

УДК 581.526.452 (470.22)

## РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КСЕРОМЕЗОФИТНЫХ И МЕЗОФИТНЫХ ЛУГОВ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ: ЭКОЛОГО-ТОПОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД

**С. Р. Знаменский**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Представлена типология мезофитной и ксеромезофитной луговой растительности среднетаежной Карелии с позиций современного состояния самой растительности и современных методов исследования. Выделены основные дифференцирующие факторы среды, которыми в настоящее время являются богатство почв азотом, почвенное увлажнение и дисперсионный состав почв. При этом в масштабах всего рассмотренного региона роль почвенного азота в 2–3 раза выше почвенного увлажнения, что объясняется сильным антропогенным прессом второй половины XX века. Выделены четыре укрупненные ассоциации, для которых приведены диагностические виды. Констатирован сдвиг в сторону большей нитрофильности сообществ по сравнению с серединой XX века.

**Ключевые слова:** типология, луговые сообщества, дифференцирующие факторы среды, диагностические виды, эколого-ценотические группы, свиты.

### **S. R. Znamenskii. XEROMESIC AND MESIC MEADOW VEGETATION IN SOUTHERN BOREAL ZONE OF KARELIA. ECOLOGICAL AND TOPOLOGICAL APPROACH**

A new typology of mesic and xeromesic meadow vegetation in the Southern Boreal zone of Karelia is introduced based on the contemporary meadow vegetation conditions and modern multivariate methodological approaches. The main differentiating environmental factors are identified. Currently they include soil nitrogen pool, soil moisture and particle size. Generally, the importance of soil nitrogen is two to three times higher than soil moisture region-wide due to intensive anthropogenic pressure in the second half of the 20<sup>th</sup> century. Four consolidated associations of meadow vegetation are defined, each characterized by a set of diagnostic species. The shift towards a high soil nitrogen content has been recorded.

**Key words:** typology, meadow communities, differentiating environmental factors, diagnostic species, ecological-coenotic groups, series.

### **Введение**

Республика Карелия относится к регионам России, где луговая растительность изучена достаточно подробно. Солидный базис в этой

области создан М. Л. Раменской, всесторонне изучившей луга республики в середине XX века и опубликовавшей монографию «Луговая растительность Карелии» [Раменская, 1958]. В данной монографии растительность как собственно

лугов, так и лугоподобных влажных сообществ рассмотрена детально и предложена схема классификации, включившая свыше трех сотен ассоциаций (точное число назвать нельзя, поскольку ассоциации были выделены не во всех формациях), относимых к 26 формациям. В последующие годы был опубликован целый ряд работ, посвященных растительности лугов отдельных районов южной Карелии, где список луговых формаций существенно расширен [Лобанова, Белоусова, 1969; Лопатин, 1971; Зайкова, 1971, 1980; Юдина, 1999, 2000; Лайдинен, 2010].

Здесь надо отметить, что классификация луговой растительности вообще представляет собой задачу нетривиальную. Простой и популярный в русской геоботанической школе доминантный подход тут малоприменим. Сообщества лугов, в особенности мезофитных, содержат очень большое число видов. Если видовой фонд верхового болота составляет 10–20 видов растений, бореального леса – 20–30, неморального леса – 40–50 [Pärtel et al., 1996], то для мезофитного луга Карелии значение в 60 видов на сообщество является заурядным, а самые богатые луга могут содержать 120–130 видов растений. Видимые доминанты при этом в сообществе могут отсутствовать вовсе или сменяться из года в год, а то и в течение одного вегетационного сезона, чему способствует высокая подвижность луговой растительности. Недостатки классификаций, основанных чисто на ботанических признаках, вполне были обоснованы еще классиком отечественного луговедения А. П. Шенниковым [1940], который требовал привлекать к флористическим признакам экологические, а также положение сообществ в сукцессионном ряду.

Важно понимать, что методологически это было осуществить на уровне середины прошлого века довольно трудно. Еще не были разработаны методы непрямой ординации, в самом начале развития находились методы экошкал, а вся экологическая оценка сводилась, как правило, к выполнению схематической ординации. Само же выделение сообществ, как при работе в поле, так и при камеральной обработке, осуществлялось при помощи все того же доминантного подхода. К примеру, анализ растительности формации *Nardeta strictae* из таблиц монографии Раменской приводит к мысли, что в одну формацию объединены по крайней мере две разные группы описаний, резко отличающиеся по признаку увлажнения и объединенные только одним признаком – доминированием белоуса. При этом ряду описаний находятся почти полные аналоги в составе формации *Cariceta nigrae*.

Излишним представляется и дробление луговой растительности Карелии на десятки отдельных ассоциаций. Так, в формации полевичников (*Agrosteta tenuis*) было выделено 7 ассоциаций, в формации белоусников (*Nardeta strictae*) – 14 (впрочем, как было отмечено, не все их можно рассматривать как мезофитные), щучников (*Deschampsia cespitosae*) – 18, влажноразнотравных лугов (*Humidiheta*) – 9. Определение того, насколько устойчивым является то или иное сочетание видов, по которым выделялась ассоциация, требует по крайней мере длительных мониторинговых наблюдений, при проведении же мониторинга авторы ограничивались в описании, как правило, рангом формации [напр., Зайкова, 1980]. Вдобавок в настоящий момент луговая растительность существенно сократилась по сравнению с временами работы М. Л. Раменской в 3–4 раза. Если в 1953 году луговая площадь в Карело-Финской ССР составляла 251,6 тысячи га (около 1,45 % площади суши) [Znamenskiy, 2000], то по статистике 2012 года, площадь сенокосных и пастбищных угодий в Республике Карелия составляла всего 71,2 тысячи гектаров, то есть 0,39 % суши [Государственный доклад..., 2013]. При этом экологическое разнообразие угодий отнюдь не столь велико, чтобы дробление имело практический смысл. В тех работах, где типология лугов используется на практике, как правило, все равно анализируются не отдельные ассоциации, а формации лугов. В западных эколого-топологических классификациях, например, в обобщенной сводке по растительности Северных стран Ларса Польссона [Vegetationstyper..., 1994] используются крупные, легко различимые единицы. В связи с этим мы сочли необходимым укрупнить выделяемые ассоциации так, чтобы они легко определялись на месте в ходе полевых работ. Для характеристики ассоциаций применялись не «характерные виды», как это принято во флористических классификациях, но характерные свиты или эколого-ценотические группы.

