and Murmansk regions. The regularities of constancy changes of both species within the biome, regional and local levels are considered. The biome level distribution is subjected to the latitudinal gradient. The

Maianthemum bifolium constancy increases from the northern taiga to the sub-boreal forest territories with a maximum in the southern taiga and subtaiga. The greatest indicators of constancy of *Linnaea borealis* are associated with the northern and middle taiga. At the regional level within the middle taiga territory with similar landscape conditions we reveal an increase in the constancy of both species in the habitat of old-growth spruce forests. The extent of the coenotic connection is rather different for two species. *Linnaea borealis* is presented only in the old-growth spruce forests. *Maianthemum bifolium* is distributed in some different forest types including the secondary forests. The local level survey has shown that *Linnaea borealis* is more active in humid and poor in mineral nutrition sites of boreal communities, while *Maianthemum bifolium* has a high constancy in some various sites, as confirmed by the Ecological indicator values. The suggested way for species constancy studying within the biome, regional and local levels can be used for the study of the range structure and space differentiation of boreal forests and their changes under the anthropogenic impact.

Keywords: boreal plants species, boreal forest, European Russia, range structure, species constancy, ecological-coenotic connections.

Received on March 21, 2016

Поступила 21.03.2016

Corresponding author: Nadezhda Leonova, address: Leninskie gory, Municipal Post Office – 1, Moscow, 119991, Russian Federation; e-mail: nbleonova2@gmail.com

For citation: Leonova N.B., Goryainova I.N. Constancy and Ecological-Coenotic Connections of May Lily (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) and North Twinflower (*Linnaea borealis* L.) in the Forests of European Russia. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser.: Estestvennyye nauki*, 2016, no. 3, pp. 45–58. doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.3.45