Вышесказанное не отменяет возможности наличия более мелких единиц в членении растительного покрова, но выделение экологических (или географических) вариантов отдельных ассоциаций составляет отдельную, весьма трудную задачу, практическая ценность которой довольно сомнительна.

К мезофитным и ксеромезофитным лугам в классификации М. Л. Раменской можно отнести шесть формаций: *Deschampsia flexuosae*, *Festuceta ovinae*, *Deschampsia cespitosae*, *Agrosteta vulgaris*, *Nardeta strictae*

и Humidiherbeta. К сожалению, информация по первым двум в монографии практически отсутствует. Позднее другими авторами были выделены еще несколько формаций суходольных лугов, например, *Festuceta pratensis*, *Anthoxantheta odorati*, *Phleeta pratensis* и др., однако сведения о ботанической и экологической структуре данных формаций достаточно скудны.

В данной работе поставлена цель выделить эколого-топологические ассоциации растительности мезофитных и ксеромезофитных лугов Карелии. Для этого необходимо определить основные экологические градиенты, влияющие на ее дифференциацию, обрисовать сами ассоциации и эколого-ценотические группы видов, характеризующие их.

## Материалы и методы

Полевые данные собраны автором в 2003–2013 годах на территории Сортавальского, Суоярвского, Питкярантского, Олонецкого, Пряжинского, Прионежского, Кондопожского, и Медвежьегорского районов Карелии, то есть была исследована практически вся территория, относящаяся к подзоне средней тайги [Геоботаническое районирование..., 1947] (в международной терминологии – южная бореальная зона [Ahti et al., 1968]) в Республике Карелия. Каждый участок однородного травостоя, рассматриваемый как отдельное сообщество, был описан при помощи 12–15 площадок в 1 м<sup>2</sup>. Всего было описано 102 луговых выдела площадью от 0,8 до 17 га при помощи 1463 метровых площадок.

Данный метод заложения пробных площадей не только широко применяется в наше время в экологических исследованиях лугов во всем мире (разнится только кратность заложения учетных площадок, варьирующая от 8 до 20 на выдел травяной растительности), но был рекомендован еще Л. Г. Раменским в 1937 году [1971]. Удобен тем, что кроме самих метровых площадок по показателю проективного покрытия или обилия он позволяет анализировать и их группы по показателю встречаемости отдельных видов. Таким образом, все дальнейшие анализы выполнялись на двух структурных уровнях: как для анализа 102 выделов, так и 1463 малых описаний.

Выявление ведущих факторов дифференциации осуществлялось при помощи неметрического многомерного шкалирования (NMS или NMDS), которое на данный момент является наиболее мощным и устойчивым к шумам методом нахождения независимых трендов в блоке многомерных данных [Kruskal, Wish, 1978;

Clarke, 1993]. Интерпретация полученных осей осуществлялась при помощи эколошк Л. Г. Раменского [Раменский и др., 1956], Д. Н. Цыганова [1986], Х. Элленберга [Ellenberg et al., 1991] и Э. Ландольта [Flora Indicativa..., 2010].

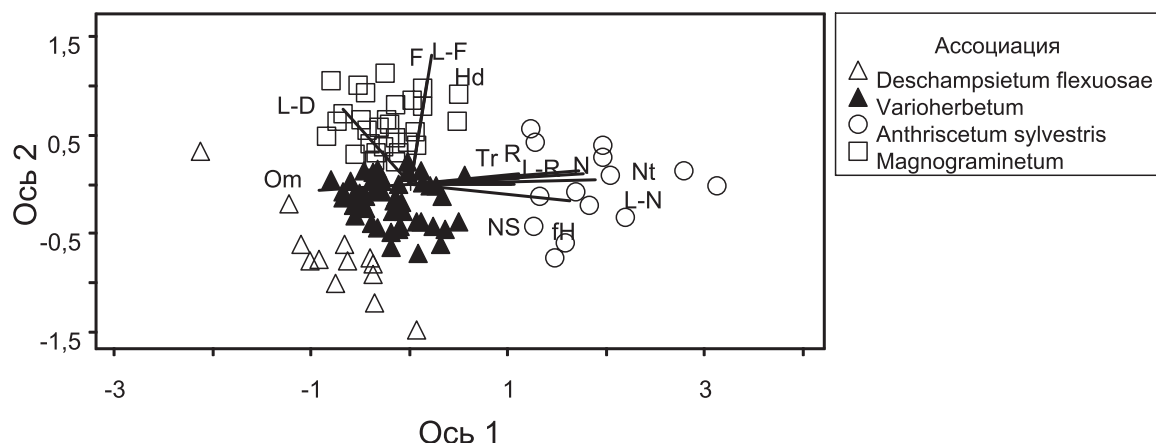
Для выделения в массиве данных отдельных групп был использован кластерный анализ методом гибкой беты (flexible beta) с уровнем  $\beta = -0,25$  [Sneath, Sokal, 1973]. Результаты кластерного анализа затем корректировались при помощи ординационной диаграммы NMS: пограничные объекты, оказавшиеся в области ординационного пространства чужого кластера, были перенесены в него.

Для оценки диагностической ценности видов мы применяли два метода математического анализа. Метод IndVal М. Дюффрена и П. Лежандра [Dufrêne, Legendre, 1993] основан на расчете относительного обилия вида в соответствующем кластере, при этом индикаторная ценность варьирует от 0 до 100, впрочем, надо сказать, что важна тут не столько величина коэффициента IndVal, сколько разница его величины для определенного кластера по сравнению с другими кластерами. У многих верных видов с низким обилием эта величина может не превышать 10, но если для прочих кластеров его величина равняется нулю, вид вполне можно рассматривать в качестве диагностического.

Метод Ф («фи») чешских экологов Л. Тихи и М. Хитри [Tichý, Chitry, 2006] основан на сравнении числа описаний, содержащих или не содержащих определенный вид в рассматриваемой группе и за ее пределами. Коэффициент Ф варьирует от –1 до 1. При этом единице он равняется, когда вид встречается во всех описаниях определенной группы, и только в них, а минус одному – если вид встречается во всех описаниях, кроме относящихся к рассматриваемой группе. Коэффициент равный нулю обозначает на практике индифферентность вида к дроблению, а практически любой положительный коэффициент обозначает его верность, которая тем выше, чем выше значение коэффициента. Однако данный метод не учитывает обилие вида и фактически оценивает только его присутствие/отсутствие в описаниях.

Оба метода хорошо дополняют друг друга. Отбор осуществлялся на основании анализов обоими методами, как для первичных описаний 1 м<sup>2</sup>, так и для генерализованных данных по выделам, итого в четырехкратной повторности. Значимость получаемых индексов была оценена тестом Монте-Карло по результатам 5000 запусков.

Анализы повторялись несколько раз, учитывая деление на разное число кластеров (два,



Ординационная диаграмма NMS рассматриваемых сообществ. Векторы факторов соответствуют экологическим шкалам:

N – богатства почв элементами питания (Элленберг), L-N – богатства почв элементами питания (Ландольт), Nt – богатства почв азотом (Цыганов), NS – богатства и засоленности почв (Раменский), Tr – солевого богатства почв (Цыганов), R – реакция почв (Элленберг), L-R – реакция почв (Ландольт), fH – режима переменности увлажнения почв (Цыганов), Om – омброклиматическая шкала, F – почвенного увлажнения (Элленберг), L-F – почвенного увлажнения (Ландольт), Hd – почвенного увлажнения (Цыганов), L-D – гранулометрический состав почв (Ландольт)

три, четыре и так далее). При этом оценивалась интерпретируемость результатов именно с экологической точки зрения.

Многомерные анализы были выполнены в пакете PC-ORD 6.12 [McCune, Mefford, 2011]. Оценка условий среды по экошкалам была произведена при помощи пакета EcoScale for Windows [Грохлина, Ханина, 2006].

## Результаты

### Экологическое пространство изученных сообществ

Ординация, как в случае анализа 102 выделов, так и в случае 1463 метровых площадок,

выявляет два значимых градиента, причем в обоих случаях первый объясняет существенно большую дисперсию, нежели второй (рис.).

В случае анализа растительности по обобщенным данным выделов первая ось объясняет 70,0 % общей изменчивости, вторая – 19,3 % общей изменчивости. При ординации отдельных метровок первая ось объясняет 56,4 % общей изменчивости, вторая ось – 20,0 % общей изменчивости. Сразу заметно, что суммарная объясняемость обобщенных данных (89,3 %) несколько выше, чем у отдельных метровок (76,4 %). Возможно, это объясняется упомянутым в работе «Учет и описание растительности (на основе проективного метода)»

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Пирсона (r) и Кендалла (τ) ординационных осей с основными экологическими шкалами

Экошкала	Обобщенные данные по выделам (n = 102)				Данные по пробным площадям 1 м <sup>2</sup> (n = 1463)			
	1 ось		2 ось		1 ось		2 ось	
	r	τ	r	τ	r	τ	r	τ
N Элленберга	0,905	0,634	0,272	0,278	0,846	0,543	0,288	0,283
N Ландольта	0,946	0,736	0,165	0,185	0,898	0,643	0,201	0,189
Nt Цыганова	0,914	0,645	0,235	0,280	0,859	0,534	0,271	0,299
Tr Цыганова	0,723	0,545	0,168	0,128	0,562	0,437	0,392	0,271
NS Раменского	0,703	0,530	–0,008	–0,006	0,649	0,452	0,220	0,148
R Элленберга	0,722	0,424	0,242	0,199	0,586	0,307	0,175	0,131
R Ландольта	0,701	0,572	0,077	0,075	0,589	0,495	0,127	0,084
F Элленберга	0,292	0,232	0,737	0,559	0,202	0,147	0,625	0,451
F Ландольта	0,323	0,258	0,784	0,601	0,260	0,177	0,691	0,500
Hd Цыганова	0,291	0,206	0,716	0,532	0,248	0,130	0,535	0,384
FE Раменского	0,355	0,173	0,229	0,159	0,312	0,137	0,386	0,322
D Ландольта	–0,573	–0,240	0,591	0,499	–0,632	–0,318	0,435	0,330

Л. Г. Раменского «уравновешиванием эпизодических, случайных отклонений в составе отдельных площадок при суммировании их показаний» [1971]. При этом на шумы и неучтенные градиенты остается суммарно немногим больше 10 %. Впрочем, анализ пробных площадей 1 м<sup>2</sup> также дает вполне удовлетворительный результат с точки зрения выявления градиентов среды, объясняя свыше ¾ общей изменчивости.

Экологический смысл обоих градиентов в обоих случаях качественно одинаков. Коэффициенты корреляции ординационных осей с основными факторами среды приведены в таблице 1. Первая ось значимо коррелирует со шкалами богатства почв элементами питания Элленберга и Ландольта (N), шкалами богатства почв азотом (Nt) и солевого богатства почв (Tr) Цыганова и шкалой богатства и засоленности почв Раменского (NS). Таким образом, главным градиентом в данной совокупности, несомненно, оказывается фактор плодородия почв, носящий преимущественно антропогенный характер. Отметим также значимую корреляцию первой оси со шкалами реакции почв Элленберга и Ландольта (R). Подкисление почв, обогащенных азотом в результате кислотных дождей и внесения удобрений, – хорошо известное явление в экологии почв [Почвоведение..., 1988; Федорец, Бахмет, 2003], другой стороной имеющегося градиента реакции почв может быть геологическое разнообразие региона.

Вторая ось значимо коррелирует со шкалами почвенного увлажнения Элленберга и Ландольта (F), а также Цыганова (Hd). Несколько хуже описывает этот градиент шкала почвенного увлажнения по Раменскому (FE), которая значимо коррелирует с ним только в случае с набором данных на метровых пробных площадях, но коэффициент корреляции и в этом случае невелик. Несмотря на то что описываемая растительность имеет довольно узкий диапазон почвенного увлажнения, данный фактор оказывается существенным.

Также обращает на себя внимание вектор, соответствующий шкале гранулометрического состава почв по Ландольту (D, у прочих авторов аналогичная шкала отсутствует), который значимо коррелирует с обеими осями. По сути, это обозначает, что градиент от каменистых почв к суглинистым имеет выражение как в плодородии почв, так и в их увлажнении.

Менее очевидный смысл имеет значимая корреляция первой ординационной оси с омброклиматической шкалой (вектор Om) и шкалами переменной влажности Цыганова

(fH) и Раменского (VF). Однако эти показатели (в особенности второй), как и реакция почв, вполне могут быть выражением совместного действия факторов гранулометрического состава почв и положения описываемых сообществ в рельефе.

### **Выделенные ассоциации и их диагностические виды**

После рассмотрения континуума луговых сообществ естественно рассмотреть их дискретность. В данном случае перед нами стояла задача не просто выделить какие-то дискретные единицы, но и постараться дать их эколого-флористическую характеристику. Это было сделано при помощи методов диагностических видов. Диагностические виды широко применяются, в частности, в школе Браун-Бланке, но изначально он применялся и в скандинавской, и в англо-американской геоботанических школах. Диагностические или характерные виды ассоциаций могут существенно различаться по степени своей верности. В данном случае среди отобранных видов были виды «верные» (связанные исключительно с определенным синтаксоном) и так называемые «твердые» (виды, предпочитающие один синтаксон, но с определенным постоянством встречающиеся и в других) [Александрова, 1969]. При этом надо отметить, что «верными» видами часто оказывались виды малообильные, занимающие в растительности подчиненное положение, но встречающиеся эксклюзивно или почти эксклюзивно в одной ассоциации, а среди «твердых» видов преобладали обычные виды с достаточно широкой экологической амплитудой.

Как было указано выше, анализы индикаторных видов были проведены на нескольких уровнях деления по итогам кластерного анализа. При этом четкая экологическая интерпретируемость данных пропадает уже на уровне деления материала на пять кластеров, а на уровне деления в восемь кластеров начинают появляться кластеры, содержащие только одно сообщество. Исходя из этого, деление было остановлено на уровне четырех кластеров.

Краткое описание выделенных синтаксонов с их характеристиками приведено ниже.

**Ассоциация луговика извилистого *Deschampsietum flexuosae*.** Приурочена к маломощным почвам поверх пород с нейтральной и слабокислой реакцией. На территории среднетаежной Карелии она встречается достаточно редко, как правило, на месте старых пастбищ у деревень. Из-за малой толщины почвенного покрова, сильного промерзания



Таблица 2. Диагностические виды ассоциации *Deschampsietum flexuosae*

	Обобщенные данные по выделам (n = 102)		Данные по пробным площадям 1 м <sup>2</sup> (n = 1463)	
	IndVal	Φ	IndVal	Φ
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	81***	0,605***	69***	0,75***
<i>Fragaria vesca</i> L.	73***	0,539***	39***	0,505***
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	62***	0,739***	18***	0,375***
<i>Viola canina</i> ssp <i>montana</i> (L.) Hartm.	60***	0,435***	28***	0,334***
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	57***	0,476***	23***	0,277***
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	50***	0,571***	11***	0,278***
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	48***	0,414**	25***	0,345***
<i>Galium boreale</i> L.	46***	0,412**	30***	0,458***
<i>Potentilla argentea</i> L.	46***	0,494***	14***	0,291***
<i>Nardus stricta</i> L.	45***	0,465***	16***	0,323***
<i>Pilosella lactucella</i> (Wallr.) P. D. Sell & C. West s. l.	38***	0,25***	17***	0,248***
<i>Festuca ovina</i> L.	34***	0,416**	8***	0,21***
<i>Pilosella officinarum</i> F. W. Schultz et Sch. Bip. s. l.	31**	0,5*	6***	0,213***

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 уровень статистической значимости индикации: \* –  $p < 0,5$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

зимой и высыхания летом такие угодья неудобны для полеводства, а сильная каменистость делает их неудобными и для сенокосения. Набор диагностических видов включает в себя в основном растения скал и светлых лесов, переживающих общий дефицит питания (табл. 2).

Луговая растительность с доминированием луговика извилистого была упомянута в монографии М. Л. Раменской. Тем не менее практически никаких данных о формации *Deschampsietum flexuosae*, а также о сходной формации *Festucetum ovinae* приведено не было, хотя упомянута их редкость в Карелии, объясняемая тем, что данная растительность малопродуктивна и быстро зарастает, будучи неиспользуемой.

С другой стороны, у Раменской фигурировала формация белоуса *Nardetum strictae*, экология которой в значительной степени сходна с рассматриваемыми угодьями. В наше время белоус в Южной Карелии довольно редок и в доминанты сообществ не выходит нигде. Однако для данной ассоциации *Nardus stricta* L. является одним из диагностических видов.

В типологии луговой растительности Финляндии [Рукälä et al., 1994] данная ассоциация достаточно близка по составу к растительности, относимой к типу *Campanula rotundifolia* – *Galium verum* – *Festuca ovina*, встречающемуся на скальных выходах по всей территории Финляндии.

**Ассоциация разнотравная *Varioherbetum*.** Приурочена к моренным и флювиогляциальным отложениям, а также сопутствующим супесчаным почвам. С точки зрения истории

природопользования это, как правило, бывшие пастбища на окраинах старых деревень. Именно эта ассоциация вносит наибольший вклад в видовое разнообразие лугов, которое достигает на выделах, отнесенных к ней, наибольших величин. Так, средняя видовая насыщенность на выделе Утуки 1 в Кондопожском районе составляет 26,7 вида на 1 м<sup>2</sup>. Именно тут встречается большинство редких и охраняемых видов растений лугов. Выраженные доминанты в такой растительности отсутствуют. В то же время данная ассоциация сравнительно слабо индицируется. Это связано с тем, что ассоциация *Varioherbetum* экологически занимает промежуточное положение между ассоциациями *Deschampsietum flexuosae* и *Magno-graminetum*, поэтому значительное число видов являются для нее общими с одной из этих ассоциаций или даже с обеими. Тем не менее ряд диагностических видов тут выделить все же можно. Как правило, это мезофитные виды, индикаторы старых пастбищ [Ekstam, Forshed, 1997]. Индикаторные виды ассоциации *Varioherbetum* представлены в таблице 3. Еще несколько видов (*Thlaspi caerulescens* J. Presl et C. Presl, *Melampyrum nemorosum* L., *Centaurea scabiosa* L. и др.) верны для данной ассоциации, но ограничены по географическому распространению, являясь скорее диагностическими видами для отдельных географических вариантов.

Отметим, что растительность этой ассоциации является наиболее угрожаемой. Именно она наиболее подвержена зарастанию деревьями и кустарниками. В отличие от *Deschampsietum flexuosae* почва тут достаточно развитая,

Таблица 3. Диагностические виды ассоциации Varioherbetum

	Обобщенные данные по выделам (n = 102)		Данные по пробным площадям 1 м <sup>2</sup> (n = 1463)	
	IndVal	Φ	IndVal	Φ
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	49***	0,302***	34***	0,384***
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	47***	0,514***	30***	0,405***
<i>Festuca rubra</i> L.	39***	0,293***	21***	0,21***
<i>Centaurea phrygia</i> L.	38**	0,233*	19***	0,229***
<i>Campanula glomerata</i> L.	37**	0,271*	12***	0,251***
<i>Leontodon hispidus</i> L.	28**	0,228*	21***	0,373***
<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumort.) P. D. Sell et C. West s. l.	28*	0,287*	8***	0,213***
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	23*	0,087*	10***	0,151***
<i>Plantago lanceolata</i> L.	16*	0,251*	4*	0,102**

чтобы молодые деревья не гибли во время засух или суровых зим. По сравнению же с растительностью ассоциации Magnograminetum тут более низкая продуктивность, что не дает формироваться ветошному слою, служащему барьером для семенного размножения деревьев. Также общая продуктивность этих угодий сравнительно низка, а засоренная камнем почва делает ее неудобной для интенсивного сельского хозяйства, поэтому такие угодья забрасываются в первую очередь.

В классификации М. Л. Раменской данной ассоциации соответствует формация Humidoherbeta, список постоянных видов которой в значительной степени повторяет диагностические виды данной ассоциации. При этом наименование Humidoherbeta (влажноразнотравные луга) является несколько неудачным, поскольку данная растительность встречается во вполне мезофитных и даже ксеромезофитных местообитаниях, значительно уступая по степени почвенного увлажнения крупнозлаковникам. Поэтому мы предпочли изменить ее название, сделав просто «разнотравной».

В Финляндии наиболее близким аналогом данной растительности является тип *Leucanthemum vulgare*, отличающийся также высоким биоразнообразием и богатым разнотравьем, но на лугах типа *Leucanthemum vulgare* несколько лучше представлены неморальные виды. Кроме того, некоторые диагностические виды данной ассоциации являются общими с растительностью типа *Geranium sylvaticum*. В Карелии тем не менее никакой разницы в условиях произрастания тех и других не наблюдается.

**Ассоциация крупнозлаковая Magnograminetum.** Характерна для суглинистых почв на приозерных равнинах и озовых грядах. Ровный рельеф и сравнительно богатые почвы делают их удобными для машинного сенокоса, поэтому данные сообщества чаще всего могут быть найдены на месте бывших или

нынешних сенокосов. Многие из них, в особенности в Приладожье и Прионежье, включают в состав такие культивируемые виды, как овсяница тростниковидная *Festuca elatior* L. или канареечник *Phalaris arundinacea* L. Впрочем, последний вид плохо переносит конкуренцию с аборигенными мезофитными травами и после прекращения культивации быстро выпадает из состава сообществ. В то же время тростниковидная овсяница достаточно хорошо приживается и входит в состав полуестественных луговых сообществ.

Данная ассоциация достаточно широко распространена в южной Карелии, хотя основной ее ареал лежит в восточной части Заонежья, Приладожье и Олонецком районе за пределами обследованной в отчетный период территории. В ее пределах основным ареалом данной ассоциации является Прионежье. Диагностические виды ассоциации Magnograminetum приведены в таблице 4.

У этой луговой ассоциации также нет выраженного доминанта. Им может являться, например, тимopheевка *Phleum pratense* L., вполне обычная в ассоциациях Varioherbetum или *Deschampsietum flexuosae*, ежа сборная *Dactylis glomerata* L. или щучка *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv. М. Л. Раменская описывала, в частности, формацию *Deschampsia caespitosa*, а также упоминала богатую растительность олуговевших залежей. По-видимому, современная ассоциация Magnograminetum соответствует данным историческим формациям.

В Финляндии наиболее близким аналогом данной ассоциации является тип *Agrostis capillaris* – *Alchemilla vulgaris* – *Trifolium repens*, встречающийся в Южной Финляндии и приуроченный к мезофитным условиям с достаточно обильным увлажнением (часто, как и в Карелии, на местах бывших полей).

**Ассоциация купыря лесного Anthriscetum sylvestris.** Купырники приурочены к почвам,

Таблица 4. Диагностические виды ассоциации Magnograminetum

	Обобщенные данные по выделам (n = 102)		Данные по пробным площадям 1 м <sup>2</sup> (n = 1463)	
	IndVal	Φ		Φ
<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	72***	0,482***	37***	0,439***
<i>Campanula patula</i> L.	58***	0,366**	31***	0,35***
<i>Ranunculus repens</i> L.	56***	0,414***	23***	0,337***
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	48***	0,594***	10***	0,27***
<i>Rhinanthus serotinus</i> (Schonh.) Oborny	47***	0,42**	19***	0,333***
<i>Poa pratensis</i> L.	34*	0,164*	12***	0,1**
<i>Gnaphalium sylvaticum</i> L.	28**	0,387**	3**	0,11**
<i>Juncus filiformis</i> L.	27**	0,375**	5***	0,188***
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	27*	0,078*	9***	0,134***
<i>Carex ovalis</i> Gooden.	23*	0,195*	11***	0,247***
<i>Prunella vulgaris</i> L.	23*	0,283*	7***	0,134***
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	22*	0,206*	8***	0,179***
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	19*	0,347*	3***	0,124***

Таблица 5. Диагностические виды ассоциации Anthriscetum sylvestris

	Обобщенные данные по выделам (n = 102)		Данные по пробным площадям 1 м <sup>2</sup> (n = 1463)	
	IndVal	Φ	IndVal	Φ
<i>Urtica dioica</i> L.	84***	0,813***	57***	0,698***
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. s. l.	81***	0,737***	43***	0,592***
<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	65***	0,431***	61***	0,669***
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	53***	0,285*	60***	0,546***
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	46***	0,37**	17***	0,279***
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	32***	0,47***	3***	0,135***

богатым азотом, а поэтому они могут встречаться на почвах разного дисперсионного состава с разными геологическими подложками, но, как правило, на месте бывших полей. В таких условиях в травостое резко возрастает роль крупных зонтичных, в частности, купыря *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm, сибирского борщевика *Heracleum sibiricum* L. и сныти *Aegopodium podagraria* L. (последняя особенно распространена в составе купырников Приладожья и Кондопожского района), а также рудеральных, сеgetальных и прочих нитрофильных видов. Мелкое мезофильное разнотравье из состава таких сообществ практически выпадает. Купырники часто являются продуктами деградации растительности ассоциаций Varioherbetum и Magnograminetum, на которых прекратили сенокосение, но которые не заросли лесом. Они характеризуются весьма низким биоразнообразием, набор характерных видов невелик и резко ограничен в экологическом плане нитрофильными растениями. Характерные виды ассоциации приведены в таблице 5. Кроме указанных верность данной

ассоциации проявляет целый ряд рудеральных видов, в частности *Arctium tomentosum* Mill., *Artemisia vulgaris* L., *Bunias orientalis* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Galeopsis speciosa* Mill., *Rubus idaeus* L., *Tussilago farfara* L. и др., однако мы сочли нецелесообразным включать их в число диагностических, поскольку встречаются они малорегулярно.

Растительности ассоциации Anthriscetum sylvestris нет аналогов в классификации М. Л. Раменской. Это связано с тем, что данная растительность массово стала развиваться только в конце XX века, когда началось широкое масштабное забрасывание сельхозугодий. Также растительность нитрофильных лугов не включена в типологию лугов Финляндии.

## Обсуждение

Дискуссионным моментом является число и статус выделенных синтаксонов. В русской доминантной традиции выделялись десятки мелких синтаксонов, которым присваивался статус ассоциации и которые объединялись



Таблица 6. Сводная диагностическая таблица ассоциаций ксеромезофитной и мезофитной луговой растительности среднетаежной Карелии

	Deschampsietum flexuosae	Varioherbetum	Magnograminetum	Anthriscetum sylvestris
<i>Achillea millefolium</i> L.	V	V	V	IV
<i>Dactylis glomerata</i> L.	IV	V	V	V
<i>Phleum pratense</i> L.	V	V	V	IV
<i>Vicia cracca</i> L.	IV	V	V	V
<i>Agrostis capillaris</i> L.	V	V	V	III
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	V	V	V	III
<i>Galium album</i> Mill.	V	V	IV	IV
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	IV	V	V	IV
<i>Ranunculus acris</i> L.	V	V	V	III
<i>Rumex acetosa</i> L.	V	V	V	III
<i>Stellaria graminea</i> L.	V	V	V	III
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	V	V	V	III
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s. l.	III	V	V	IV
<i>Centaurea jacea</i> L.	IV	III	III	II
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	III	III	II	II
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	V	V	V	II
<i>Trifolium pratense</i> var. <i>pratense</i> L.	IV	V	V	II
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	V	V	V	
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	IV	V	V	I
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	IV	IV	V	I
<i>Trifolium repens</i> L.	IV	IV	V	
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	III	III	IV	
<i>Carex pallescens</i> L.	II	II	III	
<i>Rumex acetosella</i> L.	III	II	II	
<i>Veronica officinalis</i> L.	III	II	II	
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	III	II	I	II
<i>Viola canina</i> L.	V	IV	III	I
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	V	IV	II	
<i>Fragaria vesca</i> L.	V	III	I	
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	V	II	I	
<i>Pilosella lactucella</i> (Wallr.) P. D. Sell & C. West coll.	IV	III	III	I
<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.	IV	III	I	
<i>Potentilla argentea</i> L.	IV	I	I	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	IV			
<i>Festuca ovina</i> L.	III	I	I	
<i>Galium boreale</i> L.	III	I	I	
<i>Nardus stricta</i> L.	III	I	I	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	III	I	I	
<i>Euphrasia officinalis</i> L. s. l.	II	I	I	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	II	I	I	
<i>Trifolium medium</i> L.	II	I	I	
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	II	I		
<i>Viola tricolor</i> L.	II	I		
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	II			
<i>Pilosella officinarum</i> F. W. Schultz et Sch. Bip. s. l.	II			
<i>Sedum acre</i> L.	II			
<i>Convallaria majalis</i> L.	II	I		

<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	V	V	II	I
<i>Dianthus deltoides</i> L.	V	V	II	
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	IV	V	IV	III
<i>Festuca rubra</i> L.	IV	V	IV	II
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	IV	V	II	II
<i>Centaurea phrygia</i> L.	I	IV	IV	III
<i>Leontodon hispidus</i> L.	II	IV	IV	
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	III	III	IV	I
<i>Campanula glomerata</i> L.	II	III	II	I
<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumort.) P. D. Sell et C. West s. l.	II	III	I	I
<i>Plantago lanceolata</i> L.	II	II	I	
<i>Thlaspi caerulescens</i> J. Presl et C. Presl	I	II		
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	II	V	V	III
<i>Vicia sepium</i> L.	II	IV	IV	III
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.		II	II	II
<i>Geum rivale</i> L.	I	II	II	I
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	I	III	II	
<i>Trollius europaeus</i> (L.) Deauv.	I	II	II	I
<i>Poa pratensis</i> L.	IV	V	V	IV
<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	III	III	V	I
<i>Ranunculus repens</i> L.	I	III	V	III
<i>Campanula patula</i> L.	II	IV	V	
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	IV	IV	IV	III
<i>Galium uliginosum</i> L.	I	I	IV	
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	I	II	III	II
<i>Angelica sylvestris</i> L.	I	I	III	II
<i>Prunella vulgaris</i> L.	II	II	III	
<i>Gnaphalium sylvaticum</i> L.	I	I	III	
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	I	I	III	
<i>Rhinanthus serotinus</i> (Schonh.) Oborny		II	III	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	I	I	II	I
<i>Festuca elatior</i> L.		I	II	I
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	I	I	II	
<i>Carex ovalis</i> Gooden	I	I	II	
<i>Juncus filiformis</i> L.	I	I	II	
<i>Plantago major</i> L.	I	I	II	
<i>Cirsium helenioides</i> (L.) Hill	I		II	
<i>Rhinanthus minor</i> L.		I	II	
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.		I	II	
<i>Poa trivialis</i> L.		I	I	II
<i>Equisetum arvense</i> L.		I	II	II
<i>Urtica dioica</i> L.		I	I	V
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	II	V	IV	V
<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	IV	III	II	V
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. s. l.		I	I	V
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	I	II	II	IV
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.		I		II
<i>Heracleum sibiricum</i> L.		I	I	II
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.		I	I	II
<i>Rubus idaeus</i> L.	I	I		II
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.			I	II

Примечание. В таблицу не включены виды, не достигающие ни в одной ассоциации хотя бы II класса константности. Рамками выделены диагностические свиты ассоциации.

в формации по доминантному признаку. Наши результаты показали, что на обследованной территории наблюдается всего четыре крупных синтаксона сухих и умеренно увлажненных лугов. Проще всего было бы объявить эти синтаксоны формациями, но тогда встает вопрос об ассоциациях как основной единице любой классификации. Сказать, что в пределах выделенных синтаксонов наблюдается таксономический континуум, нельзя, однако более мелкие единицы, полученные при помощи многомерных методов анализа, начинают перекрываться в экологическом пространстве и индицируются очень малым числом видов, не более одного-двух. Исходя из этого мы решили оставить за данными единицами уровень вариантов ассоциаций, выделение которых будет отдельной задачей, а полученным синтаксонам все-таки дать ранг ассоциаций.

Так, в соседней Финляндии выделяются семь крупных синтаксонов ксерофитных лугов и три типа лугов мезофитных [Рукälä et al., 1994], которым в соответствии со скандинавской традицией присваивается ранг типа. При этом надо учитывать, что Финляндия существенно больше Карелии по площади и ее территория покрывает подзону как средней тайги, так и северной. С учетом того, что современная площадь лугов Карелии незначительна и разнообразие условий среды на них невелико, четыре ассоциации представляются вполне реальной оценкой.

Следующим дискуссионным моментом является иерархическая классификация. Конечно, имея в распоряжении всего четыре объекта, построить разветвленную иерархию просто невозможно. Впрочем, применяемый метод индикаторных экогрупп позволяет отделить от общей совокупности по крайней мере ассоциацию *Anthriscetum sylvestris*. В таблице 6 выделяется как блок видов, общих для всей совокупности описаний, так и блок видов, отделяющих остальные три ассоциации от *Anthriscetum sylvestris*. Данные группы можно рассматривать в качестве формаций луговой растительности.

## Выводы

Главными факторами дифференциации растительности суходольных лугов являются почвенный азот и почвенное увлажнение. Роль этих факторов в разных районах может меняться местами, в зависимости от условий окружающей среды и истории антропогенной освоенности, однако в целом роль почвенного азота в несколько раз выше, чем роль почвенного увлажнения. Это обозначает, что в настоящее

время определяющим фактором для структуры мезофитных луговых сообществ является антропогенная нагрузка, как настоящая, так и прошедшая, в частности, внесение в прошлом удобрений.

Выделено четыре синтаксона мезофитных и ксеромезофитных лугов среднетаежной Карелии. Четверем выделенным типам луговых сообществ присвоен ранг ассоциации, для них выделены диагностические виды. Диагностические виды различаются по роли и могут составлять как часть ядра ассоциации, так и часть сопутствующих видов. Отмечено, что ассоциация, находящаяся в середине экологического пространства, индицируется хуже, чем ассоциация, приуроченные к условиям экстремума экологического градиента.

*Автор выражает большую признательность профессору Я. Паалю (Тартуский университет) и к. б. н. О. В. Чередниченко (МГУ им. М. В. Ломоносова), чьи ценные замечания существенно помогли улучшить рукопись.*

*Исследование выполнено в рамках ГЗ, тема 0221-2014-0007.*

## Литература

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: АН СССР, 1947. 149 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2012 году. Петрозаводск: Два товарища, 2013. 328 с.
- Грохлина Т. И., Ханина Л. Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 87–89.
- Зайкова В. А. Луга юго-восточной части Кондопожского района в нижнем течении р. Суны // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Изд. Карельского фил. АН ССР, 1971. С. 5–19.
- Зайкова В. А. Динамика луговых сообществ. Л.: Наука, 1980. 216 с.
- Лайдинен Г. Ф. Биоразнообразие луговой растительности Ладожского озера // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / Под редакцией П. И. Данилова. Петрозаводск: КарНЦ, 2010. С. 70–78.
- Лобанова В. Ф., Белоусова Н. А. Геоботаническая и хозяйственная характеристика суходольных лугов Олонецкого района // Уч. зап. ПГУ. С.-х. науки. Вопросы растениеводства и животноводства. 1969. Т. 15, вып. 3. С. 24–26.
- Лопатин В. Д. Краткий очерк луговой растительности Северного Приладожья // Очерки

по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Изд. Карельского фил. АН ССР, 1971. С. 20–59.

*Почвоведение*. Почва и почвообразование / Ред. В. А. Ковда, Б. Г. Розанов. М.: Высшая школа, 1988. Ч. 1. 400 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Гос. изд. Карельской АССР, 1958. 400 с.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. С. 90.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижилов О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 239 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 242 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с.

Юдина В. Ф. Луговая растительность островов Киж и Волкострова // Труды КНЦ РАН, Серия Биогеография Карелии. Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск: КарНЦ, 1999. Вып. 1. С. 75–79.

Юдина В. Ф. Луга // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: КарНЦ, 2000. С. 84–93.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in Northwestern Europe // *Annales Botanici Fennici*. 1968. Vol. 5. P. 169–211.

Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // *Australian Journal of Ecology*. 1993. Vol. 18. P. 117–143.

Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical

approach // *Ecological monographs*. 1997. Vol. 37. P. 345–366.

Ekstam U., Forshed N. Om hävdens upphör. Kärleväxter som indikatorarter i angs- och hagmarker. Naturvårdsverket. 1997. 135 p.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica*. 1991. Vol. 18. P. 1–248.

*Flora indicativa*. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen / 2nd edition, by E. Landolt et al. Bern, Stuttgart, Vienna: Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève & Haupt Verlag. 2010. 376 p.

Kruskal J. B., Wish M. Multidimensional Scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, number 07–011. Sage Publications, Newbury Park, CA. 1978. 93 p.

McCune B., Mefford M. J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U. S. A. 2011.

Pärtel M., Zobel M., Zobel K., van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities // *Oikos*. 1996. Vol. 75, No 1. P. 111–117.

Pykälä J., Alanen A., Vainio M., Leivo A. Perinnoisemien inventointihjeet // Vesi- ja Ympäristöhallituksen monistesarja. Helsinki: Vesi- ja Ympäristöhallitus. 1994. No 559. 106 s.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical Taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman. 1973. 573 p.

Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // *Journal of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. P. 809–818.

*Vegetationstyper i Norden* / Ed. L. Pålsson. TemaNord. Köbenhavn: Nordiska ministerrådet. 1994. Vol. 665. 630 p.

Znamenskiy S. R. Traditional rural biotopes in Karelia // Traditional rural biotopes in the Nordic countries, the Baltic states and the Republic of Karelia. TemaNord. 2000. Vol. 609. P. 49–55.

Поступила в редакцию 18.02.2014

## References

Aleksandrova V. D. Klassifikatsiya rastitel'nosti [Vegetation Classification]. Leningrad: Nauka, 1969. 275 s.

Fedorets N. G., Bakmet O. N. Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh [Ecological features of carbon and nitrogen compounds transformation in forest soils]. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2003. 239 s.

*Geobotanicheskoe raionirovanie SSSR* [Geobotanical zoning of the USSR]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1947. 149 s.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2012 godu [State report on the condition of the environment of the Republic of Karelia in 2012]. Petrozavodsk: Dva tovarishcha, 2013. 328 s.

Grokhilina T. I., Khanina L. G. Avtomatizatsiya obrobki geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim

shkalam [Automation of geobotanical descriptions processing using ecological scales]. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy II Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii* [Principles and methods of biodiversity conservation: proceedings of II All-Russian scientific conference]. Ioshkar-Ola: Mar. gos. un-t, 2006, C. 87–89.

Laidinen G. F. Bioraznoobrazie lugovoi rastitel'nosti Ladozhskogo ozera [Biodiversity of meadow vegetation in Lake Ladoga]. *Monitoring i sokhranenie bioraznoobraziya taehznykh ekosistem Evropeiskogo Severa Rossii* [Monitoring and conservation of biodiversity in taiga ecosystems of European North of Russia]. Pod redaktsiei P. I. Danilova. Petrozavodsk: KarNTs, 2010. S. 70–78.

Lobanova V. F., Belousova N. A. Geobotanicheskaya i khozyaistvennaya kharakteristika sukhodol'nykh

lugov Olonetskogo raiona [Geobotanical and economic characteristics of dry meadows in Olonets region]. *Uch. zap. PGU. S.-kh. nauki. Voprosy rastenievodstva i zhivotnovodstva* [Proceedings of Perm State University. Agricultural sciences. Problems of crop and livestock production]. 1969. T. 15, vyp. 3. S. 24–26.

Lopatin V. D. Kratkii ocherk lugovoi rastitel'nosti Severnogo Priladozh'ya [Brief review of meadow vegetation in North Priladozhje]. *Ocherki po rastitel'nomu pokrovu Karel'skoi ASSR* [Study of soil cover of Karelian ASSR]. Petrozavodsk: Izd. Karel'skogo fil. AN SSR, 1971. S. 20–59.

Pochvovedenie. Pochva i pochvoobrazovanie [Soil science. Soils and soil formation]. Red. V. A. Kovda, B. G. Rozanov. Moscow: Vysshaya shkola, 1988. Ch. 1. 400 s.

Ramenskaya M. L. Lugovaya rastitel'nost' Karelii [Meadow vegetation of Karelia]. Petrozavodsk: Gos. Izd. Karel'skoi ASSR, 1958. 400 s.

Ramenskii L. G. Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova [Selected works. Problems and methods of vegetative cover study]. Leningrad: Nauka, 1971. S. 90.

Ramenskii L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu [Ecological assessment of forage grasslands based on vegetative cover]. Moscow: Sel'khozgiz, 1956. 472 s.

Tsyganov D. N. fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in subzone of mixed coniferous-broadleaved forests]. Moscow: Nauka, 1983. 242 s.

Shennikov A. P. Lugovedenie [Grassland Ecology]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1941. 511 s.

Yudina V. F. Lugovaya rastitel'nost' ostrovov Kizhi i Volkostrova [Meadow vegetation of Kizhi and Volkostrov islands]. *Trudy KNTs RAN* [Proceedings of KarRC RAS]. Seriya Biogeografiya Karelii. Ostrova Kizhskogo arkhipelaga. Biogeograficheskaya kharakteristika. Petrozavodsk: KarNTs, 1999. Vyp. 1. S. 75–79.

Yudina V. F. Luga [Meadows]. *Inventarizatsiya i izuchenie biologicheskogo raznoobraziya na territorii Zaonezhskogo poluostrova i Severnogo Priladozh'ya* [Biodiversity inventories and studies in Zaonezhski Peninsula and Northern Priladozhje]. Petrozavodsk: KarNTs, 2000. S. 84–93.

Zaikova V. A. Luga yugo-vostochnoi chasti Kondopozhskogo raiona v nizhnem techenii r. Suny [Meadows of south-eastern part of Kondopoga region in lower Suna River]. *Ocherki po rastitel'nomu pokrovu Karel'skoi ASSR* [Essays on vegetation cover in Karelian ASSR]. Petrozavodsk: Izd. Karel'skogo fil. AN SSR, 1971. S. 5–19.

Zaikova V. A. Dinamika lugovykh soobshchestv [Dynamics of meadow communities]. Leningrad: Nauka, 1980. 216 s.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in Northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici*. 1968. Vol. 5. P. 169–211.

Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 1993. Vol. 18. P. 117–143.

Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*. 1997. Vol. 37. P. 345–366.

Ekstam U., Forshed N. Om hävdens upphör. Kärleväxter som indikatorarter i ang- och hagmarker. Naturvårdsverket. 1997. 135 p.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen im Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*. 1991. Vol. 18. P. 1–248.

Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. 2nd edition, by E. Landolt et al. Bern, Stuttgart, Vienna: Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève & Haupt Verlag. 2010. 376 p.

Kruskal J. B., Wish M. Multidimensional Scaling. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, number 07–011. Sage Publications, Newbury Park, CA. 1978. 93 p.

McCune B., Mefford M. J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U. S. A. 2011.

Pärtel M., Zobel M., Zobel K., van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *Oikos*. 1996. Vol. 75, No 1. P. 111–117.

Pykälä J., Alanen A., Vainio M., Leivo A. Perinennemaisemien inventointiohjeet. *Vesi- ja Ympäristöhallituksen monistesarja*. Helsinki: Vesi- ja Ympäristöhallitus. 1994. No 559. 106 p.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical Taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman. 1973. 573 p.

Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *Journal of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. P. 809–818.

Vegetationstyper i Norden. Ed. L. Pålsson. TemaNord. Köbenhavn: Nordiska ministerrådet. 1994. Vol. 665. 630 p.

Znamenskiy S. R. Traditional rural biotopes in Karelia. *Traditional rural biotopes in the Nordic countries, the Baltic states and the Republic of Karelia*. TemaNord. 2000. Vol. 609. P. 49–55.

Received February 18, 2014

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Знаменский Сергей Романович

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: seznam@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 561679

## CONTRIBUTOR:

### Znamenskii, Sergey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya, 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: seznam@krc.karelia.ru  
tel: (814) 561679